Croissance des cerfs à queue blanche mâles : conséquences des effets maternels

Journal of Mammalogy, 90(3):651–660, 2009

GROWTH OF MALE WHITE-TAILED DEER: CONSEQUENCES OF MATERNAL EFFECTS

KEVIN L. MONTEITH*, LOWELL E. SCHMITZ, JONATHAN A. JENKS, JOSHUA A. DELGER, AND R. TERRY BOWYER

Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Box 2140B, South Dakota State University, Brookings, SD 57007, USA (KLM, JAJ, JAD)
South Dakota Department of Game, Fish and Parks, 3305 West South Street, Rapid City, SD 57702, USA (LES)
Department of Biological Sciences, 921 South 8th Avenue, Stop 8007, Idaho State University, Pocatello, ID 83209, USA (KLM, RTB)

Résumé

Il est essentiel d'identifier les **effets maternels** sur la progéniture pour interpréter la dynamique des populations, mais la durée de ces effets et les caractéristiques du cycle biologique sur lesquelles ils influent ne sont pas bien comprises. Nous avons quantifié la croissance et le développement de cerfs à queue blanche mâles (*Odocoileus virginianus*) originaires des Black Hills, dans le sud-ouest du Dakota du Sud, et de l'est du Dakota du Sud, dans un environnement contrôlé avec une alimentation de haute qualité. Malgré leur bonne condition nutritionnelle, les mâles des Black Hills ont cessé leur croissance rapide 41 jours plus tôt, étaient 29% plus petits à leur masse corporelle asymptotique et avaient des bois nettement plus petits que les mâles de l'est du Dakota du Sud. Les femelles de l'est du Dakota du Sud étaient 14,9 kg plus lourdes que celles des Black Hills, mais le poids à la naissance des petits mâles était similaire pour les femelles des deux régions. Les petits mâles de la première génération des Black Hills ont atteint une masse corporelle asymptotique supérieure de 30% et ont développé des bois nettement plus grands que leurs pères. La masse corporelle et la taille des bois des mâles de deuxième génération originaires des Black Hills se rapprochaient de celles des mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud à maturité. La suppression de la croissance des mâles de première génération des Black Hills et l'augmentation de la croissance de leur progéniture ont confirmé l'influence de l'état de santé de la mère et de la grand-mère pendant la gestation sur la croissance ultérieure de la progéniture et ont souligné l'importance de la nutrition pendant la gestation. Ces **effets intergénérationnels** indiquent que les mesures de l'état des animaux et des performances de la population pourraient refléter les **conditions passées** plutôt que les conditions actuelles, et illustrent le potentiel de **décalage** dans les réponses des populations à l'amélioration des conditions environnementales.

Mots clés : croissance des bois, masse corporelle, gestation, nutrition, *Odocoileus virginianus*, dynamique des populations, Dakota du Sud, cerf à queue blanche

INTRODUCTION

Bien qu'ils soient souvent considérés comme positifs et adaptatifs, les effets maternels peuvent avoir une influence négative sur la condition physique de la progéniture si les conditions environnementales sont mauvaises pendant l'ontogenèse (Kirkpatrick et Lande 1989 ; Mech et al. 1991). Un effet maternel est l'influence directe du phénotype de la mère sur le phénotype de sa progéniture (d'après Bernardo 1996). La théorie du cycle biologique indique que les femelles doivent trouver un équilibre entre les dépenses reproductives actuelles et leur probabilité de survie, ainsi que le potentiel de reproduction ultérieure lorsque les conditions sont plus favorables (Adams 2005 ; Marshall et Uller 2007 ; Stearns 1992 ; Trivers et Willard 1973). Lorsque les ressources sont limitées, une stratégie conservatrice favorisant la survie de la mère serait la plus avantageuse pour les mammifères à longue durée de vie et à reproduction itérative, tels que les ongulés (Bardsen et al. 2008 ; Festa-Bianchet et Jorgenson 1998 ; Therrien et al. 2007). Cette stratégie conservatrice peut entraîner la transmission d'un effet maternel, qui pourrait influencer la démographie de la population par le biais de mécanismes liés à la taille, à la croissance, à la survie et aux performances reproductives de la progéniture (Bärdsen et al. 2008 ; Bernardo 1996 ; Mech et al. 1991 ; Ozoga et Verme 1982).

L'identification des conséquences **maternelles** peut être complexe, et le fait de ne pas tenir compte de multiples mesures de l'influence maternelle pourrait empêcher leur détection (Bernardo 1996 ; Kirkpatrick et Lande 1989). La compréhension du rôle des effets maternels dépend de l'identification des traits du cycle de vie qui sont influencés par la mère (Benton et al. 2001). Les effets maternels liés à la taille peuvent disparaître au cours de l'ontogenèse grâce à une croissance compensatoire (Dale et al. 2008 ; Gendreau et al. 2005). Dans certaines situations, cependant, les effets négatifs persistent à l'âge adulte et potentiellement jusqu'aux générations suivantes (Albon et al. 1987 ; Mech et al. 1991). **En conséquence**, la persistance intergénérationnelle des effets maternels peut faire en sorte que la condition physique actuelle reflète les conditions environnementales passées, ce qui complique encore davantage l'interprétation de la réponse de la population (Benton et al. 2001 ; Kirkpatrick et Lande 1989 ; Mousseau et Fox 1998). Malgré la nécessité de tenir compte des effets maternels lors de l'interprétation des données démographiques des populations (sensu Bowyer et al. 2005), la durée pendant laquelle les effets maternels influencent les populations de grands mammifères ainsi que les traits de leur cycle biologique sur lesquels ils ont une incidence n'ont pas été bien étudiés (Gaillard et al. 2000).

Les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) qui vivent dans le Dakota du Sud occupent des paysages contrastés, allant des prairies mixtes de la partie orientale de l'État, qui est intensivement cultivée, aux forêts de pins ponderosa (*Pinus ponderosa*) des Black Hills dans le sud-ouest (Richardson et Peterson 1974). Bien qu'une seule sous-espèce de cerf de Virginie (*O. v. dacotensis*) habite le Dakota du Sud (Baker 1984), les cerfs occupant les Black Hills sont plus petits que ceux de la partie orientale de l'État ; la masse corporelle moyenne des femelles adultes du Dakota du Sud oriental était de 69 kg (Grovenburg 2007), tandis que celle des femelles des Black Hills était en moyenne de 46 kg (Osborn 1994).

Nous avons mesuré le poids et la taille des bois afin d'examiner les schémas de croissance des premières cohortes de mâles (c'est-à-dire la première génération) originaires des Black

Hills et de l'est du Dakota du Sud, ainsi que de leur progéniture mâle (c'est-à-dire la deuxième génération). Nous avons testé l'effet maternel négatif proposé par Schmitz (2000) pour expliquer la disparité de poids corporel entre les cerfs à queue blanche âgés d'un an provenant des Black Hills et ceux provenant de l'est du Dakota du Sud. Si les mâles de première génération originaires des Black Hills ne présentaient pas de croissance accrue après l'âge d'un an, nous avons émis l'hypothèse que la progéniture (c'est-à-dire la deuxième génération) des cerfs des Black Hills, lorsqu'elle était élevée avec une alimentation adéquate dans un environnement contrôlé, présenterait une croissance accrue par rapport à leurs pères. De plus, si les effets grand-maternels étaient minimisés, les caractéristiques morphologiques des mâles de deuxième génération originaires des Black Hills devraient être similaires à celles présentées par la cohorte originale de mâles de l'est du Dakota du Sud. Nous avons émis **l'hypothèse** que les femelles de l'est du Dakota du Sud ne subissaient pas de stress nutritionnel, car ces cerfs ont accès à du fourrage de haute qualité, y compris des cultures agricoles (Gladfelter 1984 ; Richardson et Peterson 1974) ; **par conséquent**, la croissance des mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud et de leur progéniture mâle (deuxième génération) ne devrait pas être freinée par les effets maternels.

MATERIEL et METHODES

Centre de recherche

Nous avons **élevé** des cerfs à queue blanche au Centre de recherche sur la faune et la pêche de l'Université d'État du Dakota du Sud, à Brookings, dans le Dakota du Sud (44°20'N, 96°47'O). L'altitude était de 490 m et les températures dans la région variaient de -29°C en hiver à 38°C en été, avec une température annuelle moyenne de 8°C (Spuhler et al. 1971). Les précipitations annuelles varient généralement de 33 à 63,5 cm, avec des chutes de neige allant de 63,5 à 114 cm (Spuhler et al. 1971). Nous avons confiné les cerfs dans un enclos de 4 hectares comprenant une structure de 30 × 5 m servant d'abri. Nous avons nourri les cerfs avec un régime composé de maïs décortiqué, de cosses de soja granulées (12% de protéines) et de foin de luzerne à volonté. Les cerfs avaient accès à une quantité limitée de fourrage naturel à l'intérieur de l'enclos. Les installations et les procédures utilisées pour la recherche sur les cerfs en captivité ont suivi les directives approuvées par l'American Society of Mammalogists (Gannon et al. 2007) et ont été approuvées par le Comité institutionnel de soins et d'utilisation des animaux (1996) de l'Université d'État du Dakota du Sud (97-A016).

Collecte des données

Nous avons mesuré les tendances en matière de masse corporelle et de croissance des bois chez les cerfs à queue blanche mâles. Nous avons utilisé des mâles dans nos analyses en raison de la taille limitée de l'échantillon de femelles et de la variation de la reproduction des femelles d'une année à l'autre. Seule une petite partie des femelles était autorisée à se reproduire chaque année, ce qui pouvait brouiller l'interprétation des influences maternelles sur la croissance (Green et Rothstein 1991 ; Ozoga et Verme 1982 ; Stears 1992). Les animaux de **première génération** ont été acquis à l'état de nouveau-nés dans deux régions du Dakota du Sud, les Black Hills et l'est du Dakota du Sud. Les animaux de **deuxième génération** étaient les descendants produits dans le centre de recherche par des animaux de première génération provenant de leurs régions d'origine respectives (c'est-à-dire les Black Hills ou l'est du Dakota du Sud).

Nous avons élevé les animaux à la main en utilisant des pratiques d'élevage cohérentes tout au long de l'étude, ce qui nous a permis de contrôler les influences environnementales sur l'alimentation et la variabilité de l'investissement postnatal des mères. Nous avons nourri les nouveau-nés avec du lait de remplacement en poudre Advance Powdered Lamb Milk Replacer (Milk Specialties Company, Dundee, Illinois) mélangé dans un rapport de 4 pour 1 avec de l'eau chaude, selon un programme d'alimentation adapté de Buckland et al. (1975), qui variait en fonction de l'âge des jeunes cerfs. Avant le sevrage, nous avons fourni aux jeunes un accès à volonté à l'aliment pour chevaux Omolene 300 Growth Horse Feed (Purina Feeds LIC, St. Louis, Missouri), une ration granulée (12-16% de protéines), du maïs décortiqué et du foin de luzerne. De la fin du sevrage à l'âge adulte, nous avons nourri les cerfs avec un régime composé de maïs décortiqué, de cosses de soja granulées (12% de protéines) et de foin de luzerne à volonté (Schmitz 2000, 2006).

Nous avons pesé les nouveau-nés de **deuxième génération** chaque semaine, de la mise bas au sevrage, à l'aide d'une balance suspendue précise à 45,4 g (modèle 600 ; Hanson Scale Company, Shubuta, Mississippi). Lorsque la masse corporelle était supérieure à 15 kg, nous avons obtenu les poids à l'aide d'une balance à pied précise à 454 g (modèle 16 ; Adrian J. Paul Company, Duncan, Oklahoma). Après le sevrage, les cerfs ont été pesés au cours de la deuxième semaine d'octobre, de la première semaine de juillet et de manière opportuniste tout au long du reste de l'année.

Nous avons anesthésié les mâles en octobre à l'aide d'un mélange de télazol, de chlorhydrate de kétamine et de chlorhydrate de xylazine (respectivement 2,37 mg/kg, 1,9 mg/kg et 0,47 mg/kg ; télazol obtenu auprès de Wildlife Pharmaceuticals, Fort Collins, Colorado). Nous avons mesuré l'écartement intérieur des bois principaux, puis nous avons scié les bois à environ 2,54 cm au-dessus de la couronne à l'aide d'une scie à câble. Nous avons mesuré la longueur de chaque bois principal, diverses mesures de la circonférence des bois et la longueur de toutes les pointes ≥ 2,54 cm pour les deux bois, à 0,32 cm près, à l'aide d'un ruban en acier de 0,64 cm, comme décrit par Nesbitt et Wright (1981). La circonférence des bois était la somme de 4 mesures de circonférence : la plus petite circonférence au-dessus de la couronne et en dessous de la pointe frontale, et entre chaque paire successive de pointes le long de la branche principale.

Analyses statistiques

Nous avons modélisé la croissance des cerfs de Virginie mâles de chaque région par génération à l'aide des données sur la masse corporelle recueillies tout au long de l'année, de la naissance à l'âge de 7 ans. Nous avons ajusté la relation entre la masse corporelle et l'âge à l'aide de l'équation de croissance de von Bertalanffy (Ricker 1979 ; Zullinger et al. 1984) avec un modèle non linéaire à 3 paramètres : $M(t) = A[1 - 1/3^{e^{-K(t-I)}}]^3$, où M(t) est la masse à l'âge t, A est la masse corporelle asymptotique (kg), K est un paramètre de taux de croissance (jour $^{-1}$) et I est l'âge au point d'inflexion (jours). L'âge au point d'inflexion représentait l'âge auquel le gain de masse commençait à ralentir et, par conséquent, correspondait approximativement à la durée de la croissance postnatale rapide pour chaque groupe. Nous avons effectué des analyses à l'aide de la fonction de modèle non linéaire dans SYSTAT 10.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois) en utilisant l'estimation des moindres carrés par la méthode de Gauss-Newton avec des points de départ pour les itérations fixés à 0 pour l'estimation des paramètres A, K et I. Nous avons considéré que les paramètres de la courbe de croissance

de von Bertalanffy étaient statistiquement différents si les intervalles de confiance à 95% ne se chevauchaient pas.

Nous avons décrit la croissance des bois du cerf de Virginie par rapport à l'âge, à l'aide d'une analyse de régression multiple (Neter et al. 1996). Avant d'ajuster ces données, nous avons utilisé l'analyse en composantes principales pour dériver une variable unique qui expliquait la plupart des variations liées à la taille des bois (Bowyer et al. 2001 ; Stewart et al. 2000). Les variables incluses dans l'analyse en composantes principales étaient la longueur des bois principaux, la longueur totale des pointes, les mesures de la circonférence des bois et la plus grande envergure intérieure des bois. Nous nous attendions à un schéma curviligne entre la croissance des bois et l'âge, car la taille des bois a tendance à diminuer chez les cervidés mâles sénescent (Bowyer et al. 2001 ; Goss 1983 ; Stewart et al. 2000). Nous avons testé la fiabilité de l'utilisation de la composante principale 1 (PC1) comme indice de la taille globale des bois en régressant cette variable composite avec le score brut atypique (Bowyer et al. 2001), une mesure de la taille globale des bois issue du système de notation Boone et Crockett (Nesbitt et Wright 1981). Nous avons utilisé un test F pour déterminer si les régressions multiples pour la taille des bois de chaque groupe différaient en fonction de la génération et de la zone d'origine (Zar 1999).

Afin de contrôler la variabilité individuelle et l'échantillonnage répété des individus, nous avons également comparé la masse corporelle maximale (en octobre) et la taille des bois (PC1) par rapport à l'âge parmi les cohortes à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) avec mesures répétées (Zar 1999). Pour les analyses à mesures répétées, nous avons utilisé les données sur la taille des bois et la masse corporelle de 1,5 à 4,5 ans en raison de la taille limitée de l'échantillon dans les classes d'âge plus avancées, en particulier pour les mâles de deuxième génération. La taille de l'échantillon dans les classes d'âge suivantes a diminué avec l'âge, car les animaux n'avaient pas encore atteint cet âge ou étaient morts. Les mâles de cette population captive ont atteint 90% de leur masse corporelle maximale et de la taille de leurs bois à l'âge de 4,5 ans (Schmitz 2006).

Afin de tenir compte des caractéristiques du début du cycle de vie qui pourraient brouiller l'interprétation de la croissance future de la progéniture, nous avons testé l'effet de la région (c'est-à-dire les Black Hills par rapport à l'est du Dakota du Sud) sur la fécondité, la date de naissance julienne, la masse maternelle et la masse totale à la naissance de la progéniture à l'aide d'une analyse multivariée de variance (MANOVA). À la suite d'un effet principal significatif dans la MANOVA, nous avons utilisé une analyse de corrélation canonique pour identifier les variables responsables de la signification globale de l'effet principal (Johnson et Wichern 2002). Les variables identifiées dans l'analyse canonique ont ensuite été incluses comme variables dépendantes dans des ANOVA distinctes avec le même effet principal (c'est-à-dire la région).

Nous avons utilisé un test du chi carré pour déterminer si le rapport des sexes de la progéniture différait entre les régions (Caughley 1977 : 79-81). Nous avons défini l'investissement prénatal comme la proportion de la masse totale de la progéniture par rapport à la masse maternelle (Knott et al. 2005 ; Robbins et Robbins 1979). Nous avons utilisé des tests t pour tester les différences entre les régions en matière d'investissement prénatal et de masse à la naissance des mâles. Avant d'interpréter les résultats, nous avons

examiné les graphiques résiduels de chaque variable dépendante afin d'évaluer la conformité avec les hypothèses de l'ANOVA. Les mâles de première génération ont engendré en moyenne (± SE) 3,3 ± 0,45 portées pendant la durée de l'étude, mais n'ont jamais reproduit la même femelle les années suivantes. Nous avons adopté $\alpha \leq 0{,}02$ pour compenser le manque d'indépendance entre les échantillons et éviter une erreur de type I (Bowyer et al. 2007). Nous avons utilisé SYSTAT 10.0 pour toutes les analyses statistiques.

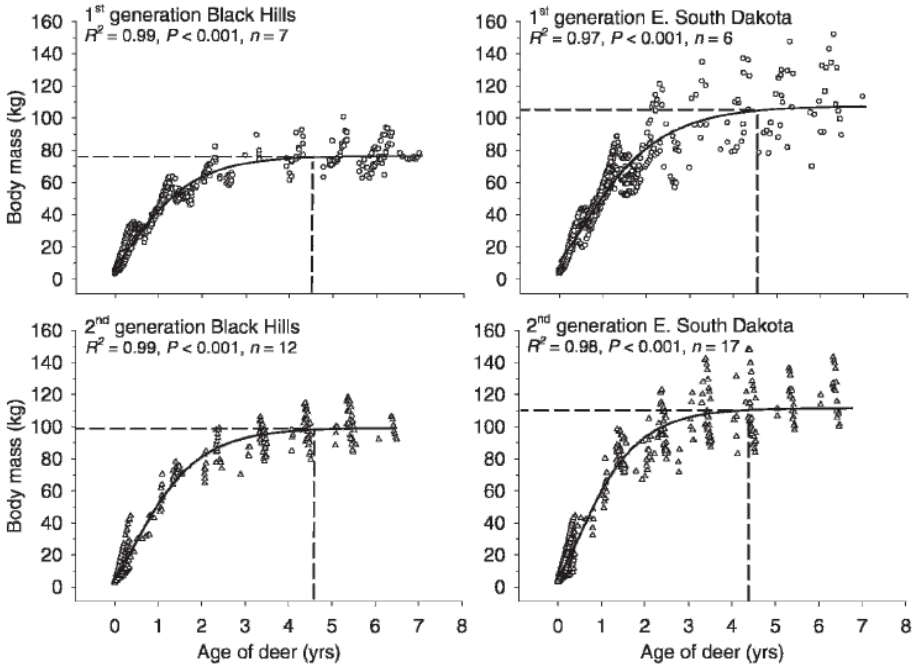

Fig. 1. Masse corporelle (kg) par rapport à l'âge (années) de cerfs à queue blanche mâles (*Odocoileus virginianus*) élevés en captivité, ajustée à la courbe de croissance de von Bertalanffy (Dakota du Sud, 1997-2007). Les animaux étudiés provenaient de cohortes originales (1ère génération) acquises à l'état de nouveau-nés dans l'est du Dakota du Sud et dans les Black Hills, au sud-ouest du Dakota du Sud, entre 1997 et 1998. Les jeunes de deuxième génération sont nés dans le centre de recherche, issus d'adultes de première génération. La taille de l'échantillon indique le nombre de cerfs individuels et la ligne pointillée représente le temps nécessaire pour atteindre la masse corporelle asymptotique (A ; Tableau 1)

RESULTATS

Première génération

La courbe de croissance de von Bertalanffy expliquait plus de 97% de la variation de la masse corporelle par rapport à l'âge chez les cerfs de Virginie mâles du Dakota du Sud (Fig. 1). La masse corporelle des mâles de première génération des Black Hills et de l'est du Dakota du Sud a augmenté de la naissance jusqu'à l'âge de 4,5 ans, âge auquel la **masse corporelle asymptotique** a été atteinte (Fig. 1). Le paramètre du taux de croissance était plus faible pour les mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud que pour ceux des Black Hills (Tableau 1). **Cependant**, le moment de l'inflexion de la croissance s'est produit à une date nettement plus tardive (41 jours) pour les mâles de l'est du Dakota du Sud que pour ceux des Black Hills (Tableau 1). La masse corporelle asymptotique des mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud était **supérieure** de 41% et différait de celle des mâles originaires des Black Hills (Tableau 1). Lorsque nous avons contrôlé l'échantillonnage répété des individus jusqu'à l'âge de 4,5 ans, les effets inter-sujets pour la masse corporelle maximale annuelle étaient également significatifs pour les mâles de première génération ($F = 10{,}46$, d.f. = 1, 8, $P = 0{,}012$). Les mâles de première génération provenant des Black Hills n'ont pas atteint la masse corporelle des mâles de première génération provenant de l'est du Dakota

du Sud et, **par conséquent**, n'ont pas présenté de croissance accrue après l'âge d'un an (Fig. 1).

TABLEAU 1. Estimations des paramètres (± SE) pour les courbes de croissance de von Bertalanffy ajustées à la croissance en masse corporelle (kg) par rapport à l'âge (jours) des cerfs de Virginie mâles (*Odocoileus virginianus*) élevés en captivité (Dakota du Sud, 1997-2007). Les animaux étudiés étaient composés de cohortes originales (1ère génération) acquises à l'état de nouveau-nés dans l'est du Dakota du Sud et dans les Black Hills, au sud-ouest du Dakota du Sud, entre 1997 et 1998. Les jeunes de deuxième génération sont nés dans le centre de recherche et ont été engendrés par des mâles de première génération provenant de la même région. Les lettres minuscules différentes dans chaque colonne indiquent des différences significatives dans les paramètres de croissance entre les groupes de mâles, sur la base d'intervalles de confiance à 95%

		Asymptotic body mass		Growth constant		Age at inflection	
Male white-tailed deer	*n*	A	*SE*	K	*SE*	I	*SE*
1st-generation Black Hills	7	76.42a	0.59	0.0030a	0.0001	151.16a	3.97
1st-generation eastern South Dakota	6	107.58b	1.77	0.0024b	0.0001	192.44b	7.78
2nd-generation Black Hills	14	99.12c	0.80	0.0030a	0.0001	189.67b	5.66
2nd-generation eastern South Dakota	18	111.40b	1.01	0.0033a	0.0001	189.73b	5.40

La composante principale 1, qui reflétait la taille des bois, expliquait 85% de la variation des mesures des bois du cerf de Virginie et était fortement corrélée (r^2 = 0,98) avec le système de notation Boone et Crockett ; les vecteurs propres pour le PC1 présentaient des scores de charge similaires (0,87-0,95) parmi les caractéristiques des bois. La croissance des bois, telle qu'indiquée par le PC1, était réduite chez les mâles de première génération des Black Hills par rapport aux mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud (Fig. 2). Le **pic de croissance** des bois, tel qu'indiqué par la relation curvilinéaire, s'est produit à l'âge de 5,5 à 6,5 ans pour les mâles de première génération des Black Hills et de l'est du Dakota du Sud (Fig. 2). **Néanmoins**, la taille maximale des bois était plus importante chez les mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud (PC1 = 1,26) que chez les mâles de première génération des Black Hills (PC1 = 0,23). Les équations de régression pour la croissance des bois par rapport à l'âge différaient entre les mâles de première génération (F = 23,64, d.f. = 6, 62, P < 0,001), et les différences régionales dans la croissance des bois entre les mâles de première génération ont également été confirmées par une ANOVA à mesures répétées (F = 26,57, df. = 1, 7, P = 0,001). Les mâles de première génération des Black Hills présentaient une masse corporelle et une taille de bois plus petites à maturité que les mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud.

Deuxième génération

Les caractéristiques du début du cycle de vie (Tableau 2) différaient entre les descendants nés de femelles cerfs à queue blanche des Black Hills et ceux de l'est du Dakota du Sud (Wilks' λ = 0,399, F = 11,66, d.f. = 4, 34, P < 0,001). **Cependant**, l'analyse de corrélation canonique a indiqué que la signification globale était principalement influencée par la masse maternelle, qui différait entre les régions (F = 48,28, d.f. = 1, 34, P < 0,001).

La masse corporelle moyenne des femelles des Black Hills était inférieure de 14,9 kg à celle des femelles de l'est du Dakota du Sud (Tableau 2). L'investissement prénatal (proportion néonatale de la masse maternelle ± SE) était plus important chez les femelles des Black Hills (0,114 ± 0,005) que chez celles de l'est du Dakota du Sud (0,099 ± 0,003 ; t = 2,65, d.f. = 36, P = 0,012). Les femelles des Black Hills ont produit plus de mâles que de femelles à la naissance, tandis que les femelles de l'est du Dakota du Sud ont produit plus de femelles que de mâles (Tableau 2), mais ces tendances n'étaient pas significatives (χ^2 = 1,19, df. = 1, P = 0,276). Le poids à la naissance (± SE) des mâles de deuxième génération originaires des Black

Hills (3,51 ± 0,12 kg) et de l'est du Dakota du Sud (3,65 ± 0,10 kg) était similaire (t = 0,95, d.f. = 34, P = 0,350).

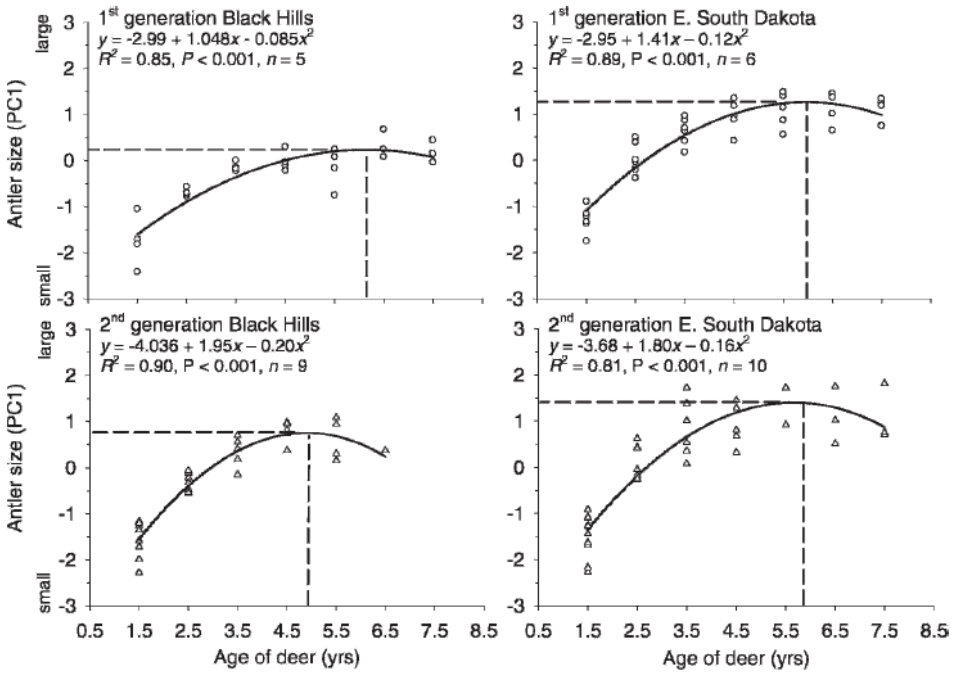

FIG. 2. Taille des bois, telle qu'indiquée par la composante principale 1 (PC1), par rapport à l'âge (en années) des cerfs à queue blanche mâles (*Odocoileus virginianus*) élevés en captivité (Dakota du Sud, 1997-2007). Les charges positives correspondent à des bois plus grands et les charges négatives à des bois plus petits. Les animaux étudiés étaient issus de cohortes originales (1ère génération) acquises à l'état de nouveau-nés dans l'est du Dakota du Sud et dans les Black Hills, au sud-ouest du Dakota du Sud, entre 1997 et 1998. Les jeunes de deuxième génération sont nés dans le centre de recherche, issus d'adultes de première génération. La taille de l'échantillon indique le nombre de cerfs individuels et la ligne pointillée représente le temps nécessaire pour atteindre la taille maximale des bois

Les courbes de croissance de la masse corporelle des mâles de **deuxième** génération étaient similaires à celles de leurs pères, la masse corporelle asymptotique étant atteinte à l'âge de 4,5 ans (Fig. 1). Les constantes du taux de croissance des mâles de première et deuxième générations originaires des Black Hills étaient identiques (Tableau 1). La masse corporelle asymptotique et le point d'inflexion différaient toutefois entre les générations (Tableau 1). Les mâles de deuxième génération originaires des Black Hills ont présenté une croissance rapide pendant 39 jours de plus que les mâles de première génération des Black Hills (Tableau 1). Les mâles de **deuxième** génération originaires des Black Hills ont atteint une masse corporelle asymptotique supérieure de 30% à celle de leurs pères (Tableau 1). Une analyse des mesures répétées a en outre indiqué une croissance accrue chez les mâles de deuxième génération originaires des Black Hills ; les mâles de première et deuxième génération originaires des Black Hills différaient en termes de masse corporelle (F = 29,09, d.f. = 1, 7, P = 0,0001). Les mâles de deuxième génération originaires des Black Hills ont également atteint une taille de bois plus importante (PC1 = 0,75) que leurs pères (PC1 = 0,23). Malgré la petite taille de l'échantillon dans les classes d'âge plus avancées, la relation parabolique indiquait que la croissance des bois différait entre les mâles de première et de deuxième génération des Black Hills (F = 11,54, d.f. = 6, 56, P < 0,001). De plus, l'ANOVA à mesures répétées a indiqué que la croissance des bois différait entre les générations de mâles des Black Hills (F = 10,98, d.f. = 1, 7, P = 0,013).

TABLEAU 2. Moyenne et écart-type des caractéristiques des portées nées de femelles cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) capturées à l'état nouveau-né dans les Black Hills et l'est du Dakota du Sud et élevées en captivité (Dakota

du Sud, 1997-2007). Les lettres minuscules différentes dans les lignes indiquent des différences significatives entre les régions d'origine (ANOVA pour les variables identifiées par analyse de corrélation canonique après MANOVA, à l'exception du rapport des sexes, qui a été testé par le test du chi carré)

	Region of origin			
	Black Hills		Eastern South Dakota	
Litter characteristics	$\bar{x}$	*SE*	$\bar{x}$	*SE*
Young per female	1.92a	0.10	1.95a	0.07
Julian birth date (days)	155a	2.33	153a	1.65
Total birth mass (kg)	6.52a	0.32	7.14a	0.23
Maternal mass (kg)	57.3a	1.75	72.2b	1.23
Sex ratio (proportion males)	0.58a	0.10	0.45a	0.07

La masse corporelle asymptotique (Tableau 1) et la taille des bois (F = 5,86, d.f. = 6, 66, P < 0,001) des mâles de deuxième génération originaires des Black Hills sont restées inférieures à celles des mâles de première génération originaires de l'est du Dakota du Sud (Tableau 1). **Néanmoins**, les mâles de deuxième génération originaires des Black Hills avaient **compensé** 72% de la différence initiale de masse corporelle asymptotique qui existait entre les mâles de première génération et la taille des bois se rapprochait de celle des mâles de première génération de l'est du Dakota du Sud (Fig. 2). **De plus**, l'analyse des mesures répétées a indiqué que la masse corporelle (F = 0,251, d.f. = 1, 9, P = 0,251) et la taille des bois (F = 2,63, d.f. = 1, 8, P = 0,144) par rapport à l'âge des mâles de deuxième génération originaires des Black Hills et des mâles de première génération originaires de l'est du Dakota du Sud étaient similaires, bien que ce résultat ait probablement été influencé par la taille réduite de l'échantillon disponible pour l'ANOVA à mesures répétées.

Les mâles de première et deuxième génération originaires de l'est du Dakota du Sud présentaient des profils similaires en termes de masse corporelle (Fig. 1) et de taille des bois (Fig. 2). La taille asymptotique, la constante de croissance et l'âge d'inflexion de la croissance étaient similaires (Tableau 1). **De plus**, le pic annuel de masse corporelle (F = 0,34, d.f. = 1, 10, P = 0,574) et la taille des bois (F = 0,29, d.f. = 1, 8, P = 0,603) jusqu'à l'âge de 4,5 ans étaient similaires entre les générations de mâles originaires de l'est du Dakota du Sud.

DISCUSSION

La limitation des ressources peut avoir un effet négatif sur la croissance des ongulés mâles (Clutton-Brock et al. 1982 ; Geist 1986 ; Simard et al. 2008), mais la suppression de cette limitation devrait entraîner une amélioration de la croissance (Ashley et al. 1998 ; Leberg et Smith 1993). **Contrairement** à cette prédiction, les cerfs à queue blanche mâles acquis à l'état de nouveau-nés dans les Black Hills et élevés dans un environnement contrôlé avec un niveau nutritionnel élevé ont cessé leur croissance rapide à un âge plus précoce et sont restés plus petits, tant en termes de masse corporelle que de taille des bois, que les mâles acquis dans l'est du Dakota du Sud (Figures 1 et 2). Les descendants de ces mâles des Black Hills ont toutefois atteint une masse corporelle et une taille de bois nettement supérieures à celles de leurs pères (Tableau 1 ; Figure 2). **De plus**, les mâles de **deuxième** génération originaires des Black Hills n'étaient que légèrement plus petits en termes de masse corporelle et de taille des bois que les mâles de première génération provenant de l'est du Dakota du Sud (Tableau 1 ; Figure 2). Ces résultats corroborent l'hypothèse des effets maternels et indiquent que l'état de la mère pendant la gestation a eu des conséquences à vie sur la croissance des mâles de première génération originaires des Black Hills. La croissance accrue de la masse corporelle

et de la taille des bois observée chez les mâles de deuxième génération originaires des Black Hills indique une réduction de l'effet maternel négatif qui limitait la croissance de leurs pères. Une des limites potentielles de notre étude est que nous n'avons pas pu évaluer directement les différences génétiques entre les cerfs de l'est du Dakota du Sud et ceux des Black Hills, qui auraient pu influencer la croissance des cerfs de ces régions. Les restrictions nutritionnelles et la compétition intraspécifique sur de longues périodes dans les Black Hills ont peut-être conduit à la sélection de tailles corporelles plus petites afin de réduire les besoins nutritionnels absolus (Sinclair et Parkes 2008), un phénomène qui a été observé sur les îles (Simard et al. 2008). **Néanmoins**, la croissance **compensatoire** observée chez les mâles de deuxième génération originaires des Black Hills rend peu probable un effet génétique substantiel et nous amène à conclure que l'explication la plus parcimonieuse des différences de taille entre les régions du Dakota du Sud est la **nutrition**.

Nous reconnaissons également le risque de pseudo-réplication, car les mâles adultes ont engendré plus d'un petit dans notre échantillon. **Néanmoins**, notre approche consistait à reproduire le système d'accouplement des cerfs à queue blanche polygames (DeYoung et al. 2006 ; Ott et al. 2003). Le biais potentiel lié à la pseudo-réplication serait similaire pour chaque groupe de cerfs, et nous avons contrôlé les effets individuels à l'aide d'une analyse de mesures répétées (Zar 1999). **De plus**, nous avons réduit l'alpha de 0,05 à 0,02 afin de compenser le manque potentiel d'indépendance entre les échantillons et de minimiser le risque d'erreur de type I (Bowyer et al. 2007). Nous reconnaissons que la taille des échantillons était petite pour certaines des classes d'âge plus avancées des cerfs ; **néanmoins**, nous avons pu détecter des différences intergénérationnelles substantielles dans la taille du corps et des bois.

Si les mâles de deuxième génération originaires de l'est du Dakota du Sud présentaient également une augmentation de la masse corporelle ou de la taille des bois supérieure à celle de leurs pères, alors la croissance réactive des mâles de deuxième génération originaires des Black Hills pourrait être le résultat d'un élevage dans un environnement contrôlé sur le plan nutritionnel. Les schémas de croissance des mâles de première et deuxième générations originaires de l'est du Dakota du Sud étaient toutefois presque identiques, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle la croissance des cerfs dans l'est du Dakota du Sud n'était pas inhibée par des effets maternels négatifs. Nous émettons **l'hypothèse** que les cerfs de l'est du Dakota du Sud représentent le potentiel maximal de masse corporelle et de taille des bois pour cette sous-espèce dans le nord des Grandes Plaines. La disponibilité de cultures agricoles pour l'alimentation et le couvert pendant une grande partie de l'année a probablement contribué à l'accélération du modèle de croissance des cerfs à queue blanche de l'est du Dakota du Sud (Brinkman et al. 2004 ; Kramlich 1985 ; Nixon et al. 1991).

Le rôle de la nutrition dans la modification du rapport des sexes chez les fœtus des ongulés a été largement étudié (McCullough 1979 ; Sheldon et West 2004 ; Verme 1983), mais la plausibilité des hypothèses avancées pour expliquer ce phénomène reste controversée (Cameron 2004 ; Trivers et Willard 1973). La taille de la portée et le rapport de masculinité à la naissance peuvent tous deux influencer la croissance ultérieure des jeunes en raison de l'asymétrie de l'investissement maternel, en particulier pendant la lactation (Birgersson 1998 ; Hewison et Gaillard 1999 ; Hogg et al. 1992). La taille des portées et le rapport de masculinité étaient toutefois similaires entre les femelles des Black Hills et celles de l'est du Dakota du

Sud (Tableau 2), et nous avons contrôlé la variabilité de l'investissement post natal, car tous les animaux ont été élevés à la main selon les mêmes pratiques d'élevage. Les femelles des Black Hills ont probablement augmenté leur investissement prénatal par rapport à leur masse corporelle en réponse à de bonnes conditions nutritionnelles afin de compenser les effets maternels négatifs. **De même**, Keech et al. (2000) ont conclu qu'il existait un lien direct entre l'investissement reproductif et l'état nutritionnel des femelles élans (*Alces alces*) et la survie de leurs petits. D'autres études sur les ongulés ont également démontré que les conditions vécues par les individus au début de leur vie ont des effets à long terme sur les caractéristiques de leur cycle de vie, allant de la survie (Kie et White 1985 ; Mech et al. 1991) au taux de sénescence (Nussey et al. 2007), en passant par la croissance des bois ou des cornes (Festa-Bianchet et al. 2000 ; Kruuk et al. 2002 ; Schmidt et al. 2001), au succès reproductif tout au long de la vie (Festa-Bianchet et al. 2000 ; Nussey et al. 2007). **Néanmoins**, les effets de la condition physique au cours du développement précoce dans ces études incluaient des influences environnementales, qui pourraient exacerber davantage les effets ; nous avons contrôlé les variations environnementales et quantifié le rôle potentiel des effets maternels négatifs sur la croissance. **En effet**, notre protocole expérimental a contrôlé les effets potentiels de la condition maternelle sur l'approvisionnement des jeunes (Therrien et al. 2007, 2008) et l'ajustement par les femelles de leur investissement maternel dans les nouveau-nés en réponse aux changements environnementaux actuels (Rachlow et Bowyer 1994).

Les **effets intergénérationnels** se produisent lorsque les actions d'un individu affectent non seulement sa propre survie et ses performances, mais aussi celles de sa progéniture et éventuellement des générations suivantes (Livnat et al. 2005). La transmission des effets des conditions environnementales des générations passées à la variation phénotypique des générations suivantes peut entraîner un décalage dans la réponse de la population (Beckerman et al. 2002 ; Plaistow et al. 2006). Les effets résiduels de la nutrition de la grand-mère (c'est-à-dire l'état nutritionnel des mères des mâles de première génération des Black Hills) sur la masse corporelle et la taille des bois ont pu persister chez les mâles de deuxième génération originaires des Black Hills, car ceux-ci n'ont pas atteint la taille des bois et la masse corporelle des mâles de l'est du Dakota du Sud (Figures 1 et 2).

La suppression des feux de forêt dans les Black Hills, au sud-ouest du Dakota du Sud, a entraîné la fermeture de la canopée et une diminution de la quantité et de la qualité de la végétation du sous-bois (Larson et Johnson 1999 ; Richardson et Peterson 1974 ; Zimmerman et al. 2006). Depuis des décennies, les cerfs de Virginie des Black Hills sont en déclin (DePerno 1998) et souffrent d'une mauvaise condition nutritionnelle (Hippensteel 2000 ; Osborn 1994), probablement en raison de la surpopulation et de la détérioration de leur habitat (Leopold et al. 1947 ; Richardson et Peterson 1974). **Néanmoins**, nous prévoyons qu'après un délai suffisant suivant l'amélioration de l'habitat et la réduction consécutive des effets liés à la densité, les cerfs de Virginie des Black Hills devraient présenter une masse corporelle et des caractéristiques de bois comparables à celles des cerfs de l'est du Dakota du Sud. Ce résultat est corroboré par la croissance accrue des cerfs de deuxième génération de cette région, et fait de la dépendance à la densité et de la détérioration de l'habitat l'explication la plus probable de ce phénomène.

Conséquences des effets maternels

Un effet maternel **intergénérationnel** sur la croissance et la taille à la maturité, qui a débuté avant la naissance, souligne l'importance d'une bonne nutrition pendant la gestation. La majeure partie du coût de la gestation est accumulée pendant le **dernier tiers** de la gestation chez le cerf de Virginie (Pekins et al. 1998 ; Robbins et Mon 1975 ; Robbins et Robbins 1979 ; Verme 1963) ; **par conséquent**, une alimentation adéquate à la fin de l'hiver et au début du printemps est essentielle, à moins que des réserves somatiques importantes ne soient présentes depuis l'été ou l'automne précédent. Les femelles en mauvaise condition physique sont plus susceptibles de donner naissance à des petits plus petits et plus faibles, ce qui peut prédisposer les petits à la mortalité (Bartmann et al. 1992 ; Sams et al. 1996), y compris à la prédation (Cook et al. 1971 ; Keech et al. 2000 ; Kie et White 1985 ; Kunkel et Mech 1994 ; Nelson et Woolf 1987). Le poids à la naissance peut avoir des effets à long terme sur la survie et le succès reproductif (Albon et al. 1987). Nous émettons l'hypothèse que les petits qui survivent peuvent connaître une croissance lente, avoir un poids adulte plus faible, des bois plus petits et, par conséquent, une condition physique moins bonne.

Les conditions environnementales pendant le développement gestationnel précoce des jeunes ongulés peuvent affecter l'ensemble de la cohorte et avoir des conséquences durables (Albon et al. 1987 ; Anderson et Linnell 1997 ; Forchhammer et al. 2001 ; Rose et al. 1998 ; Toigo et al. 1999). La variabilité des cohortes peut être le résultat direct d'effets maternels négatifs agissant sur la croissance et le succès reproductif ultérieur de la progéniture. Post et al. (1997) ont déterminé que les fluctuations du poids corporel spécifique à la cohorte des cerfs élaphes (*Cervus elaphus*) étaient corrélées aux conditions hivernales pendant la période de gestation. **De plus**, Albon et al. (1987) ont documenté la variabilité des cohortes en termes de performances reproductives et de survie des cerfs élaphes, qui s'expliquait par le poids à la naissance, lui-même influencé par les conditions pendant les **deux derniers mois** de gestation. Les effets maternels peuvent entraîner des corrélations entre les conditions environnementales rencontrées au début du développement et les composantes de la condition physique observées plus tard dans la vie (Beckerman et al. 2002 ; Lindström 1999). Nos résultats indiquent que les conditions pendant la gestation peuvent à elles seules avoir des conséquences à vie sur la croissance et la reproduction. Par exemple, la croissance à vie des cerfs de Virginie mâles des Black Hills a probablement été entravée par l'état de santé de la mère et de la grand-mère pendant la gestation, mais cela s'est produit dans une moindre mesure chez les générations suivantes dans des conditions contrôlées avec des fourrages de haute qualité.

La croissance et le développement des bois sont influencés par l'état nutritionnel d'un individu, qui est déterminé par la densité de population en fonction des conditions de l'habitat (Goss 1983 ; Kruuk et al. 2002 ; Schmidt et al. 2001, 2007) et constituent des traits du cycle biologique qui peuvent représenter la qualité phénotypique (Bowyer et al. 2001 ; Solberg et Sather 1994 ; Vanpé et al. 2007). Nous avons documenté une suppression de la croissance des bois causée par un effet maternel négatif, malgré le bon état nutritionnel des mâles. Certaines études ont conclu que le **décalage** dans la **réponse** de la population à l'amélioration des conditions était le résultat direct du retard dans la régénération de la végétation (Fryxell et al. 1991 ; McCullough 1979). Malgré la récupération ou l'amélioration substantielle de l'habitat, les schémas de croissance et la démographie des populations peuvent continuer à être freinés par des effets maternels et grand-maternels négatifs. Les biologistes devraient tenir compte du potentiel d'effets maternels intergénérationnels qui

persistent chez les jeunes nés avant l'amélioration des conditions et des effets maternels résiduels sur la croissance des générations suivantes.

Les effets intergénérationnels de l'état maternel rapportés ici, ainsi que ceux rapportés par d'autres recherches (par exemple, Geist 1986 ; Mech et al. 1991), soulignent l'importance de comprendre **l'état nutritionnel** actuel et historique des populations avant d'utiliser les données actuelles sur les conditions météorologiques, l'état de l'habitat, la densité et la prédation pour interpréter la dynamique des populations. L'interprétation de ces relations peut être brouillée par les effets maternels, où les retards dans la réponse de la population à l'amélioration de l'habitat ou à la libération d'une forte dépendance à la densité peuvent persister pendant plusieurs générations et, par conséquent, avoir un effet déstabilisateur sur la dynamique des populations (Benton et al. 2001 ; Lindström et Kokko 2002). Nos résultats soulignent l'importance des études à long terme sur les grands mammifères à longue durée de vie, en particulier lorsqu'il s'agit de décrire les trajectoires démographiques dans des environnements très variables ; les données démographiques à court terme peuvent être trompeuses et conduire à des conclusions erronées (Kie et al. 2003 ; McCullough 1990).

Disposer de modèles réalistes et prévisibles de la dynamique des populations de grands ongulés par rapport à la capacité de charge (*K*) présente un intérêt théorique et pratique considérable (Bowyer et al. 2005 ; Kie et al. 2003), et nous suggérons que la prise en compte de l'influence des effets maternels pourrait permettre de mieux comprendre leur dynamique. **De plus**, une interprétation précise de la dynamique prédateur-proie peut dépendre de la compréhension de la réponse des caractéristiques du cycle biologique des ongulés à la stochasticité environnementale et aux mécanismes dépendants de la densité (Beckerman et al. 2002 ; Bowyer et al. 2005). Il est clair que des recherches supplémentaires sont nécessaires pour élucider l'influence de l'état et de l'investissement maternels sur la dynamique des populations et l'évolution des stratégies de cycle biologique chez les grands ongulés, ce qui ne sera possible que grâce à des études à long terme (Lindström 1999).

Literature Cited

Adams, L. G. 2005. Effects of maternal characteristics and climatic variation on birth masses of Alaskan caribou. Journal of Mammalogy 86:506–513.

Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock, and F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. Journal of Animal Ecology 56:69–81.

Anderson, R., and J. D. C. Linnell. 1997. Variation in maternal investment in a small cervid; the effects of cohort, sex, litter size and time of birth in roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. Oecologia 109:74–79.

Ashley, E. P., G. B. McCullough, and J. T. Robinson. 1998. Morphological responses of white-tailed deer to a severe population reduction. Canadian Journal of Zoology 76:1–5.

Baker, R. H. 1984. Origin, classification and distribution. Pp. 1–18 in White-tailed deer ecology and management (L. K. Sowls, ed.). Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.

Bårdsen, B., P. Fauchald, T. Tveraa, K. Langeland, N. G. Yoccoz, and R. A. Ims. 2008. Experimental evidence for a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. Ecology 89:829–837.

Bartmann, R. M., G. C. White, and L. H. Carpenter. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. Wildlife Monographs 121:1–39.

Beckerman, A., T. G. Benton, E. Ranta, V. Kaitala, and P. Lundberg. 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. Trends in Ecology & Evolution 17:263–269.

Benton, T. G., E. Ranta, V. Kaitala, and A. P. Beckerman. 2001. Maternal effects and the stability of population dynamics in noisy environments. Journal of Animal Ecology 70:590–599.

BERNARDO, J. 1996. Maternal effects in animal ecology. American Zoologist 36:83–105.

BIRGERSSON, B. 1998. Male-biased maternal expenditures and associated costs in fallow deer. Behavioral Ecology and Sociobiology 43:87–93.

BOWYER, R. T., V. C. BLEICH, X. MANTECA, J. C. WHITING, AND K. M. STEWART. 2007. Sociality, mate choice, and timing of mating in American bison (*Bison bison*): effects of large males. Ethology 113:1048–1060.

BOWYER, R. T., D. K. PERSON, AND B. M. PIERCE. 2005. Detecting top-down versus bottom-up regulation of ungulates by large carnivores: implications for conservation of biodiversity. Pp. 342–261 in Large carnivores and the conservation of biodiversity (J. C. Ray, K. H. Redford, R. S. Steneck, and J. Berger, eds.). Island Press, Washington, D.C.

BOWYER, R. T., K. M. STEWART, J. G. KIE, AND W. C. GASAWAY. 2001. Fluctuating asymmetry in antlers of Alaskan moose: size matters. Journal of Mammalogy 82:814–824.

BRINKMAN, T. J., J. A. JENKS, C. S. DEPERNO, B. S. HAROLDSON, AND R. G. OSBORN. 2004. Survival of white-tailed deer in an intensively farmed region of Minnesota. Wildlife Society Bulletin 32:726–731.

BUCKLAND, D. E., W. A. ABLER, AND R. L. KIRKPATRICK. 1975. Improved husbandry system for rearing fawns in captivity. Journal of Wildlife Management 39:211–214.

CAMERON, E. Z. 2004. Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers–Willard hypothesis: evidence for a mechanism. Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences 271:1723–1728.

CAUGHLEY, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.

CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS, AND S. D. ALBON. 1982. Red deer: behaviour and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

COOK, R. S., M. WHITE, D. O. TRAINER, AND W. C. GLAZENER. 1971. Mortality of young white-tailed deer fawns in south Texas. Journal of Wildlife Management 35:47–56.

DALE, B. W., L. G. ADAMS, W. B. COLLINS, K. JOLLY, P. VALKENBURG, AND R. TOBEY. 2008. Stochastic and compensatory effects limit persistence of variation in body mass of young caribou. Journal of Mammalogy 89:1130–1135.

DEPERNO, C. S. 1998. Habitat selection of a declining white-tailed deer herd in the central Black Hills, South Dakota and Wyoming. Ph.D. dissertation, South Dakota State University, Brookings.

DEYOUNG, R. W., S. DEMARAIS, R. L. HONEYCUTT, K. L. GEE, AND R. A. GONZALES. 2006. Social dominance and male breeding success in captive white-tailed deer. Wildlife Society Bulletin 34:131–136.

FESTA-BIANCHET, M., AND J. T. JORGENSON. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. Behavioral Ecology 9:155–150.

FESTA-BIANCHET, M., J. T. JORGENSON, AND D. REALE. 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. Behavioral Ecology 111:633–639.

FORCHHAMMER, M. C., T. H. CLUTTON-BROCK, J. LINDSTROM, AND S. D. ALBON. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. Journal of Animal Ecology 70:721–729.

FRYXELL, J. M., D. J. T. HUSSELL, A. B. LAMBERT, AND P. C. SMITH. 1991. Time lags and population fluctuations in white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 55:377–385.

GAILLARD, J. M., M. FESTA-BIANCHET, N. G. YOCCOZ, A. LOISON, AND C. TOGO. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 31:367–393.

GANNON, W. L., R. S. SIKES, and the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2007. Guidelines of the American Society Mammalogists for the use of wild mammals in research. Journal of Mammalogy 88:809–823.

GEIST, V. 1986. Super antlers and pre–World War II European research. Wildlife Society Bulletin 14:91–94.

GENDREAU, Y., S. D. CÔTÉ, AND M. FESTA-BIANCHET. 2005. Maternal effects on post-weaning and social development in juvenile mountain goats (*Oreamnos americanus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 58:237–246.

GLADFELTER, H. L. 1984. Midwest agricultural region. Pp. 1–18 in White-tailed deer ecology and management (L. K. Sowls, ed.). Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.

GOSS, R. J. 1983. Deer antlers: regeneration, function, and evolution. Academic Press, New York.

GREEN, W. C. H., AND A. ROTHSTEIN. 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. Oecologia 86:521–527.

GROVENBURG, T. W. 2007. Movement patterns of white-tailed deer in east central South Dakota relative to winter ranges and management unit boundaries. M.S. thesis, South Dakota State University, Brookings.

HEWISON, A. J. M., AND J. M. GAILLARD. 1999. Successful sons or advantaged daughters? The Trivers–Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. Trends in Ecology & Evolution 14:229–234.

HIPPENSTEEL, B. A. 2000. Nutritional condition of white-tailed deer in the central Black Hills, South Dakota: influence of habitat and elk competition. M.S. thesis, South Dakota State University, Brookings.

HOGG, J. T., C. C. HASS, AND D. A. JENNI. 1992. Sex-biased maternal expenditures in Rocky-Mountain bighorn sheep. Behavioral Ecology and Sociobiology 31:243–251.

JOHNSON, R. A., AND D. W. WICHERN. 2002. Applied multivariate statistical analysis. 5th ed. Prentice Hall, Inc., Upper Saddle River, New Jersey.

KEECH, M. A., R. T. BOWYER, J. M. VER HOEF, R. D. BOERTJE, B. W. DALE, AND T. R. STEPHENSON. 2000. Life-history consequences of maternal condition in Alaskan moose. Journal of Wildlife Management 64:450–462.

KIE, J. G., R. T. BOWYER, AND K. M. STEWART. 2003. Ungulates in western coniferous forests: habitat relationships, population dynamics, and ecosystem. Pp. 296–340 in Mammal community dynamics (C. J. Zabel and R. G. Anthony, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

KIE, J. G., AND M. WHITE. 1985. Population dynamics of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on the Welder Wildlife Refuge, Texas. Southwestern Naturalist 30:105–118.

KIRKPATRICK, M., AND R. LANDE. 1989. The evolution of maternal characters. Evolution 43:485–503.

KNOTT, K. K., P. S. BARBOZA, AND R. T. BOWYER. 2005. Growth in arctic ungulates: postnatal development and organ maturation in *Rangifer tarandus* and *Ovibos moschatus*. Journal of Mammalogy 86:121–130.

KRAMLICH, T. J. 1985. Evaluation of seasonal habitat use by white-tailed deer in eastern South Dakota. M.S. thesis, South Dakota State University, Brookings.

KRUUK, L. E. B., J. SLATE, J. M. PEMBERTON, S. BROTHERSTONE, F. GUINNESS, AND T. CLUTTON-BROCK. 2002. Antler size in red deer: heritability and selection but no evolution. Evolution 56:1683–1695.

KUNKEL, K. E., AND L. D. MECH. 1994. Wolf and bear predation on white-tailed deer fawns in northeastern Minnesota. Canadian Journal of Zoology 72:1557–1565.

LARSON, G. E., AND J. R. JOHNSON. 1999. Plants of the Black Hills and Bear Lodge Mountains. Fenske Media Corporation, Rapid City, South Dakota.

LEBERG, P. L., AND M. H. SMITH. 1993. Influence of density on growth of white-tailed deer. Journal of Mammalogy 74:723–731.

LEOPOLD, A., L. K. SOWLS, AND D. L. SPENCER. 1947. A survey of overpopulated deer ranges in the United States. Journal of Wildlife Management 11:162–177.

LINDSTRÖM, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. Trends in Ecology & Evolution 14:343–348.

LINDSTRÖM, J., AND H. KOKKO. 2002. Cohort effects and population dynamics. Ecology Letters 5:338–344.

LIVNAT, A., S. W. PACALA, AND S. A. LEVIN. 2005. The evolution of intergenerational discounting in offspring quality. American Naturalist 165:311–321.

MARSHALL, D. J., AND T. ULLER. 2007. When is a maternal effect adaptive? Oikos 116:1957–1963.

MCCULLOUGH, D. R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a *K*-selected species. University of Michigan Press, Ann Arbor.

MCCULLOUGH, D. R. 1990. Detecting density dependence: filtering the baby from the bath water. Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference 55:534–543.

MECH, L. D., M. E. NELSON, AND R. E. MCROBERTS. 1991. Effects of maternal and grandmaternal nutrition on deer mass and vulnerability to wolf predation. Journal of Mammalogy 72:146–151.

MOUSSEAU, T. A., AND C. W. FOX. 1998. The adaptive significance of maternal effects. Trends in Ecology & Evolution 13:403–407.

NELSON, T. A., AND A. WOOLF. 1987. Mortality of white-tailed deer fawns in southern Illinois. Journal of Wildlife Management 51:326–329.

NESBITT, W. H., AND P. L. WRIGHT. 1981. Records of North American big game. Boone and Crockett Club, Alexandria, Virginia.

NETER, J., M. H. KUTNER, C. J. NACHTSHEIM, AND W. WASSERMAN. 1996. Applied linear statistical models. 4th ed. McGraw-Hill, Boston, Massachusetts.

NIXON, C. M., L. P. HANSEN, P. A. BREWER, AND J. E. CHELSVIG. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. Wildlife Monographs 118:1–77.

NUSSEY, D. H., E. B. KRUUK, A. MORRIS, AND T. H. CLUTTON-BROCK. 2007. Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. Current Biology 17:1000–1001.

OSBORN, R. G. 1994. Winter diet and nutritional condition of white-tailed deer in the northern Black Hills, South Dakota. M.S. thesis, South Dakota State University, Brookings.

OTT, J. R., ET AL. 2003. Comparative mating success of male white-tailed deer in relation to age and antler quality. Proceedings of the Annual Southeast Deer Study Group 26:21.

OZOGA, J. J., AND L. J. VERME. 1982. Physical and reproductive characteristics of a supplementally fed white-tailed deer herd. Journal of Wildlife Management 46:281–301.

PEKINS, P. J., K. S. SMITH, AND W. W. MAUTZ. 1998. The energy cost of gestation in white-tailed deer. Canadian Journal of Zoology 76:1091–1097.

PLAISTOW, S. J., C. T. LAPSLEY, AND T. G. BENTON. 2006. Context-dependent intergenerational effects: the interaction between past and present environments and its effect on population dynamics. American Naturalist 167:206–215.

Post, E., N. C. Stenseth, R. Langvatn, and J. M. Fromentin. 1997. Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. Proceedings of Royal Society of London, B. Biological Sciences 262:1317–1324.

Rachlow, J. L, and R. T. Bowyer. 1994. Variability in maternal behavior by Dall's sheep: environmental tracking or adaptive strategy? Journal of Mammalogy 75:328–337.

Richardson, A. H., and L. E. Peterson. 1974. History and management of South Dakota deer. South Dakota Department of Game, Fish and Parks, Pierre, South Dakota, Bulletin 5. 113 pp.

Ricker, W. E. 1979. Growth rates and models. Fish Physiology 8:679–743.

Robbins, C. T., and A. N. Moen. 1975. Uterine composition and growth in pregnant white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 39:684–691.

Robbins, C. T., and B. L. Robbins. 1979. Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. American Naturalist 114:101–116.

Rose, K. E., T. H. Clutton-Brock, and F. E. Guinness. 1998. Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. Journal of Animal Ecology 67:979–986.

Sams, M. G., R. L. Lochmiller, C. W. Qualls, Jr., D. M. Leslie, Jr., and M. E. Payton. 1996. Physiological correlates of neonatal mortality in an overpopulated herd of white-tailed deer. Journal of Mammalogy 77:179–190.

Schmidt, J. I., J. M. Ver Hoef, and R. T. Bowyer. 2007. Antler size of Alaskan moose *Alces alces gigas*: effects of population density, hunter harvest and use of guides. Wildlife Biology 13:53–65.

Schmidt, K. T., A. Stien, S. D. Albon, and F. E. Guinness. 2001. Antler length of yearling red deer is determined by population density, weather and early life-history. Oecologia 127:191–197.

Schmitz, L. E. 2000. Development of lure forages for minimizing winter depredation by deer in South Dakota. M.S. thesis, South Dakota State University, Brookings.

Schmitz, L. E. 2006. Ecology of white-tailed deer in South Dakota: growth, survival, and winter nutrition. Ph.D. dissertation, South Dakota State University, Brookings.

Sheldon, B. C., and S. A. West. 2004. Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. American Naturalist 163:40–54.

Simard, M. A., S. D. Côté, R. B. Weladji, and J. Huot. 2008. Feedback effects of chronic browsing on life-history traits of a large herbivore. Journal of Animal Ecology 77:678–686.

Sinclair, A. R. E., and J. P. Parkes. 2008. On being the right size: food-limited feedback on optimal body size. Journal of Animal Ecology 77:635–637.

Solberg, E. J., and B. E. Sæther. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). Journal of Mammalogy 75:1069–1079.

Spuhler, W., W. F. Lytle, and D. Moe. 1971. Climate of South Dakota. South Dakota State University Agricultural Experiment Station Bulletin 582. 30 pp.

Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Stewart, K. M., R. T. Bowyer, J. G. Kie, and W. C. Gasaway. 2000. Antler size relative to body mass in moose: tradeoffs associated with reproduction. Alces 36:77–83.

Therrien, J., S. D. Côté, M. Festa-Bianchet, and J. Ouellet. 2007. Conservative maternal care in an iteroparous mammal: a resource allocation experiment. Behavioral Ecology and Sociobiology 62:193–199.

Therrien, J., S. D. Côté, M. Festa-Bianchet, and J. Ouellet. 2008. Maternal care in white-tailed deer: trade-off between maintenance and reproduction under food restriction. Animal Behaviour 75:235–243.

Toigo, C., J.-M. Gaillard, and J. Michallet. 1999. Cohort affects growth of males but not females in alpine ibex (*Capra ibex ibex*). Journal of Mammalogy 80:1021–1027.

Trivers, R. L., and D. E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science 179:90–92.

Vanpé, C., et al. 2007. Antler size provides an honest signal of male phenoptyic quality in male roe deer. American Naturalist 169:481–493.

Verme, L. J. 1963. Effect of nutrition on growth of white-tailed deer fawns. Transactions of the North American Wildlife and Natural Resource Conference 28:431–443.

Verme, L. J. 1983. Sex ratio variation in *Odocoileus*: a critical review. Journal of Wildlife Management 47:573–582.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Inc., Upper Saddle River, New Jersey.

Zimmerman, T. J., J. A. Jenks, and D. M. Leslie, Jr. 2006. Gastrointestinal morphology of female white-tailed and mule deer: effects of fire, reproduction and feeding type. Journal of Mammalogy 87:598–605.

Zullinger, E. M., R. E. Ricklefs, K. H. Redford, and G. M. Mace. 1984. Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. Journal of Mammalogy 65:607–636.

Submitted 16 June 2008. Accepted 21 November 2008.

Associate Editor was Jane M. Waterman.