

Effets de l'âge, du sexe et de la densité sur le poids corporel du cerf élaphe Norvégien : preuves d'une sénescence dépendante de la densité



doi 10.1098/rspb.2001.1585

Effects of age, sex and density on body weight of Norwegian red deer: evidence of density-dependent senescence

Atle Mysterud^{1*}, Nigel G. Yoccoz^{1,2}, Nils Chr. Stenseth¹ and Rolf Langvatn³

¹Department of Biology, Division of Zoology, University of Oslo, PO Box 1050 Blindern, N-0316 Oslo, Norway

²Department of Arctic Ecology, Norwegian Institute for Nature Research, Polar Environmental Centre, N-9296 Tromsø, Norway

³University Studies at Svalbard, N-9170 Longyearbyen, Spitsbergen, Norway

Proc. R. Soc. Lond. B (2001) **268**, 911–919

Received 30 August 2000 Accepted 11 January 2001

Résumé

Seules quelques études récentes ont démontré la **sénescence** chez les ongulés et on ne sait rien sur la façon dont les schémas de sénescence peuvent varier en fonction de la **densité**. La sénescence est généralement liée au coût de la reproduction, qui augmente probablement avec la densité chez les ongulés et peut différer entre les sexes. **En outre**, la sénescence chez les ongulés est également considérée comme fonction du taux d'usure dentaire. La dépendance à la densité et les différences sexuelles dans le choix alimentaire étant bien documentées, cela peut entraîner des taux d'usure dentaire différents et, par conséquent, des schémas de sénescence dépendants de la densité et spécifiques au sexe. Nous avons donc étudié les effets de l'âge, du sexe, de la densité et de leurs interactions possibles sur la variabilité du poids corporel chez 29 047 cerfs élaphe abattus entre 1965 et 1998 en Norvège, dont 380 mâles et 1452 femelles âgés de huit ans ou plus. **Il est clairement apparu** que la variation spatio-temporelle de la densité était négativement corrélée au poids corporel. **De plus**, des signes de sénescence ont été observés chez les cerfs rouges mâles et femelles. L'âge de début de la sénescence chez les **femelles** était supérieur à 20 ans et indépendant de la densité de population. Chez les **mâles**, le début et le rythme de la sénescence augmentaient avec la densité de population. **Le début de la sénescence chez les mâles était d'environ 12 ans à faible densité, mais diminuait à environ 10 ans à forte densité.** Le schéma de sénescence dépendante de la densité chez les mâles, mais pas chez les femelles, peut s'expliquer si (i) le coût de la reproduction augmente plus fortement avec la densité chez les cerfs rouges mâles que chez les femelles, et/ou (ii) les taux d'usure dentaire dépendent de la densité chez les mâles, mais pas chez les femelles. Nous discutons de la capacité de ces deux hypothèses différentes, qui ne s'excluent pas mutuellement, à expliquer le schéma de sénescence observé.

Mots-clés : *Cervus elaphus* ; coût de reproduction ; dépendance à la densité ; usure dentaire ; ongulés

1. INTRODUCTION

La perte progressive de fonctions accompagnée d'une diminution du taux de survie et de reproduction avec l'âge, appelée sénescence, peut s'expliquer dans un contexte évolutif par l'hypothèse de la **pléiotropie antagoniste** (Medawar 1946 ; Williams 1957 ; Hamilton 1966 ; Rose 1991), l'**hypothèse du soma jetable** (Kirkwood & Austad 2000) ou l'**hypothèse de l'accumulation des mutations** (Medawar 1946 ; Edney & Gill 1968 ; revue dans Zwaan 1999). Dans un contexte non évolutif, le phénomène de sénescence peut s'expliquer comme un sous-produit du métabolisme (Sacher 1978). Dans les populations naturelles, très peu d'individus atteignent l'âge où leur capacité à survivre ou à se reproduire diminue en raison de la sénescence (Medawar 1952 ; Comfort 1979 ; Loison et al. 1999a). Les études sur la sénescence chez les mammifères ont donc généralement porté sur l'évaluation de l'existence même de la sénescence (Promislow 1991 ; Gaillard et al. 1994 ; Sibly et al. 1997) et sur les problèmes méthodologiques liés à sa démonstration (Gaillard et al. 1994 ; Sibly et al. 1997). Peu d'efforts ont été consacrés à la vérification d'hypothèses spécifiques concernant les mécanismes à l'origine des modèles de sénescence inter et intraspécifiques (Bell 1984 ; Rose 1985 ; Loison et al. 1999a).

Certains ongulés se prêtent bien à l'étude de la sénescence, car leur âge peut être estimé avec précision à partir des couches de cément dentaire (Reimers & Nordby 1968) et leur longue durée de vie permet d'écarter toute confusion avec la saisonnalité, comme cela a été le cas dans des études sur les rongeurs (Slade 1995). Loison et al. (1999a) ont récemment présenté des preuves convaincantes d'une diminution de la survie avec l'âge chez cinq populations d'ongulés, et Catchpole et al. (2000) ont trouvé des preuves d'une mortalité liée à la sénescence chez le mouton de Say (*Ovis aries*), tandis que Bérubé et al. (1999) ont démontré l'existence d'une **sénescence reproductrice** chez le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). Les différences de survie entre les sexes chez les ongulés ne sont liées ni au dimorphisme sexuel en termes de masse corporelle ni au niveau de polygamie, ce qui suggère que les différences de comportement social des espèces, en particulier le système d'accouplement et le niveau d'agressivité entre mâles, pourraient être plus importantes que le simple niveau de polygamie pour expliquer les différences de survie entre les sexes (Loison et al. 1999a).

Cependant, les conditions écologiques qui influencent les schémas de sénescence intraspécifiques sont moins bien comprises. Le **coût de la reproduction**, où une augmentation du taux de reproduction réduit la survie ou la fécondité futures, pourrait être attribuable à l'action pléiotropique de gènes qui génèrent la sénescence (Gustafson & Pärt 1990 ; Stearns 1992 ; Bérubé et al. 1999). Gustafsson & Pärt (1990) ont démontré que la taille de la couvée des individus plus âgés chez le gobe-mouche à collier (*Ficedula albicollis*) était influencée par leur effort reproductif au début de leur vie, alors que des corrélations phénotypiques positives entre la reproduction précoce et tardive ont été rapportées chez certains autres oiseaux et insectes (Stearns 1992). Bérubé et al. (1999) ont trouvé une faible relation positive entre le succès reproductif jusqu'à l'âge de sept ans et le succès reproductif à partir de huit ans chez le mouflon d'Amérique. L'augmentation de la densité de population chez la drosophile diminue généralement la longévité (revue dans Graves & Mueller 1993), mais aucune donnée similaire n'a été présentée pour les mammifères. **Une forte densité de population peut augmenter les coûts de reproduction** (Bérubé et al. 1996, 1999 ; Festa-Bianchet et al. 1998) et on peut donc également s'attendre à une sénescence dépendante de

la densité chez les ongulés. Clutton-Brock et al. (1982, p. 76) ont constaté que chez les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) de Rum, en Écosse, les biches allaitantes avaient une fécondité plus faible que les biches non allaitantes et que cette différence augmentait avec la densité de population, c'est-à-dire qu'il existait un coût de reproduction dépendant de la densité. Les principaux coûts de reproduction pour les mâles ongulés proviennent des combats avec d'autres mâles, et non des accouplements (Geist 1986 ; Gosling et al. 1987 ; Festa-Bianchet et al. 1990 ; Alvarez 1993 ; Komers et al. 1994). Le risque de combat peut être accru lorsque la densité est élevée (Alvarez 1993 ; Pélabon et al. 1999), bien que ce ne soit pas toujours le cas (Clutton-Brock et al. 1982). On pourrait donc s'attendre à ce que le taux de sénescence augmente avec la densité chez les mâles. En outre, la sénescence chez les ongulés est considérée comme une fonction du taux d'usure des dents (Tyler 1987 ; Gaillard et al. 1993). Comme la dépendance à la densité (Fowler 1987 ; Freeland & Choquenot 1990) et les différences sexuelles (Clutton-Brock et al. 1982 ; Mysterud 2000) dans le choix alimentaire ont été bien documentées, on peut s'attendre à des taux d'usure dentaire différents selon le sexe et la densité et, par conséquent, à des modèles de sénescence dépendants de la densité et spécifiques au sexe.

Chez les ongulés, la taille corporelle est un facteur déterminant de la reproduction chez les femelles (Reimers 1983 ; Gaillard et al. 1992, 1998 ; Langvatn et al. 1996 ; Putman et al. 1996 ; Sather 1997), la capacité de compétition chez les mâles (Clutton-Brock et al. 1982) et la survie hivernale (White & Bartmann 1998 ; Loison et al. 1999). La taille corporelle a donc une influence importante sur la condition physique des individus ainsi que sur la dynamique des populations (Klein 1970 ; Sather 1985) et constitue donc un indice bien adapté pour estimer la sénescence chez les ongulés (Jorgenson et al. 1997 ; Bérubé et al. 1999).

Des études approfondies et individuelles menées sur le cerf élaphe à Rum, en Écosse, ont démontré de forts effets dépendants de la densité sur plusieurs paramètres démographiques, notamment le poids corporel (Clutton-Brock et al. 1982, 1985, 1987_{a,b}, 1997_a ; Coulson et al. 1997). Afin de tester de manière fiable la sénescence ou la dépendance à la densité dans la sénescence, il est donc nécessaire d'évaluer l'importance des effets de la densité sur le poids corporel en général. Récemment, l'analyse de la variation du poids corporel chez le cerf élaphe Norvégien a donné des résultats contrastés concernant l'effet de la densité. Un deuxième objectif était donc de déterminer s'il existait ou non une dépendance significative à la densité (Post et al. 1997 ; Loison et al. 1999) dans cette population. Nous avons testé les effets de l'âge, du sexe, de la densité et de leurs interactions possibles sur un ensemble de données concernant le cerf élaphe Norvégien, qui comprend des données sur 29 047 individus échantillonnés dans 105 municipalités de la partie occidentale de la Norvège entre 1965 et 1998. Cet ensemble de données comprend des données sur 380 mâles et 1 452 femelles âgés de huit ans ou plus.

2. MATERIEL et METHODES

(a) Zone d'étude

La zone d'étude correspondait à la partie occidentale du sud de la Norvège (Figure 1), qui est la principale zone de présence du cerf élaphe en Norvège (Langvatn et al. 1996). Les données proviennent de 105 municipalités des comtés de Rogaland (6), Hordaland (23), Sogn et Fjordane (22), More et Romsdal (30), Sør-Trøndelag (17) et Nord-Trøndelag (7). Nous désignons ci-après Rogaland et Hordaland par la population P1, Sogn et Fjordane par la

population P2, Møre et Romsdal et Sør-Trøndelag par la population P3 et Nord-Trøndelag par la population P4 (d'après Forchhammer et al. 1998). L'île de Hitra (qui n'était pas incluse dans Forchhammer et al. (1998)) a été traitée comme une population distincte (P5), car il s'agit d'une population insulaire typique présentant des caractéristiques démographiques particulières (Wegge 1975 ; Langvatn et al. 1996).

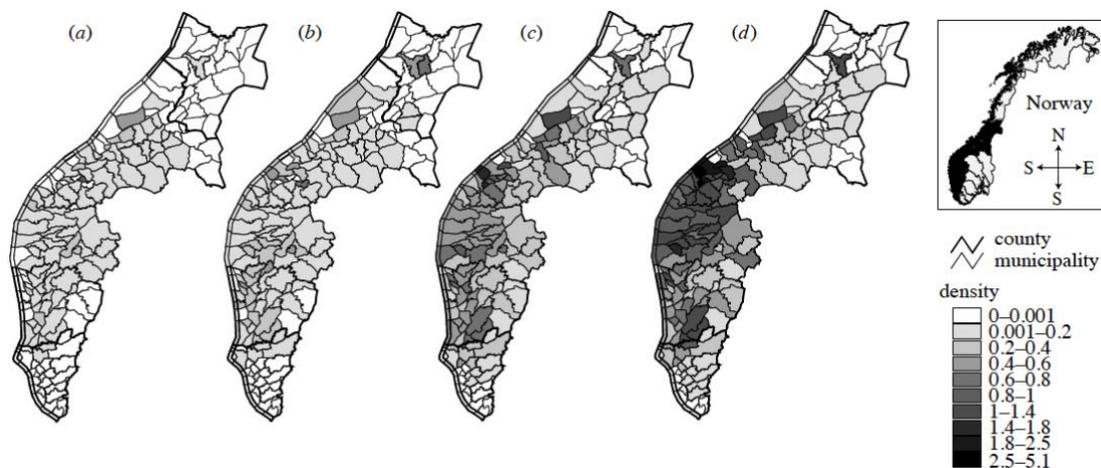


Figure 1. Localisation géographique de la zone d'étude en Norvège et densité du cerf élaphe calculée comme le total des prises de cerfs élaphe divisé par la superficie éligible (voir §2(a)) en (a) 1965, (b) 1975, (c) 1985 et (d) 1995

La végétation de la côte ouest de la Norvège se trouve principalement dans la zone boréale (Abrahamsen et al. 1977). Les exceptions à cette règle générale sont une petite zone autour du Hardangerfjorden dans le Hordaland, qui se trouve dans la zone némorale, et certaines zones non loin du Trondheimsfjorden, qui se trouvent dans la zone boréale méridionale. Du Rogaland au Møre et Romsdal, les forêts sont dominées par des feuillus et des pins. **Cependant**, un programme à grande échelle a été mis en place pour planter des épicéas communs (*Picea abies*), qui constituent un habitat hivernal important pour le cerf élaphe (Ahlén 1965). Les zones situées dans le Sør-Trøndelag jusqu'au Trondheimsfjorden sont dominées par le bouleau et le pin, tandis que la forêt d'épicéas domine certaines zones au nord de cette région. En général, la température et les précipitations diminuent du sud vers le nord et de la côte vers l'intérieur des terres, tandis que l'épaisseur de la neige augmente (Langvatn et al. 1996 ; Mysterud et al. 2000). En été, la durée de la saison de croissance et le nombre total de degrés-jours diminuent du sud-ouest vers le nord-est. Le relief est généralement plus accidenté dans les zones intérieures (Langvatn & Albon 1986 ; Albon & Langvatn 1992).

(b) Données sur le poids corporel du cerf élaphe

Le cerf élaphe a été échantillonné lors des récoltes annuelles d'automne de 1965 à 1998 (voir Langvatn et al. 1996 ; Post et al. 1997). La chasse est contrôlée par des permis délivrés par les commissions locales de la faune sauvage dans chaque municipalité. Le cerf élaphe ne peut être chassé qu'entre le 10 septembre et le 15 novembre, bien que les périodes de chasse réelles varient légèrement entre ces dates dans différents comtés. En coopération avec les commissions locales de la faune sauvage, les chasseurs ont fourni les mandibules de tous les animaux abattus, ainsi que des informations sur le sexe, la date, la localité (municipalité) et le poids. La date de l'abattage a été considérée comme une variable continue et quantifiée comme le jour où l'animal a été enregistré comme abattu, en commençant par le jour 1 pour le 1^{er} septembre et en comptant consécutivement jusqu'au 31 décembre, qui est numéroté

comme le jour 122 (Post et al. 1997). Le poids corporel est le poids habillé, c'est-à-dire le poids vif moins la tête, la peau, les viscères, le sang saignable et les métapodials (Langvatn 1977). **Le poids habillé des biches est d'environ 58% du poids vif.** L'âge des faons et des yearlings a été déterminé à partir du schéma d'éruption dentaire, tandis que l'âge des animaux plus âgés a été déterminé à partir des anneaux du ciment de la première incisive (Reimers & Nordby 1968). Cette technique s'est avérée très fiable pour le cerf élaphe Norvégien lors de tests à l'aveugle portant sur un grand nombre d'animaux marqués dont l'âge était connu (R. Langvatn, données non publiées).

La longévité maximale enregistrée parmi les cerfs rouges utilisés dans l'analyse était de 19 ans pour les mâles et de 26 ans pour les femelles, bien que notre fichier de données contienne un mâle âgé de 22 ans dont le poids n'était pas connu.

Certaines de ces données ont été utilisées dans des analyses précédentes concernant la variation temporelle du poids corporel (Langvatn et al. 1996 ; Post et al. 1997), ainsi que des données sur 469 cerfs de 1978 et 1983 pour la variation géographique (distance de la côte et latitude (Langvatn & Albon 1986. **Cependant,** ces analyses antérieures utilisaient une échelle géographique assez grossière (six régions principales) (Langvatn & Albon 1986 ; Langvatn et al. 1996 ; Post et al. 1997) **et nous avons récemment démontré que la dépendance à la densité dans cette population est estimée de manière plus fiable à l'échelle spatiale locale (commune)** (Mysterud et al. 2000). Le choix de **l'échelle spatiale** peut être particulièrement important pour l'analyse de cet ensemble de données sur le poids corporel, car certaines municipalités ont été échantillonnées régulièrement, tandis que d'autres ne l'ont été que rarement ou une seule fois, ce qui a entraîné un déséquilibre dans la conception de l'échantillonnage spatio-temporel. Le regroupement des données dans six régions principales (Langvatn & Albon 1986 ; Post et al. 1997) entraîne une perte importante d'informations et, surtout, comme les données ne provenaient pas des mêmes municipalités chaque année, l'utilisation de modèles linéaires a pu produire des résultats biaisés. **En outre,** Post et al. (1997) ont utilisé des modèles linéaires et une transformation logarithmique de l'âge pour calculer leur population annuelle « idéalisée » de cerfs élaphe, sans tenir compte du fait que le poids peut ne pas augmenter après l'âge mûr, voire diminuer en raison du vieillissement.

(c) Données sur la chasse au cerf élaphe : un indice de densité

Afin d'obtenir un indice de densité reflétant à la fois les composantes spatiales et temporelles de la densité, nous avons divisé le nombre total de cerfs élaphe abattus chaque année par la « zone admissible » de chaque municipalité (la zone déclarée pour 1997 a été utilisée pour toutes les années) (Statistics Norway 1977-1998). La zone admissible est la zone de l'habitat propice au cerf élaphe dans chaque municipalité qui sert de base aux quotas de chasse approuvés par les autorités de gestion.

La plupart des populations de cervidés en Scandinavie ont augmenté de manière assez régulière au cours des dernières décennies, par exemple l'élan *Alces alces* (Cederlund & Markgren 1987), le cerf élaphe (Forchhammer et al. 1998) et le chevreuil *Capreolus capreolus* (Andersen et al. 1998). La question s'est donc posée de savoir si l'année d'entrée (en tant que variable continue) (Hjeljord & Histol 1999 ; Loison et al. 1999), le total des prélèvements à grande échelle (Post et al. 1997) ou le total des prélèvements à l'échelle locale divisé par la superficie admissible (Mysterud et al. 2000) constituait le meilleur indice de densité pour ces

populations. Le problème de l'utilisation de la récolte totale comme indice de densité dans les populations exploitées tient au fait qu'il existe généralement un décalage entre l'augmentation ou la diminution de la densité et l'augmentation ou la diminution des quotas de récolte (Fryxell et al. 1988, 1991 ; Solberg et al. 1999). Le problème lié à l'utilisation de l'année comme variable continue pour mesurer la densité réside dans le fait que l'augmentation d'une population au fil du temps n'est souvent pas linéaire et qu'elle peut varier considérablement d'une municipalité à l'autre (composante spatiale de la densité). Bien que les variations de la récolte d'une année à l'autre ne disent pas grand-chose sur l'augmentation ou la diminution de l'abondance (Solberg et al. 1999), l'augmentation de la récolte reflète certainement les variations de la taille de la population sur une période de cinq ou dix ans, à condition d'utiliser le nombre absolu de prises pour calculer la densité (Mysterud et al. 2000 et non les variations annuelles de l'abondance utilisées pour éliminer la tendance de ces séries chronologiques (comme l'ont fait Post & Stenseth 1999). La densité a également une forte composante spatiale et la variation spatio-temporelle de la densité peut donc être estimée au mieux en utilisant le total des captures (pour une année donnée) par zone éligible (à partir de 1997) dans chaque municipalité (Mysterud et al. 2000).

(d) Analyses statistiques

Nous avons utilisé une combinaison de modèles linéaires généraux (GLM) et de modèles additifs généraux (GAM) (Hastie & Tibshirani 1990) pour analyser la variation du poids corporel. Une transformation logarithmique ($\ln(\text{poids})$) du poids corporel était suffisante pour obtenir des résidus à variance constante lors de l'utilisation des GLM. Cependant, comme la relation entre l'âge et $\ln(\text{poids})$ était non linéaire (voir ci-dessous), nous avons utilisé des GAMs pour évaluer la robustesse des résultats en ce qui concerne la spécification erronée de la partie systématique du modèle. Les GAMs ayant donné les mêmes résultats que les GLMs, nous ne présentons que les résultats obtenus à l'aide de ces derniers modèles, principalement parce que les coefficients des modèles linéaires sont facilement comparables entre les études et que les interactions peuvent être facilement testées. **Cependant**, nous avons utilisé les GAMs pour décrire graphiquement la relation entre le poids corporel et l'âge chez les femelles et les mâles à forte et faible densité. Nous avons limité nos GLMs aux animaux âgés de huit ans ou plus, car aucun signe de sénescence n'est attendu avant cet âge (par exemple, Clutton-Brock et al. 1982 ; Gaillard et al. 1993 ; Loison et al. 1999*a*). Cette hypothèse a également été confirmée par les GAM (voir §3).

La relation entre l'âge et $\ln(\text{poids})$ dans les GLMs utilisant des animaux âgés de huit ans ou plus a été correctement décrite à l'aide d'un polynôme du second degré de l'âge (voir également Loison et al. 1999*a*). Cela signifie que la diminution de $\ln(\text{poids})$ avec l'âge s'accélère à un rythme constant. Afin de fournir des coefficients facilement interprétables, nous avons utilisé l'âge moins 12 (ci-après désigné par âge_{12}) dans le GLM comme terme polynomial (voir par exemple Cox & Snell 1981). Le coefficient pour l' âge_{12} représentait alors le taux de diminution de $\ln(\text{poids})$ pour les animaux âgés de 12 ans et le coefficient pour l' âge_{12}^2 , était la courbure à cet âge (c'est-à-dire l'accélération de la diminution). Nous avons mis à l'échelle la variable âge à 12 ans, car cela s'est avéré pratique pour obtenir des paramètres facilement interprétables concernant la sénescence, tandis que l'utilisation d'âges plus avancés n'était pas possible en raison des limites imposées par la taille de l'échantillon. L'utilisation de l'âge a également permis d'obtenir une corrélation d'échantillonnage plus faible entre les coefficients. D'autres covariables telles que l'indice d'oscillation nord-atlantique (NAO) (Post

et al. 1997 ; Post & Stenseth 1999), la date d'abattage (Post et al. 1997), la distance par rapport à la côte (Langvatn & Albon 1986) et la proportion d'habitat en haute altitude (A. Mysterud, R. Langvatn, N. G. Yoccoz et N. C. Stenseth, données non publiées) ont été incluses dans le modèle afin de corriger le biais dû au déséquilibre dans la conception de l'étude. Si le modèle ajusté est trop complexe, cela se traduirait par des estimations avec un biais plus faible mais une précision moindre, et le biais est un problème plus important dans les études observationnelles (par exemple Cochran & Rubin 1973). Nous avons donc utilisé un modèle incluant des termes qui ne sont peut-être pas significatifs, mais qui pourraient influencer les estimations des coefficients d'intérêt (la relation entre $\ln(\text{poids})$ et l'âge). En particulier, en raison des changements récents dans les densités de population du cerf élaphe en Norvège (Forchhammer et al. 1998), nous pouvions nous attendre à une grande hétérogénéité spatiale et, par conséquent, les covariables spatiales ont été incluses afin de corriger cette hétérogénéité.

Afin d'évaluer l'interaction entre la densité et l'âge, nous avons limité l'analyse à un terme multiplicatif entre la densité et l'âge moins 8 ans (désigné ci-après par densité \times age₈). Ce terme représentait l'augmentation du taux de diminution de $\ln(\text{poids})$ avec la densité pour les individus âgés de plus de huit ans. Nous avons également cherché à déterminer s'il existait des preuves d'effets d'ordre supérieur en utilisant les termes densité \times âges₈² et densité² \times age₈.

Nous avons évalué la qualité de l'ajustement d'un modèle donné à l'aide de modèles non paramétriques (régression lowess) ajustés sur les résidus. Le bootstrapping paramétrique (Efron & Tibshirani 1993) a été utilisé pour calculer les intervalles de confiance (IC) pour les estimations des paramètres. Au total, 2 000 échantillons bootstrap ont été utilisés.

3. RESULTATS

Le GLM qui incluait les effets du sexe, de la densité, de la population, de l'âge₈, de l'âge₁₂² et de la date d'abattage, ainsi que les interactions densité \times âge₈, sexe \times âge₁₂, sexe \times âge₁₂², sexe \times densité \times age₈, âge₁₂ \times population, date d'abattage \times sexe, date d'abattage \times âge₁₂ et date d'abattage \times sexe \times âge₁₂ ainsi que les covariables NAO, distance de la côte et proportion d'habitat en altitude ont été utilisés pour des inférences supplémentaires (voir **Tableau 1**). Le R^2 de ce modèle était élevé (0,709) étant donné que 1832 individus ont été utilisés. Les graphiques résiduels ont indiqué une certaine variation systématique résiduelle de $\ln(\text{poids})$ avec l'âge, mais l'ajustement d'un polynôme d'ordre supérieur (jusqu'au sixième ordre) afin d'éliminer cette variation systématique n'a pas modifié les estimations des autres paramètres du modèle (voir ci-dessous). Nous présentons donc principalement les résultats du modèle le plus simple.

Tableau 1. Estimations des paramètres (obtenues à partir du modèle linéaire général, c'est-à-dire des estimations des moindres carrés et de 2 000 répliquions paramétriques bootstrap) avec erreurs-types bootstrap et intervalles de confiance (Le niveau de référence pour le facteur sexe est « féminin » et celui pour la population est « P1 »). Les autres paramètres sont indiqués sous forme de différences entre les niveaux.)

parameter	least-squares estimate	bootstrap estimate	bootstrap s.e.	95% CI
intercept	6.42	6.42	0.014	6.39 to 6.44
sex (M-F)	0.63	0.63	0.030	0.58 to 0.69
age ₁₂	-0.0079	-0.0079	0.0033	-0.014 to -0.0013
age ₁₂ ²	-0.00059	-0.00059	0.00023	-0.0011 to -0.00016
density	-0.060	-0.060	0.013	-0.084 to -0.034
density × age ₈	0.0034	0.0034	0.0028	-0.0018 to 0.0093
population (P2-P1)	0.045	0.046	0.010	0.024 to 0.065
population (P3-P1)	0.099	0.099	0.0093	0.081 to 0.118
population (P4-P1)	0.083	0.083	0.028	0.023 to 0.134
population (P5-P1)	-0.076	-0.076	0.014	-0.102 to -0.047
age ₁₂ × population (P2-P1)	0.0064	0.0066	0.0027	0.0011 to 0.012
age ₁₂ × population (P3-P1)	0.0088	0.0089	0.0026	0.0039 to 0.014
age ₁₂ × population (P4-P1)	0.013	0.013	0.0082	-0.0034 to 0.029
age ₁₂ × population (P5-P1)	0.012	0.012	0.0030	0.0064 to 0.018
age ₁₂ × sex (M-F)	-0.0025	-0.0025	0.0085	-0.041 to -0.007
age ₁₂ ² × sex (M-F)	-0.0025	-0.0025	0.0011	-0.0047 to -0.0002
density × age ₈ × sex (M-F)	-0.023	-0.023	0.0068	-0.037 to -0.010
date of culling	-0.00029	-0.00029	0.00017	-0.00062 to 0.000036
date of culling × sex (M-F)	-0.0029	-0.0029	0.00061	-0.0040 to -0.0017
date of culling × age ₁₂	0.000024	0.000024	0.000046	-0.000070 to 0.00011
date of culling × age ₁₂ × sex (M-F)	0.00046	0.00046	0.00019	0.00006 to 0.00083
NAO	0.0026	0.0026	0.0014	-0.0001 to 0.0051
proportion of high altitude habitat	-0.206	-0.206	0.044	-0.290 to -0.117
distance from the coast	0.105	0.105	0.015	0.075 to 0.133

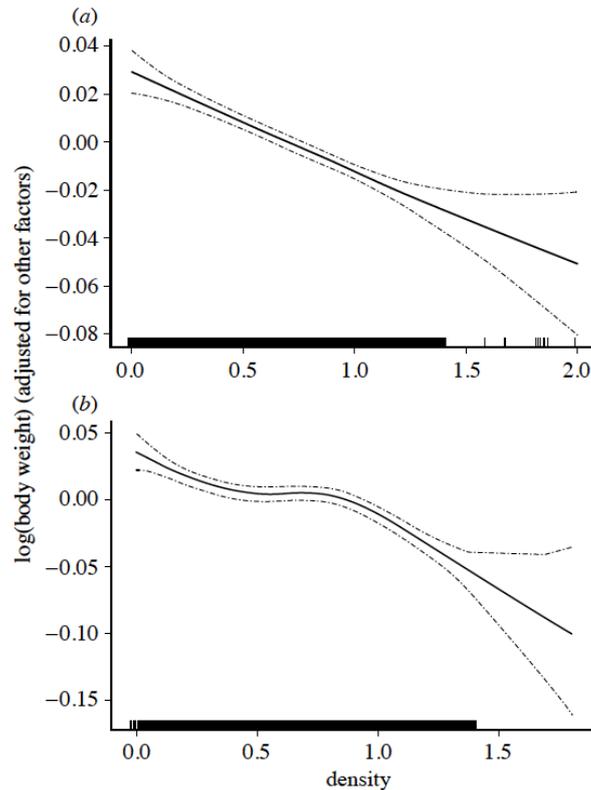


Figure 2. Relation entre la masse corporelle et la densité chez les cerfs élaphe adultes (âgés de plus d'un an) en Norvège, obtenue en ajustant un modèle additif aux données sur le poids corporel des cerfs élaphe à l'aide de fonctions lissées sur un prédicteur continu (avec $d.f.splines = 2$ pour la densité chez les femelles et $d.f.splines = 4$ pour la densité chez les mâles). Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance ponctuels à 95%. Les repères indiquent l'emplacement des observations sur cette variable (voir Venables & Ripley 1994). Nous avons utilisé l'abattage annuel divisé par la zone admissible comme indice de densité (voir §3). (a) Femelles et (b) mâles

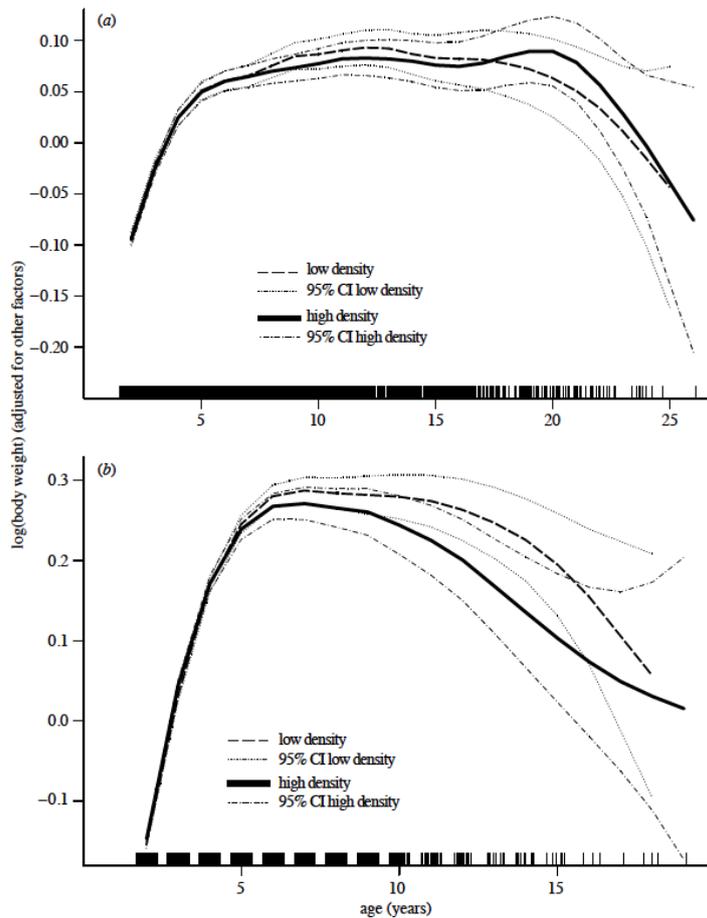


Figure 3. Relation entre la masse corporelle et l'âge chez les cerfs rouges norvégiens adultes (âgés de plus d'un an), présentée à la suite de l'ajustement d'un modèle additif aux données sur le poids corporel des cerfs rouges à l'aide de fonctions lissées sur un prédicteur continu (avec $d.f_{\text{plines}} = 8$ pour l'âge chez les femelles et $d.f_{\text{plines}} = 6$ pour l'âge chez les mâles). Les marques indiquent l'emplacement des observations sur cette variable (voir Venables & Ripley 1994). (a) Femelles et (b) mâles

Les cerfs mâles étaient plus grands que les biches (Tableau 1). La densité locale (communale) avait globalement un effet négatif important sur $\ln(\text{poids})$. Ce résultat était également robuste lorsque l'on utilisait le total des prélèvements en Norvège comme indice de densité, comme l'avaient fait précédemment Post et al. (1997), lorsque l'année était introduite comme variable continue comme indice de densité (c'est-à-dire que le poids corporel diminuait avec le temps), comme l'ont fait Loison et al. (19996), et lorsque l'analyse était divisée en composantes spatiales (c'est-à-dire en tenant compte de la variation de la densité entre les municipalités au cours d'une année) et temporelles (c'est-à-dire en tenant compte de la variation de la densité au sein d'une municipalité au fil du temps). L'effet de la densité était approximativement linéaire pour les femelles (Figure 2a), bien que la courbe soit très légèrement concave lorsqu'elle a été testée dans un modèle GAM ($d.f_{\text{splines}} = 1$ contre 2, $F = 84,444$ et $p < 0,001$), tandis que la courbe pour les mâles était plus convexe (Figure 2b) ($d.f_{\text{splines}} = 3$ contre 4, $F = 4,000$ et $p = 0,046$). Des signes de sénescence ont été observés chez les cerfs rouges mâles et femelles. D'après l'interprétation des graphiques GAM, l'âge de début de la sénescence chez les femelles était supérieur à 20 ans et indépendant de la densité de population (Figure 3a). Chez les mâles, le début et le taux de sénescence augmentaient avec la densité de population. Le début de la sénescence chez les mâles était d'environ 12 ans à faible densité, mais diminuait à environ 10 ans à forte densité (Figure 3b). Nous avons utilisé autant de degrés de liberté que nécessaire dans le GAM afin d'inclure tous les termes significatifs (femelles, $d.f_{\text{splines}} = 7$

contre 8, $F = 3,874$ et $p = 0,044$, et mâles, d.f._{splines} = 5 contre 6, $F = 5,432$ et $p = 0,020$). Le GLM a donné des résultats similaires. Il n'y avait pas d'interaction entre la densité et l'âge chez les femelles, mais il y avait une interaction négative chez les mâles, c'est-à-dire qu'il y avait des preuves d'une augmentation du taux de sénescence chez les mâles, mais pas chez les femelles, avec l'augmentation de la densité (l'interaction de troisième ordre densité \times âge₈ \times sexe était très significative) (d.f. = 1808, $t = 3,430$ et $p = 0,001$). À faible densité de population (c'est-à-dire lorsque densité \times âge₈ = 0), il n'y avait pas de diminution apparente de ln(poids) chez les femelles et les mâles avec l'âge, sauf dans la population P1, et la courbure était très faible (c'est-à-dire que l'augmentation du taux de sénescence était très faible). Il n'y avait aucune preuve d'une différence dans le taux ou la courbure (c'est-à-dire aucune accélération du taux) de la courbe ln(poids) en fonction de l'âge entre les mâles et les femelles après prise en compte des effets de la densité. Il y avait des effets géographiques importants sur ln(poids), tant entre les populations qu'en fonction des covariables géographiques que sont la distance de la côte et la proportion d'habitat en altitude. Le poids des mâles, mais pas celui des femelles, diminuait avec la date d'abattage et cet effet diminuait avec l'âge. Il n'y avait aucune preuve d'un effet de la NAO sur ces individus âgés. Il n'y avait aucune preuve d'interactions entre la population et d'autres variables (Tableau 1).

Ces résultats ne dépendaient pas de l'inclusion de relations plus complexes entre l'âge et ln(poids). Un polynôme du sixième degré pour l'âge (incluant une interaction entre l'âge et le sexe) a donné un coefficient estimé pour l'interaction entre l'âge, la densité et le sexe égal à -0,0270 (e.t. = 0,0069), contre une estimation précédente de -0,0234 (e.t. = 0,0068). De même, l'inclusion de termes plus élevés pour l'interaction entre la densité et l'âge n'a pas modifié les résultats de manière significative.

4. DISCUSSION

(a) Sénescence

La relation entre les caractéristiques démographiques et l'âge chez les ongulés peut généralement être assez bien décrite par le modèle de Caughley (1966), c'est-à-dire un modèle en trois étapes avec une période relativement stable appelée âge de maturité, suivie d'une période de survie, de reproduction et de poids corporel plus faibles avant et après cet âge de maturité (Gaillard et al. 1993, 1998 ; Loison et al. 1999a). C'était également le cas pour le cerf élaphe Norvégien et nos analyses ont révélé des signes évidents de sénescence chez les mâles et les femelles (Figure 3). La sénescence du poids corporel a déjà été démontrée chez les ongulés sur la base de données longitudinales concernant le mouflon d'Amérique (Jorgenson et al. 1997 ; Bérubé et al. 1999), tandis que nous avons utilisé des données transversales pour le cerf élaphe. Chez le cerf élaphe Norvégien, l'âge de début de la sénescence chez les femelles était supérieur à 20 ans, tandis que chez les mâles, il n'était que de 10 à 12 ans (en fonction de la densité de population ; voir ci-dessous). Bérubé et al. (1999) ont démontré que le début de la perte de masse liée à la sénescence se produisait trois ans avant la sénescence reproductive, mais trois ans après le début de la sénescence de survie (Jorgenson et al. 1997). La sénescence en termes de survie, de reproduction et de poids corporel n'est donc pas directement corrélée. Nous avons trouvé des preuves claires d'un taux de sénescence dépendant de la densité chez les mâles (Figure 3b), mais pas chez les femelles (Figure 3a). Ces taux de sénescence spécifiques au sexe et dépendants de la densité

peuvent s'expliquer par (i) les coûts de reproduction spécifiques au sexe et/ou (ii) les taux d'usure dentaire spécifiques au sexe avec l'augmentation de la densité.

(i)

Le coût de la reproduction est généralement considéré comme le type d'action génétique pléiotropique qui génère la sénescence (Gustafsson & Pärt 1990 ; Stearns 1992). Bien que des preuves d'une augmentation des coûts de reproduction aient été présentées pour les biches (Clutton-Brock et al. 1982, p. 76), rien n'indique que le taux de sénescence augmente avec la densité chez les biches (Figure 3a). Il est possible que les mâles subissent une augmentation plus marquée des coûts de reproduction lorsque la densité augmente en raison de l'agressivité entre mâles. Une forte dépendance à la densité dans le coût de reproduction a été démontrée chez les populations de daims (*Dama dama*) ne pratiquant pas la parade nuptiale (Alvarez 1993 ; Pelabon et al. 1999). **Cependant**, bien que la taille des harems augmente avec la densité de population, la fréquence relative des combats entre cerfs élaphe est plus faible à forte densité (Clutton-Brock et al. 1982, p. 274 ; voir également Clutton-Brock et al. 19976). **Toutefois**, nous ne pouvons exclure la possibilité que le coût de la reproduction chez les mâles, mesuré par la fréquence des combats (Clutton-Brock et al. 1982), puisse être négativement corrélé à certains coûts de mortalité liés à la reproduction. Comme nos données sont transversales, la sénescence dépendante de la densité observée chez les mâles peut être due à une augmentation du coût de mortalité lié à la reproduction avec l'augmentation de la densité pour les mâles les plus grands uniquement (c'est-à-dire la sélection). **Une forte densité de population est généralement associée à une mortalité plus élevée chez les mâles que chez les femelles** (Clutton-Brock et al. 19976) et ce coût de reproduction peut affecter plus fortement les mâles les plus performants (et les plus grands) (Gibson & Guinness 1980).

(ii)

Il a été suggéré que l'usure accrue des dents chez les animaux âgés pourrait réduire l'efficacité alimentaire et donc être responsable de la sénescence chez les ongulés (Tyler 1987 ; Gaillard et al. 1993). Les différences sexuelles observées dans le régime alimentaire et l'utilisation de l'habitat chez le cerf élaphe et d'autres ongulés présentant un dimorphisme sexuel (par exemple Clutton-Brock et al. 1982, 1987c ; Illius & Gordon 1987 ; Mysterud 2000) **pourraient entraîner une usure dentaire plus rapide chez les mâles que chez les femelles** (Van Deelen et al. 2000). **En outre**, lorsque la densité augmente, les ongulés ont souvent une alimentation de moindre qualité (Fowler 1987 ; Freeland & Choquenot 1990), ce qui pourrait expliquer un taux de sénescence plus élevé lorsque la densité augmente. **Cependant**, des preuves d'une sénescence dépendante de la densité n'ont été observées que chez les mâles. Des données expérimentales récentes ne suggèrent pas que la densité influe sur la différence de sélection de l'habitat entre les cerfs mâles et femelles (Conradt et al. 1999). Cela pourrait impliquer que les taux d'usure dentaire ne suffisent pas à eux seuls à expliquer le modèle de sénescence spécifique au sexe et dépendant de la densité, mais qu'il est possible que la sélection alimentaire dépende de la densité malgré l'absence de changement dépendant de la densité dans l'utilisation de l'habitat. Il convient clairement de rechercher des preuves empiriques d'une éventuelle différence dans les taux d'usure dentaire dépendants de la densité chez les mâles et les femelles.

(b) Dépendance à la densité

Le débat sur le rôle relatif de la dépendance à la densité par rapport à l'indépendance à la densité (par exemple Putman et al. 1996 ; Post & Stenseth 1999) reflète peut-être également les difficultés méthodologiques pour établir la dépendance à la densité d'une manière statistiquement valable. Notre analyse a révélé une relation négative claire entre la densité locale et le poids corporel chez le cerf élaphe Norvégien, et ce résultat s'est également confirmé lorsque le climat, mesuré par les NAO (voir Post et al. 1997), a été inclus dans le modèle. Cela contraste avec les résultats de Post et al. (1997), qui n'ont trouvé aucune preuve de dépendance à la densité en utilisant le total des prises dans six régions principales de Norvège comme indice de la taille de la population sur un ensemble de données plus restreint provenant de la même région, mais qui ont soutenu la conclusion de Loison et al. (1996) pour une sous-population (municipalité de Snillfjord) dans le Sør-Trøndelag entrant dans l'année (en tant que variable continue) comme indice de densité (voir §2(c)). Notre analyse a également montré une dépendance claire à la densité lorsque l'on utilisait soit le total des prises en Norvège, soit l'année (en tant que variable continue) comme indice de densité.

L'échelle spatiale plus fine utilisée dans cette étude est donc à l'origine de notre résultat différent. Il a été démontré précédemment que la densité de population locale était plus importante que la densité de population totale pour influencer la survie hivernale des faons à Rum, en Écosse (Coulson et al. 1997), et une dynamique de population dépendante de la densité a également été démontrée pour les moutons de Say à Hirta, dans l'archipel de St Kilda (Coulson et al. 1999). **De même, en utilisant l'échelle de la municipalité locale, nous avons obtenu des résultats opposés à ceux de Post et al. (1999) quant à l'influence de la densité sur la variation du rapport des sexes chez le cerf élaphe (Mysterud et al. 2000), ce qui corrobore la conclusion de Kruuk et al. (1999) selon laquelle, avec l'augmentation de la densité, la proportion de mâles parmi les descendants diminue.** Bien que le nombre total d'animaux abattus en Norvège ait augmenté, cela résulte à la fois de l'augmentation de la densité et de l'expansion de l'aire de répartition (Mysterud et al. 2000). L'échelle spatio-temporelle s'est également avérée importante pour l'analyse de l'ensemble des données sur le poids corporel du cerf élaphe norvégien présenté ici. Cet ensemble de données contient parfois des données provenant de différentes municipalités d'une année à l'autre et la variabilité spatiale du poids corporel était quelque peu plus forte que la variabilité temporelle due à la densité et à l'ONP (Tableau 1). En outre, il n'existe actuellement aucune preuve que la densité ait affecté la survie des juvéniles chez le cerf élaphe Norvégien (Loison & Langvatn 1998) et la dépendance de la fécondité à la densité a été suggérée comme faible, bien qu'elle n'ait pas été directement testée (Langvatn et al. 1996). Cela semble contraster avec la forte dépendance de la fécondité à la densité (Albon et al. 1983 ; Clutton-Brock et al. 1987a) et la survie des juvéniles (Clutton-Brock et al. 1987b ; Coulson et al. 1997) signalée à Rum, en Écosse. La population de cerfs élaphe de Norvège est donc probablement encore à une densité relativement faible par rapport à celle de Rum, mais la poursuite de la croissance démographique au rythme actuel conduira probablement aussi bientôt à une dépendance à la densité pour ces caractéristiques démographiques.

Nous remercions Jean-Michel Gaillard, Eric Post et deux évaluateurs anonymes pour leurs précieuses suggestions et commentaires sur une version préliminaire de cet article. Nous sommes très reconnaissants au Conseil norvégien de la recherche pour son soutien financier à A.M. (projet n° 129208/720).

REFERENCES

- Abrahamsen, J., Jacobsen, N. K., Kalliola, R., Dahl, E., Wilborg, L. & Pålsson, L. 1977 Naturgeografisk regioninndeling av Norden. *Nord. Utredninger* B 34, 1–135.
- Ahlén, I. 1965 Studies on the red deer, *Cervus elaphus* L., in Scandinavia. *Swed. Wildl. Res.* 3, 177–376.
- Albon, S. D. & Langvatn, R. 1992 Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65, 502–513.
- Albon, S. D., Mitchell, B. & Staines, B. W. 1983 Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *J. Anim. Ecol.* 52, 969–980.
- Alvarez, F. 1993 Risks of fighting in relation to age and territory holding in fallow deer. *Can. J. Zool.* 71, 376–383.
- Andersen, R., Duncan, P. & Linnell, J. D. C. 1998 *The European roe deer: the biology of success*. Oslo: Scandinavian University Press.
- Bell, G. 1984 Evolutionary and nonevolutionary theories of senescence. *Am. Nat.* 124, 600–603.
- Bérubé, C. H., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J. T. 1996 Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol.* 7, 60–68.
- Bérubé, C. H., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J. T. 1999 Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80, 2555–2565.
- Catchpole, E. A., Morgan, B. J. T., Coulson, T. N., Freeman, S. N. & Albon, S. D. 2000 Factors influencing Soay sheep survival. *Appl. Statist.* 49, 453–472.
- Caughley, G. 1966 Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47, 906–918.
- Cederlund, G. & Markgren, G. 1987 The development of the Swedish moose population, 1970–1983. *Swed. Wildl. Res.* 1 (Suppl.), 55–61.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982 *Red deer. Behaviour and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press.
- Clutton-Brock, T. H., Major, M. & Guinness, F. E. 1985 Population regulation in male and female red deer. *J. Anim. Ecol.* 54, 831–846.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. 1987a Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.* 56, 857–871.
- Clutton-Brock, T. H., Major, M., Albon, S. D. & Guinness, F. E. 1987b Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. *J. Anim. Ecol.* 56, 53–67.
- Clutton-Brock, T. H., Iason, G. R. & Guinness, F. E. 1987c Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool.* 211, 275–289.
- Clutton-Brock, T. H., Illius, A. W., Wilson, K., Grenfell, B. T., MacColl, A. D. C. & Albon, S. D. 1997a Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. *Am. Nat.* 149, 195–219.
- Clutton-Brock, T. H., Rose, K. E. & Guinness, F. E. 1997b Density-related changes in sexual selection in red deer. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 1509–1516.
- Fowler, C. W. 1987 A review of density dependence in populations of large mammals. In *Current mammalogy* (ed. H. H. Genoways), pp. 401–441. New York and London: Plenum Press.
- Freeland, W. J. & Choquenot, D. 1990 Determinants of herbivore carrying capacity: plants, nutrients, and *Equus asinus* in northern Australia. *Ecology* 71, 589–597.
- Fryxell, J. M., Mercer, W. E. & Gellately, R. B. 1988 Population dynamics of Newfoundland moose using cohort analysis. *J. Wildl. Mngmt* 52, 14–21.
- Fryxell, J. M., Hussell, D. J. T., Lambert, A. B. & Smith, P. C. 1991 Time lags and population fluctuations in white-tailed deer. *J. Wildl. Mngmt* 55, 377–385.
- Gaillard, J.-M., Sempere, A. J., Boutin, J.-M., Van Laere, G. & Boisaubert, B. 1992 Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70, 1541–1545.
- Gaillard, J.-M., Delorme, D., Boutin, J.-M., Van Laere, G., Boisaubert, B. & Pradel, R. 1993 Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.* 62, 778–791.
- Gaillard, J.-M., Allainé, D., Pontier, D., Yoccoz, N. G. & Promislow, D. E. L. 1994 Senescence in natural populations of mammals: a reanalysis. *Evolution* 48, 509–516.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N. G. 1998 Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* 13, 58–63.
- Geist, V. 1986 New evidence of high frequency of antler wounding in cervids. *Can. J. Zool.* 64, 380–384.
- Gibson, R. M. & Guinness, F. E. 1980 Differential reproduction among red deer (*Cervus elaphus*) stags on Rhum. *J. Anim. Ecol.* 49, 199–208.
- Gosling, L. M., Petrie, M. & Rainy, M. E. 1987 Lekking in topi: a high cost, specialist strategy. *Anim. Behav.* 35, 616–618.
- Graves, J. L. & Mueller, L. D. 1993 Population density effects on longevity. *Genetica* 91, 99–109.

- Cochran, W. G. & Rubin, D. B. 1973 Controlling bias in observational studies: a review. *Sankhya* **35**, 417–446.
- Comfort, A. 1979 *The biology of senescence*. Edinburgh: Churchill Livingstone.
- Conradt, L., Clutton-Brock, T. H. & Thomson, D. 1999 Habitat segregation in ungulates: are males forced into suboptimal foraging habitats through indirect competition by females? *Oecologia* **119**, 367–377.
- Coulson, T., Albon, S. D., Guinness, F. E., Pemberton, J. M. & Clutton-Brock, T. H. 1997 Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology* **78**, 852–863.
- Coulson, T., Albon, S., Pilkington, J. & Clutton-Brock, T. 1999 Small-scale spatial dynamics in a fluctuating ungulate population. *J. Anim. Ecol.* **68**, 658–671.
- Cox, D. R. & Snell, E. J. 1981 *Applied statistics*. London: Chapman & Hall.
- Edney, E. B. & Gill, R. W. 1968 Evolution of senescence and specific longevity. *Nature* **220**, 281–282.
- Efron, B. & Tibshirani, R. J. 1993 *An introduction to the bootstrap*. London: Chapman & Hall.
- Festa-Bianchet, M., Apollonio, M., Mari, F. & Rasola, G. 1990 Aggression among lekking male fallow deer (*Dama dama*): territory effects and the relationship with copulatory success. *Ethology* **85**, 236–246.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. & Jorgenson, J. T. 1998 Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.* **152**, 367–379.
- Forchhammer, M. C., Stenseth, N. C., Post, E. & Langvatn, R. 1998 Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc. R. Soc. Lond. B* **265**, 341–350.
- Langvatn, R., Albon, S. D., Burkey, T. & Clutton-Brock, T. H. 1996 Climate, plant phenology and variation in age at first reproduction in a temperate herbivore. *J. Anim. Ecol.* **65**, 653–670.
- Loison, A. & Langvatn, R. 1998 Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* **116**, 489–500.
- Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Jorgenson, J. T. & Jullien, J.-M. 1999a Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* **80**, 2539–2554.
- Loison, A., Langvatn, R. & Solberg, E. J. 1999b Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography* **22**, 20–30.
- Medawar, P. B. 1946 Old age and natural death. *Mod. Q.* **1**, 30–56.
- Medawar, P. B. 1952 *An unsolved problem of biology*. London: Lewis.
- Mysterud, A. 2000 The relationship between ecological segregation and sexual body-size dimorphism in large herbivores. *Oecologia* **124**, 40–54.
- Mysterud, A., Yoccoz, N. G., Stenseth, N. C. & Langvatn, R. 2000 Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: the importance of spatial scale. *J. Anim. Ecol.* **69**, 959–974.
- Pélabon, C., Komers, P. E. & Höglund, J. 1999 Do leks limit the frequency of aggressive encounters in fallow deer? Linking local male density and lek occurrence. *Can. J. Zool.* **77**, 667–670.
- Post, E. & Stenseth, N. C. 1999 Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* **80**, 1322–1339.
- Post, E., Stenseth, N. C., Langvatn, R. & Fromentin, J.-M. 1997 Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**, 1317–1324.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Stenseth, N. C. & Langvatn, R. 1999 Extrinsic modification of vertebrate sex ratios by climatic change. *Am. Nat.* **154**, 194–204.
- Promislow, D. E. L. 1991 Senescence in natural populations of mammals: a comparative study. *Evolution* **45**, 1869–1887.
- Putman, R. J., Langbein, J., Hewison, A. J. M. & Sharma, S. K. 1996 Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mamm. Rev.* **26**, 81–101.
- Reimers, E. 1983 Reproduction in wild reindeer in Norway. *Can. J. Zool.* **61**, 211–217.
- Reimers, E. & Nordby, Ø. 1968 Relationships between age and tooth cementum layers in Norwegian reindeer. *J. Wildl. Mgmt* **32**, 957–961.
- Gustafsson, L. & Pärt, T. 1990 Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. *Nature* **347**, 279–281.
- Hamilton, W. D. 1966 The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.* **12**, 12–45.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. 1990 *Generalized additive models*. London: Chapman & Hall.
- Hjeljord, O. & Histøl, T. 1999 Range–body mass interactions of a northern ungulate—a test of hypothesis. *Oecologia* **119**, 326–339.
- Illius, A. W. & Gordon, I. J. 1987 The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.* **56**, 989–999.
- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. & Wishart, W. D. 1997 Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* **78**, 1019–1032.
- Kirkwood, T. B. L. & Austad, S. N. 2000 Why do we age? *Nature* **408**, 233–238.
- Klein, D. R. 1970 Food selection by North American deer and their response to over-utilization of preferred plant species. In *Animal populations in relation to their food resources* (ed. A. Watson), pp. 25–44. Oxford, UK: Blackwell.
- Komers, P. E., Messier, F. & Gates, C. C. 1994 Plasticity of reproductive behaviour in wood bison bulls: on risks and opportunities. *Ethol. Ecol. Evol.* **6**, 485–495.
- Kruuk, L. E. B., Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Pemberton, J. M. & Guinness, F. E. 1999 Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* **399**, 459–461.
- Langvatn, R. 1977 *Criteria of physical condition, growth and development in Cervidae,—suitable for routine studies*. Stockholm: Nordic Council for Wildlife Research.
- Langvatn, R. & Albon, S. D. 1986 Geographic clines in body weight of Norwegian red deer: a novel explanation of Bergmann's rule? *Holarct. Ecol.* **9**, 285–293.
- Rose, M. R. 1985 The evolution of senescence. In *Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith* (ed. P. J. Greenwood, P. H. Harvey & M. Slatkin), pp. 117–128. Cambridge University Press.
- Rose, M. R. 1991 *Evolutionary biology of ageing*. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Sacher, G. A. 1978 Longevity and aging in vertebrate evolution. *BioScience* **28**, 497–501.
- Sæther, B.-E. 1985 Annual variation in carcass weight of Norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. *J. Wildl. Mgmt* **49**, 977–983.
- Sæther, B.-E. 1997 Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends Ecol. Evol.* **12**, 143–149.
- Sibly, R. M., Collett, D., Promislow, D. E. L., Peacock, D. J. & Harvey, P. H. 1997 Mortality rates of mammals. *J. Zool.* **243**, 1–12.
- Slade, N. A. 1995 Failure to detect senescence in persistence of some grassland rodents. *Ecology* **76**, 863–870.
- Solberg, E. J., Sæther, B.-E., Strand, O. & Loison, A. 1999 Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *J. Anim. Ecol.* **68**, 186–204.
- Statistics Norway 1977–1998 *Official hunting statistics of Norway*. Oslo and Kongsvinger: Statistics Norway.
- Stearns, S. C. 1992 *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- Tyler, N. J. 1987 Natural limitation of the abundance of the high Arctic Svalbard reindeer. DPhil thesis, University of Cambridge, UK.
- Van Deelen, T. R., Hollis, K. M., Anchor, C. & Etter, D. R. 2000 Sex affects age determination and wear of molariform teeth in white-tailed deer. *J. Wildl. Mgmt* **64**, 1076–1083.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. 1994 *Modern applied statistics with S-plus*. New York: Springer.
- Wegge, P. 1975 Reproduction and early calf mortality in Norwegian red deer. *J. Wildl. Mgmt* **39**, 92–100.
- White, G. C. & Bartmann, R. M. 1998 Effect of density reduction on overwinter survival of free-ranging mule deer fawns. *J. Wildl. Mgmt* **62**, 214–225.
- Williams, G. C. 1957 Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* **11**, 398–411.
- Zwaan, B. J. 1999 The evolutionary genetics of ageing and longevity. *Heredity* **82**, 589–597.

As this paper exceeds the maximum length normally permitted, the authors have agreed to contribute to production costs.