L'arrivée de l'automne influence davantage le moment de la naissance chez les chamois des Pyrénées que l'arrivée du printemps

Journal of Animal Ecology

British Ecological Society

Journal of Animal Ecology 2016, **85**, 581–590 doi: 10.1111/1365-2656.12463

Onset of autumn shapes the timing of birth in Pyrenean chamois more than onset of spring

Charlotte Kourkgy[1], Mathieu Garel[1], Joël Appolinaire[1], Anne Loison[2] and Carole Toïgo[1]

[1]Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée sur la Faune de Montagne, 5 allée de Bethléem, Z.I. Mayencin, 38610 Gières, France; and [2]Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553, CNRS, Université de Savoie, F-73376 Le Bourget Du Lac, France

Résumé

1. Dans les environnements saisonniers, les **dates de naissance** sont un élément central du cycle de vie d'une espèce, avec des conséquences potentielles à long terme sur sa condition physique. **Cependant**, notre compréhension des **pressions sélectives** exercées par les changements environnementaux sur les dates de naissance est limitée chez les mammifères sauvages en raison de la difficulté à collecter des données. Dans un contexte de changement climatique rapide, la question d'un **éventuel décalage** entre la phénologie végétale et la phénologie de la naissance reste également sans réponse pour la plupart des espèces.

2. Nous avons évalué si et comment le **moment** de la naissance chez un mammifère de montagne (l'isard, également appelé chamois des Pyrénées, *Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) suivait les changements de la saison de croissance des plantes, en tenant compte des caractéristiques maternelles, de l'hétérogénéité individuelle et de la densité de population. Nous nous sommes non seulement concentrés sur les **conditions printanières**, mais nous avons également évalué dans quelle mesure le début de **l'automne** peut être un facteur déterminant des événements biologiques phénologiques et comparé l'ampleur de la réponse à l'ampleur des changements environnementaux. Nous nous sommes appuyés sur une étude de 22 ans basée sur un suivi intensif d'individus marqués dont l'âge était connu.

3. Les naissances étaient **très synchronisées** (80% des petits nés dans un intervalle de 25 jours) et très répétables (84% ; variation entre les femelles de 9,6 jours, variation au sein des femelles de 4 à 2 jours). La plasticité phénotypique individuelle permet aux femelles de réagir rapidement aux changements interannuels de la phénologie végétale, **mais n'empêche pas** l'existence d'un décalage : une avance de 10 jours dans la phénologie végétale automnale ou printanière a entraîné une **avance** de 3,9 et 1 à 3 jours dans les dates de naissance, respectivement.

4. Nos résultats suggèrent que la phénologie végétale peut servir de **signal** pour induire des étapes importantes du cycle reproductif (par exemple, la conception et la durée de la gestation), affectant par la suite les dates de mise-bas, et soulignent l'importance de se concentrer sur les changements à long terme au printemps, pour lesquels les femelles peuvent montrer un potentiel d'adaptation beaucoup plus faible qu'à l'automne. Ces résultats remettent également en question la mesure dans laquelle la plasticité individuelle, associée à

une grande hétérogénéité entre les individus, permettra aux espèces de faire face aux conséquences démographiques des changements climatiques.

Mots clés : phénologie de la naissance, isard, animaux marqués, début du printemps et de l'automne, chamois des Pyrénées, répétabilité, *Rupicapra pyrenaica pyrenaica*

INTRODUCTION

Chez les grands herbivores, le moment et la **synchronisation** des naissances par rapport à la disponibilité des ressources ont des conséquences importantes sur la dynamique des populations en raison de leurs effets sur la **masse** des petits (Albon, Clutton-Brock & Guinness 1987 ; Solberg et al. 2007 ; Feder et al. 2008) et leur taux de croissance (Albon, Clutton-Brock & Guinness 1987 ; Clutton-Brock et al. 1992 ; Andersen & Linnell 1997), qui à leur tour influencent la survie des juvéniles Bunnell 1980 ; Albon, Clut-ton-Brock & Guinness 1987 ; Clutton-Brock et al. 1987 ; Festa-Bianchet 1988 ; Birgersson & Ekvall 1997 ; Feder et al. 2008), et peuvent générer des **effets de cohorte** (Gaillard et al. 2003) avec des conséquences **durables** sur la condition physique (Albon, Clutton-Brock & Guinness 1987 ; Gaillard et al. 1996 ; Solberg, et al. 2004, 2007). **Ainsi**, la compréhension des facteurs influençant les dates de naissance et la synchronisation a des implications importantes en matière d'évolution et de gestion pour ces espèces (Keech et al. 2000 ; Feder et al. 2008).

Parmi ces facteurs, **le climat** joue un rôle important dans la détermination des schémas de naissance de la plupart des ongulés vivant dans des environnements saisonniers. Les naissances sont généralement programmées de manière à ce que les besoins énergétiques élevés de la fin de la gestation et du début de la lactation (Rutberg 1987 ; Clutton-Brock, Albon & Guinness 1989) coïncident avec la plus grande disponibilité et la meilleure qualité saisonnière du fourrage (stades précoces de la phénologie végétale), ainsi qu'avec des conditions météorologiques relativement clémentes (Bunnell 1980 ; Rutberg 1987 ; Bowyer 1991 ; Rachlow & Bowyer 1991), qui correspond au début du printemps dans les zones tempérées. Pour faire coïncider les naissances avec cette période, les ongulés peuvent soit ajuster leur date de conception (Langvatn et al. 2004 ; Garel et al. 2009), soit la durée de leur gestation (Berger 1992 ; Ryan, Knechtel & Getz 2007 ; Scott et al. 2008 ; Clements et al. 2011). Des **variables environnementales** telles que la disponibilité de la nourriture et les températures peuvent servir de signaux pour induire ces étapes importantes de leur cycle reproductif. **Par exemple**, chez les animaux domestiques, les températures ambiantes ont un impact sur le début de la saison de reproduction (Dutt & Bush 1955 ; Godley, Wilson & Hurst 1966 ; Sadleir 1969 ; Fisher & Johnstone 2002). **Par conséquent**, les températures plus basses et la sénescence des plantes qui apparaissent au début de l'automne sont susceptibles de déclencher la conception chez les herbivores sauvages et pourraient donc être un facteur déterminant des événements biologiques phénologiques chez les espèces vivant dans un environnement saisonnier, bien que, à notre connaissance, cela ait rarement été étudié chez les espèces tempérées.

De même, les températures plus douces et la repousse de la végétation au début du printemps pourraient inciter les femelles à raccourcir leur période de gestation et à mettre bas plus tôt. Il a ainsi été démontré que le changement dans le moment où les ressources sont disponibles en abondance a entraîné un changement dans le moment de la reproduction

chez les oiseaux (par exemple, Dunn & Winkler 1999 ; Charmantier et al. 2008 ; Reed et al. 2009). Mais les études similaires restent rares chez les grands mammifères (Moyes et al. 2011).

Comprendre les changements dans les dates de naissance dans différentes conditions environnementales au niveau individuel contribue à comprendre le rôle de la plasticité phénotypique dans les réponses des populations au changement climatique (McNamara & Houston 1996 ; Nussey, Wilson & Brommer 2007 ; Charmantier et al. 2008). **En outre**, le rôle joué par la plasticité phénotypique est important pour comprendre les conséquences actuelles et futures probables du changement climatique sur la condition physique, comme l'a récemment souligné l'étude sur les chevreuils, où **l'absence** de plasticité phénotypique dans les dates de naissance a entraîné un décalage entre les changements environnementaux et la phénologie de la naissance, ralentissant la démographie de cette espèce (Plard et al. 2014).

S'il peut être bénéfique pour toutes les femelles d'ajuster le moment de la naissance aux conditions environnementales variables, les dates de parturition varient également entre les mères, en particulier en fonction de l'état physiologique des femelles (McNamara & Houston 1996), qui dépend de **caractéristiques individuelles** telles que l'âge ou les tentatives de reproduction précédentes (Festa-Bianchet, Gaillard & Jorgenson 1998 ; Hamel et al. 2010). Par exemple, les femelles en âge de procréer entrent en chaleur plus tôt (Langvatn et al. 2004 ; Garel et al. 2009) et donnent donc naissance avant les plus jeunes ou les plus âgées (Clutton-Brock et al. 1992 ; Adams & Dale 1998 ; Cook et al. 2004 ; Feder et al. 2008). **De même**, les femelles qui ont élevé leur progéniture jusqu'au sevrage ont tendance à entrer en chaleur plus tardivement et ont donc des dates de mise bas retardées (Guinness, Clutton-Brock & Albon 1978 ; Adams & Dale 1998 ; Testa & Adams 1998 ; Feder et al. 2008) en raison des coûts reproductifs.

Des dates de conception **tardives** ont également été documentées pour plusieurs espèces en raison de l'augmentation de la densité de population : en raison de la diminution des ressources par habitant, les femelles entrent en rut dans un état moins favorable (Clutton-Brock et al. 1987 ; Festa-Bianchet 1988 ; Langvatn et al. 2004 ; voir Bonenfant et al. 2009 pour une revue). Les stratégies de cycle de vie peuvent également varier au cours de la vie d'un même individu, ce qui témoigne d'une plasticité individuelle en réponse à l'évolution des conditions environnementales (van de Pol & Verhulst 2006 ; Nussey et al. 2008 ; Senapathi et al. 2011 ; Balbontín et al. 2012). Des processus complexes en interaction (dus à la qualité propre de la femelle, à son histoire reproductive, aux conditions environnementales actuelles ou passées, à la structure de la population) peuvent donc générer des changements dans le moment de la naissance, ce qui montre que les conséquences phénologiques des changements climatiques doivent être étudiées conjointement avec des informations longitudinales détaillées sur les caractéristiques individuelles et populationnelles (Coulson, Milner-Gulland & Clutton-Brock 2000 ; Forchhammer et al. 2001).

Nous avons étudié ici une population d'isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*, également appelés chamois des Pyrénées) qui a fait l'objet d'un suivi intensif pendant 22 ans par capture-marquage-recapture. Cette population offre une occasion rare d'évaluer si et comment le moment des naissances chez les femelles isards suit les changements environnementaux, tout en tenant compte des caractéristiques individuelles et populationnelles susceptibles

d'entraîner des variations dans la date de mise bas (Tableau 1). **En outre**, les données longitudinales nous ont permis d'estimer l'hétérogénéité intra-individuelle par rapport aux différences entre femelles (c'est-à-dire la répétabilité individuelle Shout & Fleiss 1979) et d'évaluer dans quelle mesure la plasticité individuelle a pu se manifester en réponse aux changements environnementaux (Nussey, Wilson & Brommer 2007 ; Charmantier et al. 2008). Nous avons comparé l'ampleur (en nombre de jours) de la **réponse** à l'ampleur des changements environnementaux et nous nous sommes concentrés sur les effets des conditions printanières et automnales, à la suite d'études récentes (par exemple Hurley et al. 2014) qui ont démontré que les **conditions automnales**, bien que souvent ignorées dans les écosystèmes tempérés, pouvaient être déterminantes pour l'état des animaux. Plus précisément, nous avons émis **l'hypothèse** que le début précoce de l'automne au cours de l'année *t*-1 et le début précoce du printemps au cours de l'année *t* entraîneraient des naissances précoces au cours de l'année *t* en raison de leurs effets sur l'accès à la végétation et sur les conditions environnementales.

Tableau 1. Description et prédictions des effets de chaque variable testée sur le moment de la naissance dans la population de chamois de Bazès, France (1986-2011)

Sources of variation in birth dates	Expected effect	Associated variables	Description
Demographic periods	Females give birth earlier during the colonizing period than during the stabilizing period	demo	2 levels (1986–2001 and 2002–2011)
	The later births were observed the year of the population crash. In the other years, females gave birth earlier during the colonizing period than during the stabilizing period	democrash	3 levels (1986–2001, 2002, 2003–2011)
	Same as previous effect but with a lagged effect of the population crash in the subsequent year	democrashlag	4 levels (1986–2001, 2002, 2003, 2004–2011)
	No effect of colonizing/stabilizing. Delay in births after the population crash	crash	2 levels (2002 and 'other years')
	Same as previous effect with a lagged effect in the subsequent year	crashlag	3 levels (2002, 2003 and 'other years')
Age	Young females (most being primiparous) give birth later than adult females (most being multiparous)	age2cl	2 levels (2- to 3-years-old and ≥4-years-old)
	Young females give birth later than adult females and among adult females, old females give birth (*i*) later than prime age females because of their poorer conditions or (*ii*) earlier in accordance with the terminal investment theory	age3cl	3 levels (2- to 3-years-old, 4- to 11-years-old and ≥12-years-old)
Reproductive status	Females with no young during the rut reproduce earlier than reproductive females with young as they had no reproductive cost the previous year, and females that lost young reproduce earlier than females with young all year around	rs	3 levels ('no young', 'lost young' and 'with young')
Plant phenology	Earlier births the year following early onset of autumn	oa	Continuous variable ranging from September 28 to November 21
	Earlier births the year with early onset of spring	os	Continuous variable ranging from March 11 to May 20

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude et population

Nous avons étudié la population d'isards de Bazès, dans les contreforts des Pyrénées occidentales Françaises (43,00°N, 0,23°O ; 1 000-1 800 m d'altitude), de 1986 à 2011. La zone d'étude couvre environ 400 ha, principalement dominés par la forêt (hêtres *Fagus sylvatica* et sapins *Abies* sp.) et l'herbe alpine (*Festuca eskia*). Au cours de la période d'étude, les températures quotidiennes minimales et maximales moyennes (± SD) étaient respectivement de 5,2 ± 5,4°C et 14,4 ± 7,2°C. Les précipitations annuelles totales ont atteint 1151-1 ± 150,4 mm. L'isard n'a pas de prédateurs naturels dans la zone d'étude, à l'exception des renards roux (*Vulpes vulpes*) qui peuvent parfois s'attaquer aux nouveau-nés et aux isards malades.

L'accouplement a lieu de mi-novembre à début janvier, les mâles s'adonnant principalement à des comportements de garde et de blocage afin de conserver l'accès exclusif aux femelles en chaleur (sensu Clutton-Brock 1989 ; Loison 1995). La période de gestation dure 160 à 170 jours, et les femelles donnent naissance à un petit au printemps (voir la section Résultats). Les femelles peuvent se reproduire pour la première fois à l'âge de 2 ans, et la longévité maximale connue pour une femelle a été de 21 ans dans notre population.

La population provient en partie de la libération de 34 individus en 1984-1985 dans le parc national des Pyrénées (Loison et al. 2006), après sa disparition locale dans les années 1950. Tous les fondateurs ont été marqués avec des colliers colorés. De 1990 à 2010, les femelles ont été capturées principalement à l'aide de pièges à mâchoires au printemps et à l'automne. L'âge de chaque individu a été déterminé en comptant les anneaux de croissance des cornes (Schröder & Von Elsner-Schak 1985). Le **statut reproducteur** des femelles marquées a été déterminé en observant la présence ou l'absence d'un jeune à leurs côtés, lors d'un suivi intensif sur le terrain du printemps à l'automne. Dans cette population, la première reproduction a eu lieu à l'âge de 2 ou 3 ans selon les périodes démographiques (voir ci-dessous), de sorte que la plupart des femelles âgées de 4 ans ou plus peuvent raisonnablement être considérées comme multipares.

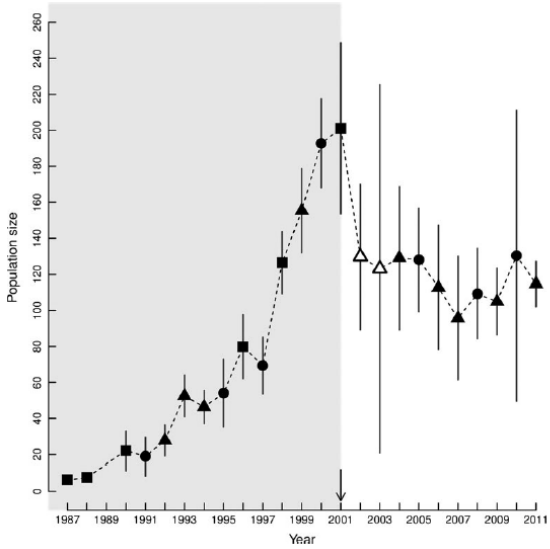


Fig. 1. Estimations de la taille de la population d'isards à partir de la méthode de capture-marquage-recapture (CMR) entre 1987 et 2011 à Bazès, en France (Arnason, Schwarz & Gerrard 1991). Les estimations correspondent à la valeur moyenne entre les estimations de capture-marquage-recapture de l'été et de l'automne de l'année précédente et celles du printemps de l'année en cours, pondérées par l'erreur type obtenue pour chaque estimation (Loison et al. 2006). Les carrés, les points et les triangles représentent respectivement les années pour lesquelles une, deux ou trois saisons sont disponibles. La zone colorée en gris indique la période de colonisation et la zone blanche la période de stabilisation. Les points non colorés indiquent les années susceptibles d'avoir été affectées par l'événement catastrophique qui s'est produit en 2001 (flèche)

Au cours de la période étudiée, la population a connu deux périodes démographiques contrastées. Une période de colonisation avec un fort taux d'accroissement de la population (r = 0,25), depuis l'introduction jusqu'en 2001, lorsque la taille de la population a atteint un pic d'environ 200 individus (Loison et al. 2002), et une période de stabilisation après 2002, lorsque la taille de la population a **fluctué** entre 100 et 130 individus (Fig. 1). Ces périodes sont délimitées par une intoxication accidentelle survenue fin mai-juillet 2001 et qui a causé la mort de plus de 60 individus. Nous avons testé cinq effets de période différents, tenant compte de la différence entre les deux périodes démographiques (colonisation/stabilisation)

et/ou de l'effet de l'effondrement de la population (sur les naissances de 2002 uniquement), avec ou sans effet retardé potentiel (sur les naissances de 2002 et 2003 ; Tableau 1).

Conditions environnementales

Nous avons utilisé deux indices de la saison de croissance de la végétation (début du printemps et début de l'automne ; Tableau 1) calculés à partir des températures moyennes quotidiennes (tmean) et minimales quotidiennes (min). Nous avons choisi de définir le début du printemps comme étant le dernier jour de la première période de 6 jours, après le dernier gel hivernal/printanier, au cours de laquelle les moyennes quotidiennes étaient supérieures à 5°C (Walther & Linderholm 2006). Nous avons défini le dernier jour de gel comme étant le dernier jour où tmin < 0°C (Menzel et al. 2003). Nous avons calculé le début de l'automne comme étant le premier jour de la première période de 10 jours avec une température moyenne < 5°C (Linderholm, Walther & Chen 2008). Nous avons utilisé un seuil de moyenne = 5°C pour déterminer la saison de croissance thermique (Menzel et al. 2003 ; Linderholm 2006 ; Linderholm, Walther & Chen 2008 ; Moyes et al. 2011). Les données météorologiques ont été enregistrées à la station météorologique Météo France d'Arrens-Marsous (42,95°N, 0,22°O, 910 m d'altitude), à environ 5 km du site de Bazes.

Analyse statistique

Calcul des dates de naissance

Pour une femelle donnée et une année donnée, les données de naissance ont été estimées à partir du dernier jour où la même femelle a été vue sans son petit (t_1) et du premier jour où elle a été vue avec lui (t_2). Les valeurs extrêmes de t_2 ont été extraites de l'ensemble de données (<1% des données), et nous avons ensuite calculé les dates de naissance uniquement lorsque $t_2 - t_1 < 32$ jours (80,4% des données). Les dates de naissance peuvent être calculées comme la date médiane dans cet intervalle $t_2 - t_1$ (par exemple, Côté & Festa-Bianchet 2001). **Cependant**, les dates de naissance devraient être normalement distribuées (Gaillard et al. 1993 ; Keech et al. 2000) ou log-normalement distribuées (Festa-Bianchet 1988 ; Sigouin, Ouellet & Courtois 1997 ; Bowyer, Van Ballenberghe & Kie 1998 ; Rubin, Boyce & Bleich 2000), c'est-à-dire **non uniformément**. Dans ces conditions, les dates de naissance sont plus susceptibles d'être distribuées de manière asymétrique dans l'intervalle $t_2 - t_1$ lorsque les naissances se produisent près des extrémités de la distribution. Nous avons donc procédé en deux étapes pour tenir compte de la distribution biologique des dates de naissance et obtenir les estimations les plus fiables dans cet intervalle (voir l'Annexe S1 pour plus de détails). **Tout d'abord**, nous avons ajusté des distributions normales et log-normales à un sous-ensemble de données pour lesquelles $t_2 - t_1 < 5$ jours et avons sélectionné la distribution la mieux ajustée. Nous avons considéré la date médiane dans cet intervalle très court comme la date exacte de naissance (voir par exemple Côté & Festa-Bianchet 2001). Nous avons évalué la qualité de l'ajustement de la meilleure distribution à l'aide d'un test χ^2 de Pearson (Agresti 2002) et calculé les estimations des paramètres de cette distribution (μ, date moyenne de naissance et σ^2, une mesure de la synchronisation des naissances). **Deuxièmement**, nous avons estimé les dates de naissance à partir de toutes les données (c'est-à-dire où $t_2 - t_1 < 5$ jours et 5 jours < $t_2 - t_1 < 32$ jours) comme la fonction quantile de la moyenne entre la fonction de distribution de t_1 et t_2 connaissant μ et σ. Nous avons également calculé le nombre de jours consécutifs pendant lesquels 80% des naissances ont eu lieu chaque année

comme mesure de la synchronisation des naissances (par exemple, Rutberg 1987 ; Bowyer 1991 ; Côté & Festa-Bianchet 2001).

Évaluation des hypothèses biologiques

Nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes avec l'identité des femelles comme effet aléatoire sur l'interception afin de tenir compte de la dépendance intra-individuelle (Pinheiro & Bates 2000 ; van de Pol & Verhulst 2006). Il est possible de tester la variation entre les femelles dans leur réponse plastique aux changements phénologiques en incluant des effets aléatoires sur les covariables environnementales (c'est-à-dire sur les pentes ; par exemple, Nussey et al. 2005*b* ; Charmantier et al. 2008). **Cependant**, l'ajustement de ces modèles a conduit à un problème de convergence, comme l'indique une corrélation de 1 entre les effets aléatoires (qui ne peut être corrigée en centrant les prédicteurs comme cela est généralement conseillé), ce qui suggère que le modèle pourrait être surparamétré. Chaque date de naissance a été pondérée par $1/d$ avec $d = t_2 - t_1$, afin de donner plus de poids aux dates de naissance obtenues avec un intervalle de temps court entre t_2 et t_1.

Lors de l'évaluation de l'effet des changements environnementaux sur le moment de la naissance (variables liées à la « phénologie des plantes » dans le Tableau 1), nous avons également tenu compte des caractéristiques individuelles et populationnelles susceptibles d'entraîner des variations dans la date de mise bas. **Tout d'abord**, nous nous attendions à ce que les naissances aient lieu plus tôt dans des conditions plus favorables (Clutton-Brock et al. 1987 ; Festa-Bianchet 1988 ; Langvatn et al. 2004), c'est-à-dire lorsque la population était en phase de colonisation (Loison et al. 2002 ; variables liées aux « périodes démographiques » dans le Tableau 1). Nous avons également quantifié l'effet sur les dates de naissance d'un événement catastrophique subi par la population (à savoir une intoxication accidentelle au cours de laquelle environ 40% des femelles sont mortes) et émis l'hypothèse d'un retard des naissances dans les années suivantes. **Deuxièmement**, nous avons prédit que les jeunes femelles donneraient naissance plus tard que les femelles en âge de procréer (Clutton-Brock et al. 1992 ; Adams & Dale 1998 ; Cook et al. 2004 ; Feder et al. 2008) et que les femelles âgées retarderaient la naissance en raison de leur condition physique moins bonne (Gaillard et al. 2000) ou donneraient naissance plus tôt afin de maximiser les chances de survie de leur progéniture, conformément à la théorie de l'investissement terminal (Clutton-Brock 1984 ; variables liées aux effets de « l'âge » dans le Tableau 1). En supposant un **coût de reproduction** (Festa-Bianchet, Gaillard & Jorgenson 1998 ; Hamel et al. 2010), nous nous attendions à ce que les femelles sans petits à sevrer donnent naissance plus tôt que les autres femelles l'année suivante (variables liées au « statut reproductif » dans le Tableau 1).

Nous avons évalué si une femelle donnée donnait naissance à peu près à la même date chaque année (répétabilité des dates de naissance) en calculant le rapport entre la variance de l'effet aléatoire (l'identité de la mère) et la variance totale du modèle (le coefficient de corrélation intraclasse sensu Shout & Fleiss 1979 ; McGraw & Wong 1996, en utilisant les valeurs du modèle sélectionné.

Enfin, à partir d'un sous-ensemble de femelles qui se sont reproduites pendant des années consécutives, nous avons calculé le changement intra-femelle des dates de naissance (date de naissance$_t$ − date de naissance$_{t-1}$) entre les paires d'années et les changements interannuels

correspondants dans les variables phénologiques sélectionnées dans le meilleur modèle. Nous avons ensuite utilisé un modèle mixte avec l'identité de la femelle comme interception aléatoire, pondérée par la moyenne $1/d$ entre les dates de naissance consécutives, pour estimer la pente de la relation entre ces deux quantités. Les pentes de cette régression fournissent une estimation directe des réponses plastiques individuelles aux changements phénologiques qui peuvent être comparées à la pente du modèle global sur les dates de naissance, y compris les variables correspondantes (voir Charmantier et al. 2008 pour une approche similaire). Des pentes similaires indiquent que la plupart des réponses des femelles aux changements phénologiques peuvent s'expliquer par la plasticité individuelle du comportement.

Sélection du modèle

Pour les estimations des dates de naissance, la sélection du modèle a été effectuée à l'aide du critère d'information d'Akaike avec ajustement du second ordre, AIC_c, afin de corriger le biais des petits échantillons (Burnham & Anderson 2002). Lorsque la différence entre les AIC_c (ΔAIC_c) est supérieure à 2, cela confirme de manière significative l'existence d'une différence réelle entre les modèles (Burnham & Anderson 2002). Dans la lignée de Zuur et al. (2009), nous avons effectué une sélection de modèles mixtes basée sur la méthode du maximum de vraisemblance (ML), et le modèle final a été ajusté à l'aide de REML pour obtenir des estimations des paramètres. Pour le modèle sélectionné, nous avons également vérifié l'absence de toute structure résiduelle, ce qui a corroboré notre choix. La restriction de l'ensemble de données aux femelles se reproduisant deux fois ou plus a donné des résultats qualitativement similaires. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide de la version 3.0.2 de R (R Development Core Team 2011) et des packages LME4 pour les modèles mixtes (Bates et al. 2013) et MuMIn pour l'approche d'inférence multimodèle (Barton 2013).

RESULTATS

Ensemble de données et estimation des paramètres de la distribution des dates de naissance

Nous disposions de 28 dates de naissance pour lesquelles $t_2 - t_1 < 5$. La distribution des dates de mise-bas était légèrement mieux décrite par une distribution normale ($AIC_c = 242{,}16$) que par une distribution log-normale ($AIC_c = 242{,}21$; $\Delta AIC_c = 0{,}05$). La distribution normale correspondait bien à nos données (test du chi carré de Pearson, $\chi^2 = 2{,}43$, d.f. = 3, $P = 0{,}49$). $\Delta AIC_c = 0{,}05$). La distribution normale correspondait bien à nos données (test du chi carré de Pearson, $\chi^2 = 2{,}43$, d.f. = 3, $P = 0{,}49$), la date moyenne de naissance étant $\mu = 143{,}8$ (24 mai) et l'écart type $\sigma = 16{,}9$ jours (Fig. S1).

Avec 237 dates de naissances estimées pour 74 femelles sur 22 ans (1986-2011, aucune donnée en 1987, 1989, 1991 et 1995), nous avons enregistré $3{,}2 \pm 2{,}3$ naissances par femelle. En utilisant uniquement les années avec plus de 10 dates de naissance (n = 11 années, moyenne = 17,2 dates par an, de 11 à 25 dates), nous avons constaté que 80% des naissances avaient lieu en 25,1 jours avec un coefficient de variation de 38,9%.

Évaluation des hypothèses biologiques, répétabilité chez les femelles et plasticité phénotypique plasticité

Notre meilleur modèle incluait les effets de l'effondrement de la population (R^2 partiel = 0,04), de l'âge (femelles jeunes vs adultes ; R^2 partiel = 0,05), du statut reproductif (R^2 partiel = 0,15) et des deux variables phénologiques (début de l'automne, R^2 partiel = 0-13 ; début du printemps, R^2 partiel = 0,04 ; Tableau 2). Les périodes de **colonisation** et de **stabilisation** de la densité n'ont eu aucun effet sur la date de naissance. Ce modèle a permis d'expliquer une grande partie de la variation des dates de naissance (R^2 = 0,40). Nous avons également constaté une **répétabilité** marquée des dates de naissance (83,9%) avec un écart type intra-femelle de 4,2 jours et un écart type inter-femelles de 9,6 jours.

Tableau 2. Sélection du modèle avec l'effet des périodes démographiques, la classe d'âge, le statut reproducteur de l'année précédente, le début de l'automne et du printemps sur le moment des naissances dans la population de chamois de Bazès, France, 1986-2011 (voir le Tableau 1 pour les hypothèses testées). Chaque modèle contient l'identité des femelles comme effet aléatoire sur l'interception. DF indique le nombre de paramètres estimés. Pour les facteurs, (×) signifie que la variable est sélectionnée dans le modèle ; pour les covariables continues, la pente est indiquée lorsque la variable est sélectionnée. Nous ne présentons que les modèles avec un $\Delta AIC_c<4$, les modèles ne comprenant qu'une seule variable à la fois parmi les variables sélectionnées dans le meilleur modèle et le modèle nul

Intercept	Period	Age	Onset of autumn	Onset of spring	Reproductive status	d.f.	ΔAIC_c
2·72	crash	agecl2	0·39	0·13	×	9	0·00
1·42	crashlag	agecl2	0·39	0·13	×	10	2·04
13·50	crash	agecl3	0·39	0·13	×	10	2·14
2·43	democrash	agecl2	0·39	0·13	×	10	2·16
135·62	–	–	0·41	–	–	4	29·12
138·48	–	–	–	–	×	4	40·91
134·83	–	agecl2	–	–	–	4	51·21
135·20	crash	–	–	–	–	4	51·38
122·38	–	–	–	0·12	–	4	52·45
135·62	–	–	–	–	–	3	55·94

Dans les résultats suivants, nous avons rapporté les tailles d'effet pour les niveaux de facteurs « autres années » (variable « crash »), « avec des petits » (variable « rs »), « 24 ans » (variable « age2cl ») et pour la date moyenne du début du printemps (111,13 jours) et de l'automne (296,04 jours ; Tableau 3). La date **moyenne** de naissance a été retardée de 15,3 jours en 2002 (2 juin [22 mai ; 13 juin]$_{95\%}$) par rapport aux autres années (18 mai [14 mai ; 21 mai]$_{95\%}$). La prise en compte de l'effet de décalage (« crashlag » ; Tableau 2) n'a pas amélioré le modèle (ΔAIC_c = 2,04). **De même**, la prise en compte des deux périodes démographiques seules (« demo »), avec l'effet crash (« democrash ») ou avec l'effet de décalage (« democrashlag »), n'a pas amélioré l'ajustement du modèle (ΔAIC_c > 2,16 ; Tableau 2).

Les jeunes femelles (la plupart primipares) ont des dates de mise bas **retardées** de 12,5 jours (30 mai [20 mai ; 9 juin]$_{95\%}$) par rapport aux femelles âgées de ≥ 4 ans (18 mai [14 mai ; 21 mai]$_{95\%}$). Le modèle incluant la classe d'âge comme facteur à 3 niveaux (« age3cl », Tableau 1) avait un soutien plus faible ((ΔAIC_c = 2,14).

Les femelles sans petit à sevrer ont mis bas 5,3 jours (12 mai [6 mai ; 19 mai]$_{95\%}$) plus tôt que les femelles dont les petits ont survécu jusqu'à l'âge d'un an (18 mai [14 mai ; 21 mai] $_{95\%}$). Les femelles qui avaient eu un petit l'année précédente et qui était mort avant d'atteindre l'âge d'un an ont donné naissance le plus tôt (9 mai [5 mai ; 14 mai] $_{95\%}$), avec une différence de 8,2 jours par rapport aux mères qui ont réussi.

Tableau 3. Estimations des paramètres et erreurs types pour le modèle sélectionné (voir Tableau 2), pour les niveaux des facteurs « autres années » (variable « crash »), ≥ 4 ans (variable « agecl2 ») et « avec petits » (variable « rs »)

Parameter	Estimate	SE	*t*
Intercept	8·02	23·15	0·35
Period effect in 2002	15·26	5·45	2·80
2- to 3-years-old females	12·45	4·62	2·70
Females no young	−5·30	3·38	−1·57
Females lost young	−8·19	2·20	−3·72
oa	0·39	0·07	5·43
os	0·13	0·05	2·76

Lorsque le début de l'automne de l'année précédente était retardé de 10 jours, les dates de mise-bas étaient reportées de 3,9 jours au printemps suivant (pente estimée de 0,39 jour [0-248 ; 0,528]$_{95\%}$, Fig. 2). **De même**, un retard de 10 jours dans l'arrivée du printemps a retardé la mise-bas de 1,3 jour au printemps (pente estimée de 0,133 jour [0,039 ; 0,227]$_{95\%}$, Fig. 3).

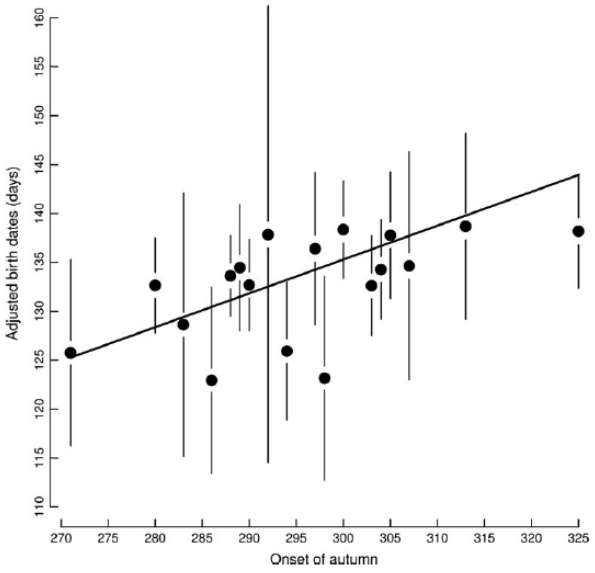


Fig. 2. Relations entre le début de l'automne et les dates de naissance des isards suivis à Bazès (France) entre 1986 et 2011. Les cercles pleins représentent les valeurs moyennes (pour chaque valeur de début de l'automne ; certaines années ayant les mêmes valeurs) d'un modèle linéaire ajusté pour tenir compte des effets des variables collision, succès reproductif, âge et début du printemps (voir le Tableau 1 pour la description des variables et le Tableau 2 pour la sélection du modèle). La ligne continue représente les valeurs prédites du modèle linéaire. Le jour 300 correspond au 27 octobre

Enfin, les pentes de la relation entre les changements intra-femelles dans les dates de naissance (chez les femelles qui se sont reproduites pendant des années consécutives) et les changements interannuels dans le début de l'automne (pente, SE : 0,329, 0,113) et du printemps (0,113, 0,058) étaient très similaires à celle obtenue à partir du meilleur modèle sur les dates de naissance (Tableau 3).

DISCUSSION

Les études établissant un lien entre les changements environnementaux et les changements dans les événements phénologiques par le biais de la plasticité phénotypique sont encore rares chez les grands mammifères (par exemple, Plard et al. 2014), en particulier dans les environnements montagneux où la collecte de données a toujours été entravée par des contraintes logistiques sur le terrain. **De plus**, les études sur la phénologie de la naissance se sont jusqu'à présent principalement concentrées sur l'effet de la phénologie printanière des plantes, ignorant le rôle possible des caractéristiques phénologiques automnales. Notre étude

apporte une contribution supplémentaire en fournissant certaines des premières preuves chez les ongulés de montagne que les femelles sont capables de réagir aux changements phénologiques en ajustant leurs dates de mise-bas, en donnant naissance plus tardivement avec un début retardé de l'automne et du printemps. Il est intéressant de noter que nous avons quantifié **l'ampleur** de cette réponse et montré que le **début de l'automne** avait un effet beaucoup **plus fort** que le début du printemps et que les animaux ne suivent que partiellement l'ampleur des changements environnementaux. Nous avons également constaté que la date à laquelle une femelle met bas était très répétitive sur plusieurs années, avec des valeurs de répétabilité parmi les plus élevées rapportées chez les grands mammifères (voir également Plard et al. 2013 chez le chevreuil), mais cela ne compromettait pas l'existence d'une plasticité phénotypique.

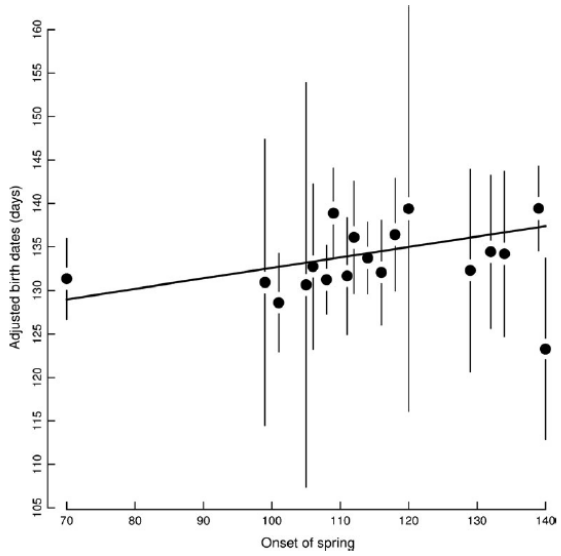


Fig. 3. Relations entre le début du printemps et les dates de naissance des femelles isard, suivies à Bazès (France) entre 1986 et 2011. Les cercles pleins représentent les valeurs moyennes (pour chaque valeur de début du printemps ; certaines années ayant les mêmes valeurs os) d'un modèle linéaire ajusté pour tenir compte des effets des variables crash, succès reproductif, âge et début de l'automne (voir le Tableau 1 pour la description des variables et le Tableau 2 pour la sélection du modèle). La ligne continue représente les valeurs prédites du modèle linéaire. Le jour 110 correspond au 20 avril

Comme on pouvait s'y attendre pour un ongulé vivant dans un environnement tempéré, les dates de naissance étaient **synchronisées** au niveau de la population (par exemple Bowyer 1991 ; Gaillard et al. 1993 ; Côté & Festa-Bianchet 2001 ; Meng et al. 2003), 80% des naissances ayant lieu entre le 25 et le 1er mai, période correspondant à la floraison de la végétation et à l'abondance des ressources. **De même**, conformément aux études précédentes (par exemple Clutton-Brock et al. 1992 ; Testa & Adams 1998 ; Feder et al. 2008), les naissances étaient **retardées** chez les femelles **plus jeunes** et chez celles qui avaient déjà subi les coûts de la reproduction. Nous avons constaté que les femelles qui ont donné naissance et perdu leur petit ont tendance à mettre bas plus tôt que les femelles qui n'ont pas donné naissance. Cette constatation pourrait s'expliquer par l'hétérogénéité de la **qualité individuelle** : les femelles qui se reproduisent seraient de « meilleure qualité » que celles qui ne se reproduisent pas et atteindraient donc plus tôt l'âge de la reproduction que les femelles non reproductrices lorsqu'elles n'ont pas à supporter le coût de l'élevage (Weladji et al. 2008). Nous avons également constaté un retard de deux semaines dans les naissances l'année suivant l'événement catastrophique qu'a connu notre population.

Le début tardif de l'automne a retardé la mise-bas au printemps suivant, très probablement parce que les basses températures et donc la diminution de la qualité de la végétation peuvent agir comme un signal induisant la conception. **En effet**, il a été démontré que la température ambiante influence le début de la saison de reproduction chez les animaux domestiques (Dutt & Bush 1955 ; Godley, Wilson & Hurst 1966 ; Sadleir 1969 ; Fisher & Johnstone 2002). Chez les biches de cerfs élaphes élevées en pâturage, une date de mise bas plus précoce de 3 jours pour chaque baisse de 1°C de la température minimale de l'air pendant le rut a été signalée (Fisher & Johnstone 2002). Cela pourrait provenir d'un œstrus avancé en présence de basses températures. Les brebis Hampshire-crossed Western placées dans des salles expérimentales climatisées sont entrées en œstrus près de huit semaines avant les femelles témoins, avec exactement la même alimentation (Dutt & Bush 1955).

En plus de ce qui a été observé chez les animaux domestiques, **l'arrivée de l'automne** pourrait également avoir un effet sur les dates de naissance en influençant le moment où les mâles entrent en rut. Chez les ongulés, les mâles en rut adoptent une stratégie d'économie d'énergie dans laquelle ils cessent de se nourrir (Mysterud et al. 2008). Ils doivent accumuler le maximum d'énergie avant la période de rut et peuvent donc continuer à se nourrir aussi longtemps que possible (début tardif de l'automne) avant d'allouer cette énergie à la reproduction. **En fait**, les jeunes mâles cerfs élaphes, qui ne peuvent rivaliser avec les mâles plus âgés, se reproduisent plus tard (Miquelle 1990) et privilégient donc une alimentation plus longue et l'investissement de leurs ressources dans la croissance corporelle avant la reproduction (Mysterud et al. 2008). **Le même** schéma pourrait se produire chez les isards mâles lorsque la saison de croissance est plus longue : ils ont tendance à profiter de l'alimentation avant de se lancer dans des activités de rut coûteuses. Le retard de la période de rut induit par la disponibilité plus longue de nourriture liée à un automne tardif pourrait expliquer pourquoi les naissances ont lieu plus tard au printemps suivant.

Le **début précoce du printemps** était lié à des dates de mise bas plus précoces la même année. Ce résultat souligne le fait qu'il pourrait y avoir une certaine **plasticité** dans la durée de gestation chez l'isard en réponse aux conditions environnementales. **En fait**, l'ajustement de la durée de gestation a été évoqué comme une tactique de reproduction des grands mammifères dans les environnements saisonniers (Berger 1992 ; Mysterud et al. 2009 ; Clements et al. 2011). Les femelles bisons en bonne condition physique qui se reproduisent tardivement ont pu raccourcir la durée de gestation jusqu'à 15 jours, afin de synchroniser leurs naissances avec celles des autres femelles (Berger 1992). Comme le début du printemps est mesuré par la **température**, nos résultats concordent avec ceux de Clements et al. (2011), qui ont constaté une durée de gestation plus courte chez les cerfs élaphes lorsque les températures de mars étaient élevées. Ces températures printanières élevées pourraient expliquer l'augmentation de la disponibilité nutritionnelle provoquée par la croissance accrue de l'herbe et pourraient simplement permettre un taux de croissance fœtale plus rapide (Clements et al. 2011). **En effet**, une alimentation plus riche au cours du dernier trimestre de gestation a réduit la durée de gestation chez les cerfs élaphes en captivité (Asher et al. 2005). **Parallèlement**, les femelles peuvent influencer le taux de croissance de leurs fœtus afin de donner naissance dans une période optimale, les températures printanières indiquant que le moment optimal pour la naissance est probablement plus précoce (Clements et al. 2011).

Nos résultats suggèrent que la plupart des réponses des femelles aux changements au début de l'automne et du printemps peuvent s'expliquer par la **plasticité individuelle** de la date de naissance, car les pentes obtenues à partir de la régression des changements intra-individuels entre années consécutives et des changements interannuels des conditions environnementales ont conduit aux mêmes estimations que notre approche globale (Charmantier et al. 2008). Une autre série de preuves a davantage soutenu la plasticité phénotypique que la réponse micro-évolutive à la sélection naturelle causée par les changements climatiques. **En effet**, nos conditions environnementales ont considérablement varié d'une année à l'autre (Fig. S2 sans aucune tendance linéaire au cours de la période d'étude. Dans un tel contexte, la micro-évolution pourrait ne pas entraîner de changements phénotypiques d'une année à l'autre qui pourraient expliquer la relation rapportée ici (par exemple, Fig. 2), en particulier chez une espèce dont la durée de génération est supérieure à 5 ans (Crampe et al. 2006).

Cette découverte a des implications pour la compréhension des conséquences futures des changements climatiques sur la condition physique des chamois des Pyrénées et ouvre le débat sur le rôle de la **plasticité phénotypique** dans ce contexte. Alors que la plasticité dans la **réponse individuelle** qui permet aux individus de suivre les changements des conditions environnementales a été rapportée chez le cerf élaphe (Moyes et al. 2011), le chamois des Pyrénées (cette étude) et plusieurs espèces d'oiseaux (Dunn & Winkler 1999 ; Charmantier et al. 2008 ; Reed et al. 2009), l'étude de la manière dont l'ampleur de cette réponse suit l'ampleur des changements environnementaux a jusqu'à présent souvent été négligée. **Ici**, en traduisant les changements des conditions climatiques en termes de début des événements phénologiques, nous avons pu mesurer ce décalage potentiel et montrer qu'une avance de 10 jours dans la phénologie automnale ou printanière des plantes entraînait une avance de 3,9 et 1,3 jours respectivement dans les dates de naissance. **Ce résultat** nous amène à nous demander si la plasticité individuelle (écart type intra-femelle de 4,2 jours) et l'hétérogénéité entre les individus (écart type inter-femelles de 9,6 jours), qui mettent en lumière le potentiel de micro-évolution, seraient suffisantes pour permettre à cette population de faire face aux conséquences démographiques des changements climatiques à long terme. Une étude récente sur les chevreuils a mis en évidence un **décalage** entre la phénologie de la naissance et les changements environnementaux, avec des conséquences importantes sur la démographie de la population (Plard et al. 2014). Comme pour les chevreuils (54-93% ; Plard et al. 2013), nous avons constaté une répétabilité individuelle élevée des dates de naissance chez les chamois des Pyrénées (84%). Cette mesure est exceptionnellement élevée par rapport au cerf élaphe, pour lequel la répétabilité des dates de naissance n'est que de 10% (Nussey et al. 2005a). Comme l'ont suggéré Plard et al. (2013), cette mesure de répétabilité élevée pourrait indiquer une faible plasticité de ce trait du cycle biologique, montrant que les individus ont peu de potentiel pour réagir rapidement à des changements drastiques. **Cependant**, cette répétabilité élevée dans notre population provenait d'une grande variation interindividuelle par rapport à la variation intra-individuelle (voir les valeurs ci-dessus et les résultats). **Contrairement** aux chevreuils, les isards ont donc été capables de suivre en partie les changements rapides des conditions environnementales, tout en offrant un potentiel de micro-évolution, deux facteurs qui pourraient leur permettre de mieux s'adapter aux changements climatiques à long terme. Cette différence illustre le fait qu'une répétabilité élevée n'implique pas nécessairement une faible plasticité phénotypique.

Enfin, nos résultats ont montré que l'effet de l'arrivée de l'automne sur le moment de la naissance est nettement plus important que l'effet de l'arrivée du printemps ou, en d'autres termes, que les femelles étaient plus limitées dans l'ajustement du moment de la naissance en réponse aux conditions printanières qu'aux conditions automnales. Ce résultat s'explique probablement par le fait que les femelles sont moins contraintes d'ajuster le moment de l'œstrus que la durée de la gestation. Il souligne également la nécessité de mener des recherches futures axées sur les conséquences démographiques des changements environnementaux qui se produisent au printemps, une période qui apparaît de plus en plus comme une période critique pour les espèces vivant en montagne (Pettorelli et al. 2007 ; Garel et al. 2011).

References

Adams, L.G. & Dale, B.W. (1998) Timing and synchrony of parturition in Alaskan caribou. *Journal of Mammalogy*, **79**, 287–294.

Agresti, A. (2002) *Categorical Data Analysis*, 2nd edn. John Wiley & Sons, New York, NY, USA.

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

Andersen, R. & Linnell, J.D.C. (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.

Arnason, A.N., Schwarz, C.J. & Gerrard, J.M. (1991) Estimating closed population size and number of marked animals from sighting data. *Journal of Wildlife Management*, **55**, 718–730.

Asher, G., Mulley, R., O'Neill, K., Scott, I., Jopson, N. & Littlejohn, R. (2005) Influence of level of nutrition during late pregnancy on reproductive productivity of red deer: I. Adult and primiparous hinds gestating red deer calves. *Animal Reproduction Science*, **86**, 261–283.

Balbontín, J., Møller, A., Hermosell, I., Marzal, A., Reviriego, M. & Lope, F. (2012) Geographical variation in reproductive ageing patterns and life-history strategy of a short-lived passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 2298–2309.

Bartoń, K. (2013) MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.5. http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2013) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-4. http://CRAN.R-project.org/package=lme4.

Berger, J. (1992) Facilitation of reproductive synchrony by gestation adjustment in gregarious mammals: a new hypothesis. *Ecology*, **73**, 323–329.

Birgersson, B. & Ekvall, K. (1997) Early growth in male and female fallow deer fawns. *Behavioral Ecology*, **8**, 493–499.

Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Coulson, T.H., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M. *et al.* (2009) Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, **41**, 313–357.

Bowyer, R.T. (1991) Timing of parturition and lactation in southern mule deer. *Journal of Mammalogy*, **72**, 138–145.

Bowyer, R.T., Van Ballenberghe, V. & Kie, J.G. (1998) Timing and synchrony of parturition in alaskan moose: long-term versus proximal effect of climate. *Journal of Mammalogy*, **79**, 1332–1344.

Bunnell, F.L. (1980) Factors controlling lambing period of Dall's sheep. *Canadian Journal of Zoology*, **58**, 1027–1031.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edn. Springer, New York, NY, USA.

Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, **320**, 800–803.

Clements, M.N., Clutton Brock, T.H., Albon, S.D., Pemberton, J.M. & Kruuk, L.E.B. (2011) Gestation length variation in a wild ungulate. *Functional Ecology*, **25**, 691–703.

Clutton-Brock, T.H. (1984) Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *American Naturalist*, **123**, 212–229.

Clutton-Brock, T.H. (1989) Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **236**, 339–372.

Dutt, R. & Bush, L.F. (1955) The effect of low environmental temperature on initiation of the breeding season and fertility in sheep. *Journal of Animal Science*, **14**, 885–896.

Feder, C., Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M., Bérubé, C. & Jorgenson, J. (2008) Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia*, **156**, 773–781.

Festa-Bianchet, M. (1988) Birthdate and survival in bighorn lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology, London*, **214**, 653–661.

Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M. & Jorgenson, J. (1998) Mass and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist*, **152**, 367–379.

Fisher, M. & Johnstone, P. (2002) A putative effect of ambient temperature during the rut on time of calving in young red deer hinds. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **45**, 305–308.

Forchhammer, M.C., Clutton-Brock, T.H., Lindström, J. & Albon, S.D. (2001) Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 721–729.

Gaillard, J.M., Delorme, D., Jullien, J.M. & Tatin, D. (1993) Timing and synchrony of births in roe deer. *Journal of Mammalogy*, **74**, 738–744.

Gaillard, J.M., Delorme, D., Boutin, J.M., Van Laere, G. & Boisaubert, B. (1996) Body mass of roe deer fawns during winter in two contrasting populations. *Journal of Wildlife Management*, **60**, 29–36.

Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 367–393.

Gaillard, J.M., Loison, A., Toïgo, C., Delorme, D. & Van Laere, G. (2003) Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, **10**, 412–420.

Garel, M., Solberg, E.J., Sæther, B.E., Grøtan, V., Tufto, J. & Heim, M. (2009) Age, size, and spatiotemporal variation in ovulation patterns of a seasonal breeder, the Norwegian moose (*Alces alces*). *American Naturalist*, **173**, 89–104.

Garel, M., Gaillard, J.M., Jullien, J.M., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2011) Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy*, **92**, 1112–1117.

Godley, W., Wilson, R. & Hurst, V. (1966) Effect of controlled environment on the reproductive performance of ewes. *Journal of Animal Science*, **25**, 212–216.

Guinness, F.E., Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D. (1978) Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Animal Ecology*, **47**, 817–832.

Hamel, S., Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Loison, A., Bonenfant, C. & Descamps, S. (2010) Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecology Letters*, **13**, 915–935.

Hurley, M.A., Hebblewhite, M., Gaillard, J.M., Dray, S., Taylor, K.A.,

Clutton-Brock, T.H., Major, M., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1987) Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effect on juvenile survival. *Journal of Animal Ecology*, **56**, 53–67.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1989) Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, **337**, 260–262.

Clutton-Brock, T.H., Price, O.F., Albon, S.D. & Jewell, P.A. (1992) Early development and population fluctuations in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 381–396.

Cook, J.G., Johnson, B.K., Cook, R.C., Riggs, R.A., Delcurto, T., Bryant, L.D. *et al.* (2004) Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs*, **155**, 1–61.

Côté, S.D. & Festa-Bianchet, M. (2001) Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, **127**, 230–248.

Coulson, T.N., Milner-Gulland, E.J. & Clutton-Brock, T.H. (2000) The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **267**, 1771–1779.

Crampe, J.M., Loison, A., Gaillard, J.M., Florence, E., Caens, P. & Appolinaire, J. (2006) Monitoring of the reproduction in isard females (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) in a non-hunted population and demographic consequences. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 1263–1268.

Dunn, P.O. & Winkler, D.W. (1999) Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **266**, 2487–2490.

McGraw, K.O. & Wong, S.P. (1996) Forming inferences about some intraclass correlation coefficients. *Psychological Methods*, **1**, 30–46.

McNamara, J.M. & Houston, A.I.A. (1996) State-dependent life histories. *Nature*, **380**, 215–221.

Meng, X., Yang, O., Feng, Z., Xia, L., Jiang, Y. & Wang, P. (2003) Timing and synchrony of parturition in Alpine musk deer (*Moschus syfanicus*). *Folia Zoologica*, **52**, 39–50.

Menzel, A., Jakobi, G., Ahas, R., Scheifinger, H. & Estrella, N. (2003) Variations of the climatological growing season (1951–2000) in Germany compared with other countries. *International Journal of Climatology*, **23**, 793–812.

Miquelle, D.G. (1990) Why don't bull moose eat during the rut? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **27**, 145–151.

Moyes, K., Nussey, D.H., Clements, M.N., Guinness, F.E., Morris, A., Morris, S. *et al.* (2011) Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer. *Global Change Biology*, **17**, 2455–2469.

Mysterud, A., Bonenfant, C., Loe, L.E., Langvatn, R., Yoccoz, N.G. & Stenseth, N. (2008) The timing of male reproductive effort relative to female ovulation in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 469–477.

Mysterud, A., Røed, K.H., Holand, Ø., Yoccoz, N.G. & Nieminen, M. (2009) Age-related gestation length adjustment in a large iteroparous mammal at northern latitude. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 1002–1006.

Nussey, D.H., Clutton-Brock, T.H., Elston, D.A., Albon, S.D. & Kruuk, L.E.B. (2005a) Phenotypic plasticity in a maternal trait in red deer. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 387–396.

Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P. & Visser, M.E. (2005b) Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science*, **310**, 304–306.

Nussey, D.H., Wilson, A.J. & Brommer, J.E. (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 831–844.

Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M. & Gaillard, J.M. (2008) Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology*, **22**, 393–406.

Pettorelli, N., Pelletier, F., Von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2007) Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, **88**, 381–390.

Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000) *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer-Verlag, New York, USA.

Plard, F., Gaillard, J.M., Bonenfant, C., Hewison, A.J.M., Delorme, D., Cargnelutti, B. *et al.* (2013) Parturition date for a given female is highly repeatable within five roe deer populations. *Biology Letters*, **9**, 20120841.

Plard, F., Gaillard, J.M., Coulson, T., Hewison, A.J.M., Delorme, D., Warnant, C. *et al.* (2014) Mismatch Between Birth Date and Vegetation Phenology Slows the Demography of Roe Deer. *PLoS biology*, **12**, e1001828.

Smith, K.W. *et al.* (2014) Functional analysis of Normalized Difference Vegetation Index curves reveals overwinter mule deer survival is driven by both spring and autumn phenology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **369**, 20130196.

Keech, M., Bowyer, R., Hoef, J., Boertje, R., Dale, B. & Stephenson, T. (2000) Life-history consequences of maternal condition in alaskan moose. *Journal of Wildlife Management*, **64**, 450–462.

Kourkgy, C., Garel, M., Appolinaire, J., Loison, A. & Toïgo, C. (2015) Data from: Onset of autumn shapes the timing of birth in Pyrenean chamois more than onset of spring. *Dryad Digital Repository*, http://dx.doi.org/10.5061/dryad.pf420.

Langvatn, R., Mysterud, A., Stenseth, N.C. & Yoccoz, N. (2004) Timing and synchrony of ovulation in red deer constrained by short northern summers. *American Naturalist*, **163**, 763–772.

Linderholm, H.W. (2006) Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology*, **137**, 1–14.

Linderholm, H.W., Walther, A. & Chen, D. (2008) Twentieth-century trends in the thermal growing season in the Greater Baltic Area. *Climatic Change*, **87**, 405–419.

Loison, A. (1995) *Approches intra et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois*. Ph.D. thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France.

Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J. & Michallet, J. (2002) Demographic processes in colonizing population of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology, London*, **256**, 199–205.

Loison, A., Appolinaire, J., Jullien, J.M. & Dubray, D. (2006) How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica*? *Wildlife Biology*, **12**, 77–88.

Rutberg, A.T. (1987) Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *American Naturalist*, **130**, 692–710.

Ryan, S., Knechtel, C. & Getz, W. (2007) Ecological cues, gestation length, and birth timing in African buffalo (*Syncerus caffer*). *Behavioral Ecology*, **18**, 635–644.

Sadleir, R.M.F.S. (1969) The role of nutrition in the reproduction of wild mammals. *Journal of Reproduction and Fertility*, **6** (Suppl.), 39–48.

Schröder, W. & Von Elsner-Schak, I. (1985) Correct age determination in chamois. *The Biology and Management of Mountain Ungulates* (ed. S. Lovari), pp. 65–70. Croom Helm, London, UK.

Scott, I., Asher, G., Archer, J. & Littlejohn, R. (2008) The effect of conception date on gestation length of red deer (*Cervus elaphus*). *Animal Reproduction Science*, **109**, 206–217.

Senapathi, D., Nicoll, M.A., Teplitsky, C., Jones, C.G. & Norris, K. (2011) Climate change and the risks associated with delayed breeding in a tropical wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 3184–3190.

Shrout, P.E. & Fleiss, J.L. (1979) Intraclass correlations: uses in assessing rater reliability. *Psychological Bulletin*, **86**, 420–428.

Sigouin, D., Ouellet, J.P. & Courtois, R. (1997) Geographical variation in the mating and calving periods of moose. *Alces*, **33**, 85–95.

Solberg, E.J., Loison, A., Gaillard, J.M. & Heim, M. (2004) Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. *Ecography*, **27**, 677–687.

Solberg, E.J., Heim, M., Grøtan, V., Sæther, B.E. & Garel, M. (2007) Annual variation in maternal age and calving date generates cohort effects in moose (*Alces alces*) body mass. *Oecologia*, **154**, 259–271.

Testa, J.W. & Adams, G.P. (1998) Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, **79**, 1345–1354.

Walther, A. & Linderholm, H.W. (2006) A comparison of growing season indices for the Greater Baltic Area. *International Journal of Biometeorology*, **51**, 107–118.

Weladji, R., Loison, A., Gaillard, J.M., Holand, Ø., Mysterud, A., Yoccoz, N.G. *et al.* (2008) Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia*, **156**, 237–247.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, NY, USA.

Received 5 November 2014; accepted 14 July 2015
Handling Editor: Tim Coulson

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article.

van de Pol, M. & Verhulst, S. (2006) Age-dependent traits: a new statistical model to separate within-and between-individual effects. *The American Naturalist*, **167**, 766–773.

R Development Core Team (2011) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. http://www.R-project.org/.

Rachlow, J.L. & Bowyer, R.T. (1991) Interannual variation in timing and synchrony of parturition in Dall's sheep. *Journal of Mammalogy*, **72**, 487–492.

Reed, T.E., Warzybok, P., Wilson, A.J., Bradley, R.W., Wanless, S. & Sydeman, W.J. (2009) Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 376–387.

Rubin, E.S., Boyce, W.M. & Bleich, V.C. (2000) Reproductive strategies of desert bighorn sheep. *Journal of Mammalogy*, **81**, 769–786.

Appendix S1. Computing birth dates.

Figure S1. Distribution of observed birth dates for which $t_2 - t_1 < 5$ days (Julian date; $n = 28$; white histogram) and theoretical distribution (grey histogram) following a normal distribution ($\mu = 143{\cdot}8$ days and $\sigma = 16{\cdot}9$ days). Day 144 corresponds to May 24th.

Figure S2. Yearly variation in average birth dates (weighted mean ± SD; see Methods for details on weights computation), onset of autumn and onset of spring in the Bazès, France isard population, 1986–2011. Day 144 corresponds to May 24th.