

Synchronisation continentale et réactions locales : effets climatiques sur les schémas spatio-temporels du vêlage chez un ongulé social

Received: 11 July 2022 | Accepted: 19 September 2022
DOI: 10.1002/ecs2.4399

ARTICLE

Macrosystems Ecology

ECOSPHERE
AN ESA OPEN ACCESS JOURNAL

Continental synchrony and local responses: Climatic effects on spatiotemporal patterns of calving in a social ungulate

Ophélie H. Couriot^{1,2,3}  | Matthew D. Cameron⁴  | Kyle Joly⁴  |
Jan Adamczewski⁵  | Mitch W. Campbell⁶ | Tracy Davison⁷ |
Anne Gunn^{2,8} | Allicia P. Kelly⁹  | Mathieu Leblond¹⁰  | Judy Williams⁵ |
William F. Fagan^{1,2}  | Anna Brose² | Eliezer Gurarie^{1,2} 

Résumé

Le réchauffement climatique et l'avancement du printemps ont des répercussions sur les cycles annuels de la neige et de la glace, ainsi que sur la phénologie végétale, dans l'ensemble des régions arctiques et boréales. Ces changements pourraient être liés au déclin observé des populations d'animaux sauvages, notamment celui du caribou de la toundra (*Rangifer tarandus*), une espèce clé des environnements arctiques. Nous avons quantifié la manière dont les caribous de la toundra, caractérisés à la fois par leur nature grégaire et migratrice, **synchronisent** leurs naissances dans le temps et les concentrent dans l'espace, et nous avons étudié comment ces stratégies sont influencées par des conditions météorologiques variables. Nous avons analysé les schémas de déplacement afin de déduire les dates de mise-bas de 747 caribous femelles équipées d'un collier, issues de sept troupeaux répartis dans le nord de l'Amérique du Nord, ce qui représente un total de 1 255 mises-bas sur une période de 15 ans. En mettant en relation ces événements avec les conditions météorologiques locales au cours de l'année précédant la mise-bas, nous avons examiné comment le temps influençait le moment de la mise-bas et la capacité des caribous à atteindre leur zone centrale de mise-bas. Nous avons constaté une **synchronisation** de la mise-bas à l'échelle continentale, mais cette synchronisation était plus marquée au sein d'un même troupeau pour une année donnée. Les conditions météorologiques avant et pendant la gestation ont eu des **effets contrastés** sur le moment et le lieu de la mise-bas. Il est à noter qu'une combinaison de conditions météorologiques défavorables pendant l'hiver et le printemps, y compris pendant la migration précédant la mise-bas, a entraîné une **arrivée tardive** dans la zone de mise-bas ou l'impossibilité d'atteindre la zone de mise bas principale à temps pour la mise bas. Bien que les conditions météorologiques locales aient influencé le moment de la mise bas de manière différente selon les troupeaux, les températures chaudes et la faible vitesse du vent, associées à une neige molle et profonde, au printemps et pendant la migration précédant la mise-bas, ont généralement affecté la capacité des femelles caribous à atteindre les zones centrales de mise-bas à temps pour mettre bas. Un **retard** dans la mise-bas peut avoir des conséquences indirectes potentielles, notamment une réduction de la survie des petits. Dans l'ensemble, nous avons constaté une variabilité considérable d'une année à l'autre et d'un troupeau à

l'autre, mais aucune tendance significative vers un vêlage plus précoce chez les caribous, même si les indicateurs généraux de la phénologie du printemps et de la neige tendent à s'avancer. Nos résultats soulignent l'importance de surveiller le moment et le lieu du vêlage, et d'examiner comment les conditions météorologiques estivales et hivernales influencent le vêlage et le succès reproductif qui en découle.

MOTS-CLÉS : lieu de naissance, période de naissance, caribou, gradients environnementaux, migration, mise-bas, *Rangifer tarandus*, conditions météorologiques

INTRODUCTION

L'Arctique connaît des changements environnementaux d'une rapidité exceptionnelle (Serreze & Barry, 2011). Les températures augmentent jusqu'à **quatre fois plus vite que dans d'autres régions de la planète** (Box et al., 2019 ; GIEC, 2015 ; Isaksen et al., 2022), les régimes de précipitations évoluent, la glace de mer pérenne fond **et le manteau neigeux s'est considérablement réduit** (Dore, 2005 ; Swanson, 2017). Si **l'avancement** de la phénologie printanière et l'augmentation de la productivité peuvent constituer un avantage potentiel pour les herbivores de l'Arctique (Guay et al., 2014 ; Høye et al., 2007 ; Zeng et al., 2013), les **décalages** entre les événements du cycle de vie et l'évolution de la disponibilité du fourrage pourraient s'avérer néfastes (Parmesan & Yohe, 2003). **De plus, la hausse des températures est associée à des hivers plus doux et à une fréquence accrue de précipitations sur la neige, ce qui peut entraîner la formation d'une couche de glace empêchant les herbivores d'accéder à la végétation sous la neige** (Albon et al., 2017 ; Loe et al., 2016 ; Pan et al., 2018). **Par ailleurs**, on sait que la hausse des températures estivales est liée à une **activité accrue des insectes** durant cette saison (Hagemoen & Reimers, 2002 ; Russell et al., 1993 ; Witter, 2011), ce qui peut avoir un effet direct sur la capacité des individus à reprendre du poids pendant l'été. Cela peut à son tour affecter à la fois la survie hivernale et le succès reproductif ultérieur (Weladji et al., 2003 ; Weladji & Holand, 2003). En raison des effets contrastés et de l'hétérogénéité du changement climatique à travers l'Arctique (Elmendorf et al., 2012), certaines populations animales peuvent bénéficier des changements locaux, tandis que d'autres peuvent en pâtir (Descamps et al., 2017 ; Hansen et al., 2019 ; Joly et al., 2011).

Dans les environnements **fortement saisonniers** comme l'Arctique, les naissances animales sont souvent **synchronisées** avec le pic de disponibilité des ressources afin de permettre aux mères et à leurs petits d'exploiter un fourrage de haute qualité pendant les courtes saisons de **croissance** (Parmesan, 2007 ; Rutberg, 1987 ; Sinclair et al., 2000). La **synchronisation** des naissances peut donc se manifester à grande échelle, les individus d'une espèce ou d'un écotype donné mettant bas à quelques semaines d'intervalle (Davidson et al., 2020). Cette synchronisation peut s'accroître encore davantage en réponse aux conditions locales afin de mieux faire coïncider les naissances avec la phénologie végétale à l'échelle locale (Peláez et al., 2020).

Outre leur synchronisation temporelle, les naissances peuvent être regroupées dans l'espace. L'accès à une qualité de fourrage optimale et le **partage d'informations** sur les ressources sont probablement des facteurs évolutifs à l'origine de l'agrégation des naissances chez les ongulés (Cameron et al., 2020 ; Sinclair et al., 2000). **L'agrégation spatiale** pourrait également constituer une stratégie anti-prédation grâce à une vigilance partagée et à des effets de dilution, ou à la sélection de zones présentant une densité de prédateurs plus faible

(Bergerud, 1996 ; Heard et al., 1996 ; Ims, 1990 ; Sinclair et al., 2000). Ces facteurs ne s'excluent pas nécessairement les uns les autres.

Un exemple frappant d'espèce présentant un comportement de mise-bas hautement synchronisé est celui du caribou des plaines (*Rangifer tarandus groenlandicus* et *Rangifer tarandus granti*), l'ongulé le plus abondant de l'Arctique nord-Américain. Les caribous des plaines continentales **migrent** en groupes sur des centaines de kilomètres pour atteindre leurs aires de mise-bas dans la toundra arctique et mettent généralement bas **avant** le pic de végétation (Gustine et al., 2017 ; Joly et al., 2019 ; Mallory et al., 2020). **Les aires de mise-bas elles-mêmes se caractérisent par la présence d'un fourrage de haute qualité, tout juste émergent, pendant la saison de mise-bas** (Cameron et al., 2020 ; Gunn et al., 2010 ; Gustine et al., 2017 ; Mallory et al., 2020). Tant la capacité à accéder aux zones de mise-bas préférées que celle de synchroniser les naissances dans le temps sont essentielles au maintien d'une forte abondance chez le caribou des terres arides, qui est supérieure de plusieurs ordres de grandeur à celle des écotypes de caribous non migrateurs (Festa-Bianchet et al., 2011). Malgré cette stratégie évolutive manifestement couronnée de succès et les fluctuations bien connues, cycliques et de forte amplitude de leur abondance, de nombreuses populations de caribous des plaines ont connu un déclin précipité au cours des dernières décennies (Adamczewski et al., 2019 ; Festa-Bianchet et al., 2011 ; Gunn, 2016). Ces déclins se sont produits parallèlement à un changement climatique rapide et, de ce fait, on s'intéresse de plus en plus à la compréhension des facteurs climatiques qui influencent la dynamique de leurs populations (Davidson et al., 2020 ; Joly et al., 2011 ; Laforge et al., 2021).

L'un des mécanismes plausibles par lesquels le climat pourrait affecter les populations de caribous passe par la perturbation de la migration précédant le vêlage et par des changements dans le calendrier du vêlage.

Le moment de l'arrivée sur les aires de mise-bas présente une **variabilité interannuelle** (allant de 18 jours pour le troupeau de l'Arctique occidental à 36 jours pour le troupeau de Bluenose Ouest, voir Gurarie et al., 2019), **ainsi qu'une légère avance au fil du temps**, et il a été démontré qu'il dépendait des conditions météorologiques et climatiques avant et pendant la migration (Gurarie et al., 2019 ; Le Corre et al., 2017). Pendant la migration, la neige tassée, qui peut résulter d'une combinaison de vents violents et de basses températures, peut faciliter les déplacements et accélérer la migration, contrairement à la neige molle et profonde associée à des températures chaudes après des hivers enneigés (Duquette, 1988 ; Fancy & White, 1987 ; Leclerc et al., 2021). **Certaines données indiquent des tendances à grande échelle vers des naissances plus précoces chez le caribou des plaines** (Davidson et al., 2020), avec des liens mécanistiques incertains avec les tendances climatiques. Des études sur la conception, la gestation et le moment de la mise-bas chez le caribou et le renne indiquent qu'un meilleur état corporel maternel peut avancer le moment de l'œstrus et raccourcir les périodes de gestation (Bergerud et al., 2007 ; Cameron et al., 1993 ; McEwan & Whitehead, 1972 ; Mysterud et al., 2009). Des périodes de gestation plus courtes pourraient expliquer pourquoi des conditions météorologiques favorables tout au long de l'année précédente — par exemple, des étés plus venteux et plus frais précédant la conception, avec moins de nuisances causées par les insectes et un gain de poids plus important chez les femelles (Barboza & Parker, 2008) — sont suivies d'arrivées plus précoces sur les lieux de mise-bas (Gurarie et al., 2019 ; Mallory et al., 2020). On ignore toutefois si ces tendances

s'étendent au moment de la mise-bas. Le moment et le lieu de la naissance peuvent influencer la survie précoce des petits (Dauphiné & McClure, 1974 ; Rutberg, 1987), de sorte que tout lien identifiable entre le climat, les conditions météorologiques et le moment de la mise-bas pourrait avoir des conséquences démographiques en aval.

Nous présentons une analyse exhaustive de la mise-bas chez le caribou, issue de plus d'une décennie d'observations menées sur des caribous de la toundra équipés de colliers GPS, répartis en sept troupes issues de différentes zones climatiques arctiques d'Amérique du Nord, avec pour objectif principal d'identifier les liens entre le climat et les schémas de mise-bas dans l'espace et dans le temps (Figure 1).

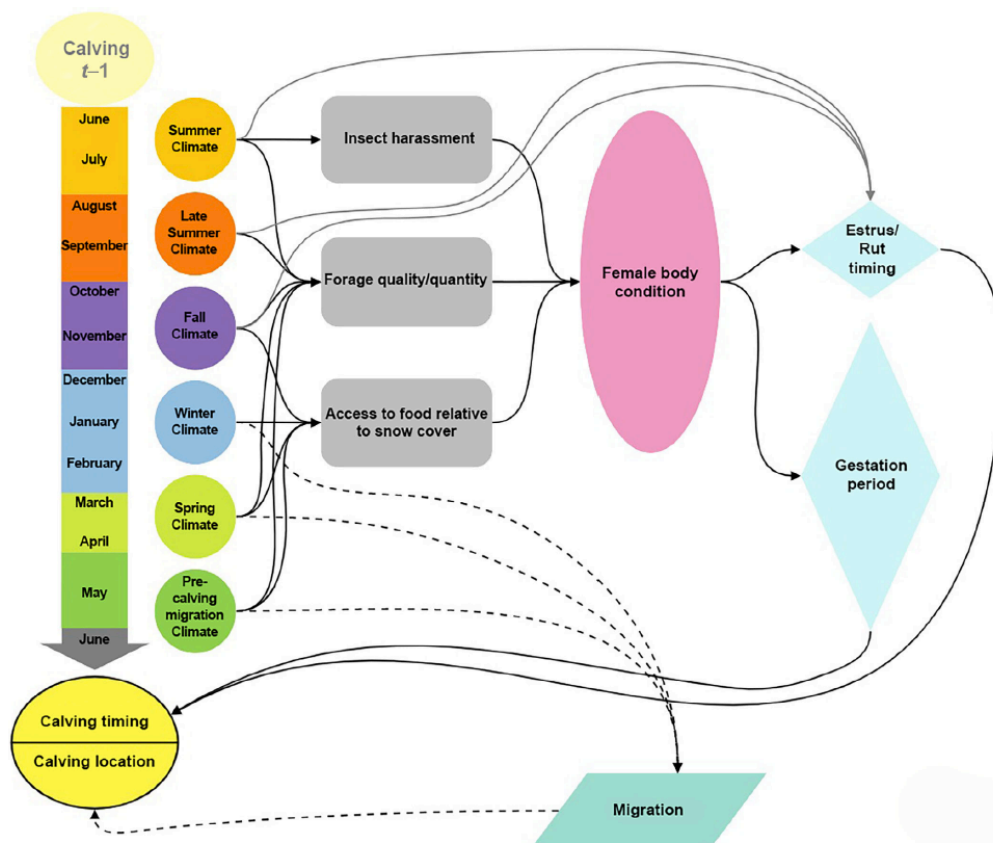


FIG. 1. Cadre conceptuel des relations hypothétiques reliant les conditions météorologiques saisonnières au moment de la mise-bas (flèches pleines) et au lieu de mise bas (flèches pointillées). Le moment de la mise bas peut être influencé par le harcèlement des insectes, la végétation ou l'accès aux ressources fourragères, autant de facteurs qui influent sur l'état corporel, lequel influe à son tour sur le moment de l'œstrus/du rut et sur la durée de la gestation. Le lieu de mise-bas est influencé par le moment de la migration, lui-même influencé par les conditions météorologiques et l'enneigement en hiver et au printemps

Nous avons évalué le niveau de synchronisation temporelle et d'avancement de la date de mise-bas, en émettant l'hypothèse que **(P1)** la variation de la date de mise-bas serait moindre au sein d'un même troupeau au cours d'une année donnée qu'entre les troupes et d'une année à l'autre, en réponse aux conditions locales, et que **(P2)** l'avancement de la date de mise-bas serait relativement faible, en raison des variations interannuelles importantes des conditions météorologiques. Nous avons ensuite évalué comment les conditions météorologiques au cours de la période d'un an précédant le vêlage influençaient la date et la localisation spatiale du vêlage. Nous avons prédit que **(P3a)** des conditions défavorables au

pâturage tout au long de l'année retarderaient la date de vêlage, soit en retardant le moment de l'œstrus, soit en prolongeant la durée de la gestation.

En particulier, étant donné que les caribous accumulent une grande partie de leur graisse corporelle à la fin de l'été (Barboza & Parker, 2008), nous avons prédit que (**P3b**) une part importante de la variation du moment de la mise-bas s'expliquerait par les conditions estivales antérieures à la conception. En ce qui concerne les lieux de mise-bas, nous avons prédit que (**P4**) une combinaison de conditions météorologiques défavorables durant l'hiver, le printemps et la migration précédant la mise-bas entraverait cette migration et augmenterait la probabilité d'une mise-bas en dehors de la grande zone de mise-bas (voir Matériel et méthodes) utilisée par la majorité du troupeau. **Enfin**, compte tenu de la grande plasticité de la vitesse de migration entre les troupeaux et d'une année à l'autre (Gurarie et al., 2019), nous avons souhaité comparer la date de mise-bas à la date d'arrivée dans les grandes zones de mise-bas, ce que nous appelons le « décalage de mise-bas ». Les caribous ont évolué en étant régulièrement confrontés à une grande variabilité des conditions météorologiques et de déplacement sur leur trajet vers les aires de mise bas (Gurarie et al., 2019) ; nous avons donc émis l'hypothèse que la plupart des caribous arriveraient sur les aires de mise bas plusieurs jours avant la mise-bas afin de tenir compte d'une éventuelle variabilité en cours de route. Nous avons prédit que (**P5a**), dans des conditions moyennes, le décalage de mise-bas serait relativement fixe, permettant aux femelles d'atteindre ensemble la zone de mise-bas avant le pic de verdissement. **Cependant**, dans des conditions de migration défavorables avant la mise-bas, nous avons prédit que (**P5b**) le délai de mise-bas serait raccourci. En raison de la vaste portée géographique de notre étude (**Figure 2**), nous nous attendions à ce que nos résultats soient cohérents d'un troupeau à l'autre, avec certaines variations entre les troupeaux en fonction des conditions locales.

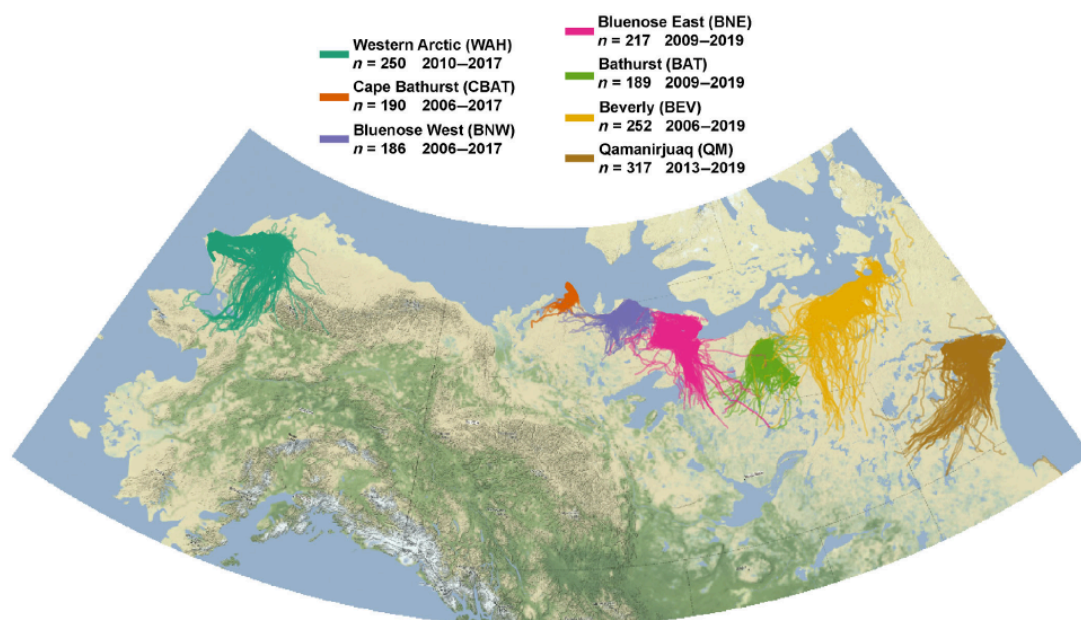


FIG. 2. Carte des trajectoires de déplacement de 747 caribous femelles équipées d'un collier GPS, issues de sept troupeaux répartis en Alaska et dans le nord-ouest du Canada, entre le 19 mai et le 7 juillet, de 2006 à 2019. Les annotations correspondent au nombre d'années-individus (n ; 1 607 au total) et à la période de suivi pour chaque troupeau

MATERIEL et METHODES

Zones d'étude et données GPS

Nous avons analysé les données GPS de caribous des plaines femelles issues de sept troupeaux situés dans l'ouest de l'Alaska et le nord du Canada (Figure 2), caractérisés par des conditions environnementales régionales contrastées, notamment en termes de climat et de végétation, sur plus de 3 000 km de longitude et plus de 1 000 km de latitude (Annexe SI : Figure S1, Tableau S1 ; Gould, 2003), ainsi que par des tendances démographiques différentes. Celles-ci s'étendent du troupeau de l'Arctique occidental à l'ouest, qui occupe une vaste zone le long de la mer des Tchouktsches dans l'ouest de l'Alaska (États-Unis), jusqu'au troupeau de Qamanirjuag à l'est, qui couvre une grande partie du Bouclier Canadien et met bas près de la baie d'Hudson. Nous avons utilisé les données issues de caribous équipés de colliers GPS entre 2006 et 2019 par des agences gouvernementales d'État, fédérales et territoriales dans le cadre d'efforts de surveillance continue, bien que tous les troupeaux n'aient pas été suivis pendant toute la période (Figure 2). Toutes les procédures de capture et de marquage ont été réalisées conformément aux directives des comités gouvernementaux chargés du bien-être animal. L'ensemble de données compilé comprenait 747 caribous femelles, correspondant à 1 607 combinaisons individu-année. Nous avons limité l'ensemble de données à la période comprise entre le 15 juin de l'année précédant la mise-bas et le 7 juillet de l'année de la mise-bas pour tous les individus. Avec un intervalle fixe de 8 heures, cela a donné 916 ± 663 relocalisations par individu-année (3 ± 2 relocalisations par jour [moyenne $\pm$ écart-type]) sur l'ensemble de la période d'étude.

Estimation des événements de mise-bas...

Calendrier de migration...

Synchronisation et tendances de la mise-bas...

Covariables météorologiques...

Effet des conditions météorologiques sur la date de mise-bas...

Contribution des conditions météorologiques saisonnières à la variation de la date de mise-bas...

Délimitation des zones de mise-bas...

Effet des conditions météorologiques sur le lieu de mise-bas...

Décalage entre l'arrivée dans la zone de mise bas principale et la mise-bas...

Effet des conditions météorologiques sur l'intervalle de temps entre l'arrivée et la mise-bas...

RESULTATS

Détection des événements de mise-bas

Nous avons appliqué l'analyse MRPA à 1 607 combinaisons individu-année provenant de 747 femelles adultes distinctes. Parmi celles-ci, l'analyse a permis d'estimer les événements de mise-bas pour 77% de l'ensemble des individu-années (1 255 événements individuels). Ce taux variait de 68% dans le troupeau de Bluenose Ouest à 89% dans le troupeau de Bluenose Est (Tableau 2). Les femelles n'ayant pas mis-bas ($n = 352$ individus-années) ont été exclues des analyses suivantes.

TABLEAU 2. Tableau récapitulatif du nombre et du pourcentage de caribous des plaines femelles pour lesquels les naissances ont été estimées, la période de pointe des naissances (date médiane $\pm$ écart-type) et l'écart interquartile (EI ; c'est-à-dire le nombre de jours au cours desquels 50% des naissances ont eu lieu)

Herd	Years	Parturient		Nonparturient		Peak date	IQR
		No.	Percentage	No.	Percentage		
Western Arctic	2010–2017	200	78	56	22	3 June $\pm$ 5	7
Cape Bathurst	2006–2017	131	69	59	31	30 May $\pm$ 6	7
Bluenose West	2006–2017	126	66	60	32	3 June $\pm$ 6	7
Bluenose East	2009–2019	192	88	25	12	5 June $\pm$ 6	5
Bathurst	2009–2019	137	72	52	28	2 June $\pm$ 5	6
Beverly	2006–2019	197	78	55	22	9 June $\pm$ 5	5
Qamanirjuaq	2013–2019	272	86	45	14	6 June $\pm$ 5	4.25

Synchronisation et tendance des mises-bas

La date de pic globale des mises-bas était le 5 juin et les naissances étaient synchronisées de manière similaire d'une année à l'autre et d'un troupeau à l'autre pour une année donnée (Annexe S3 : Tableau S1 présentant le pic annuel des mises bas par troupeau). **Cependant**, nous avons observé un intervalle interquartile plus faible pour les événements de mise-bas au sein d'un même troupeau-année (IQR = 4 jours, SE = 0,2 jour ; c'est-à-dire pour un troupeau donné au cours d'une année donnée) que d'un troupeau à l'autre sur plusieurs années (IQR = 6 jours, SE = 0,4 jour) ou d'une année à l'autre entre les troupeaux (IQR = 6 jours, SE = 0,5 jour). Cela suggère une plus grande **synchronisation** des vêlages à des échelles spatiales et temporelles plus fines qu'entre les troupeaux pour une année donnée, ou d'une année à l'autre pour un troupeau donné, et corrobore l'hypothèse P1.

Les troupeaux voisins présentaient une **synchronisation** légèrement **plus marquée** de leurs dates de vêlage que les troupeaux plus éloignés (Figure 3a). Par exemple, le troupeau de Cape Bathurst présentait une corrélation plus élevée entre ses dates de vêlage et celles du troupeau de Bluenose Ouest qu'avec les autres troupeaux ($p = 0,46$, IC à 95% = 0,003 ; voir Figure 3a). **De même**, les troupeaux de Bluenose Est, de Bathurst et de Beverly présentaient une corrélation plus élevée entre leurs dates de mise-bas qu'avec les autres troupeaux (p moyen = 0,58 ; voir Figure 3a). Étonnamment, le troupeau de l'Arctique occidental présentait une forte corrélation des dates de mise-bas avec les troupeaux de Bluenose Est, de Bathurst et de Beverly (Figure 3a).

La tendance globale du moment de la mise-bas, telle que déterminée par la régression linéaire à effets mixtes, était de $-0,07$ jour/an (SE = 0,05). La tendance à un **avancement** de la mise-bas n'était pas significative ($p = 0,08$; Figure 3b), ce qui **corrobore** l'hypothèse P2.

Effet des conditions météorologiques sur la date de mise-bas

La **variation globale** de la date de mise-bas expliquée par les covariables météorologiques au cours de la période d'un an précédant la mise-bas **a varié** pour tous les troupeaux, allant de 27% pour le troupeau de Qamanirjuaq à 50% pour le troupeau de Beverly (Figure 4 ; voir l'Annexe S4 : Tableau Si pour les résultats complets). Les conditions météorologiques avant la conception (c'est-à-dire au début et à la fin de l'été) expliquaient entre 27% de la variation modélisée de la date de mise-bas pour les troupeaux de l'Arctique occidental et de Bathurst, et 48% pour le troupeau de Beverly (Figure 4), ce qui apporte un **soutien mitigé** à

l'hypothèse P3b. Pour chacune des saisons de reproduction des caribous, les conditions météorologiques du début de l'été (du 15 juin au 5 août) et de l'hiver (du 16 décembre au 15 mars) ont le plus contribué à la variation modélisée de la date de mise-bas pour tous les troupeaux, avec en moyenne 21% de la variation expliquée pour chaque troupeau attribuée à chacune de ces périodes (Annexe S4 : Tableau S1). Il existait toutefois des exceptions notables, puisque seulement 11% de la variation expliquée était attribuée aux covariables hivernales pour le troupeau de Qamanirjuag et que seulement 3% était expliquée par les covariables du début de l'été pour le troupeau de Bathurst (Annexe S4 : Tableau S1).

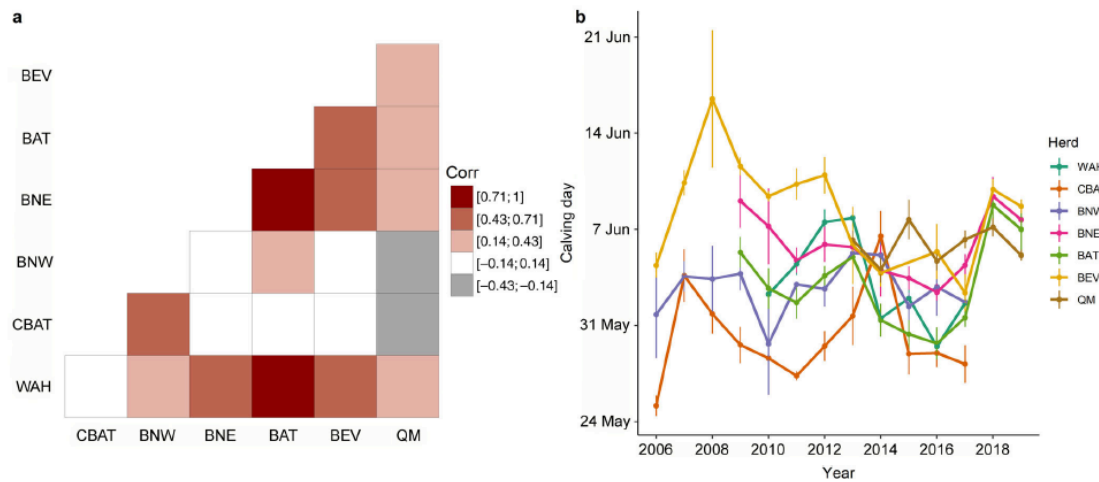


FIGURE 3. Matrice de corrélation par paires de la période de mise-bas entre les troupeaux (classés d'ouest en est), estimée à partir de l'ensemble complet des observations (a) et de la période de mise-bas de chaque troupeau au fil des années (b). Les points représentent la date moyenne de mise-bas pour l'année concernée et les barres d'erreur représentent l'erreur-type. BAT, Bathurst ; BEV, Beverly ; BNE, Bluenose Est ; BNW, Bluenose Ouest ; CBAT, Cap Bathurst ; QM, Qamanirjuag ; WAH, Arctique occidental

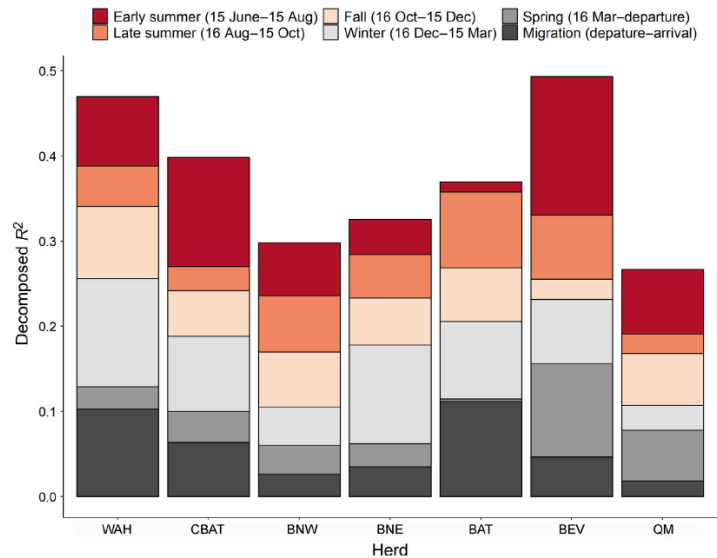


FIGURE 4 : R^2 décomposé du modèle expliquant la variation de la date de mise-bas pour chaque troupeau (classés d'ouest en est) (voir l'Annexe S4 : Tableau S1 pour les covariables du modèle pour chaque troupeau). Le R^2 a été décomposé à l'aide des valeurs d'Owen des covariables regroupées par périodes. BAT, Bathurst ; BEV, Beverly ; BNE, Bluenose Est ; BNW, Bluenose Ouest ; CBAT, Cap Bathurst ; QM, Qamanirjuag ; WAH, Arctique occidental

Les **covariables météorologiques** spécifiques qui ont le plus influencé la date de mise-bas variaient d'un troupeau à l'autre, les covariables communes présentant parfois des différences

en termes d'intensité et de sens d'effet, ce qui **ne corrobore pas l'hypothèse P3a** (Tableau 3). Par exemple, des températures hivernales plus élevées étaient associées à un **retard** de mise-bas pour le troupeau de Beverly, à une mise-bas **plus précoce** pour les troupeaux de l'Arctique occidental et de Bluenose Ouest, et n'avaient aucun effet sur les quatre autres troupeaux (Tableau 3).

TABLEAU 3. Coefficients et erreurs-types des covariables les plus performantes (c'est-à-dire les covariables figurant dans le modèle le mieux classé, selon l'AIC) expliquant la variation de la date de vêlage pour chaque troupeau

Period	Covariate	WAH	CBAT	BNW	BNE	BAT	BEV	QM
Early summer	No. days with temperature >18°C							2.68 ± 0.37
	No. days with wind speed <6 m/s						-1.18 ± 0.41	
	Precipitation	0.78 ± 0.34	-2.20 ± 0.61					
	Temperature		2.33 ± 0.65					-2.68 ± 0.69
	Wind speed				0.67 ± 0.41			
Late summer	Precipitation					-2.27 ± 0.68	1.12 ± 0.47	
	Temperature				-0.86 ± 0.42			
	Wind speed			-1.34 ± 0.71			-1.79 ± 0.46	
Fall	Precipitation		1.95 ± 0.69	1.77 ± 0.96	-0.79 ± 0.42			
	Temperature					1.19 ± 0.69		
	Wind speed					-1.77 ± 0.48		
Winter	Precipitation		-1.70 ± 0.58		-1.50 ± 0.41			
	Temperature	-2.54 ± 0.33		-1.98 ± 0.87			1.90 ± 0.53	
	Wind speed				0.75 ± 0.40			
Spring	Precipitation							
	Temperature							
	Wind speed							-1.27 ± 0.39
Migration	Precipitation							
	Temperature	2.02 ± 0.34	1.36 ± 0.59					
	Wind speed					-1.43 ± 0.49	1.19 ± 0.50	

Note: Positive values indicate a later date of calving with an increasing value of the corresponding covariate, whereas negative values indicate the reverse. Values in *italics* are significant.
 Abbreviations: AIC, Akaike information criterion; BAT, Bathurst; BEV, Beverly; BNE, Bluenose East; BNW, Bluenose West; CBAT, Cape Bathurst; QM, Qamanirjuaq; WAH, Western Arctic.

Effet des conditions météorologiques sur le lieu de mise-bas

La probabilité de mettre bas dans la zone de mise-bas élargie ou centrale était liée à diverses conditions météorologiques observées pendant l'hiver et le printemps, ou pendant l'hiver et la migration précédant la mise-bas, pour la plupart des troupeaux, ce qui **corrobore l'hypothèse P4** (Tableau 4, Figures 5b et 5c ; Annexes S5, S6 et S11). Les facteurs influençant le lieu de mise-bas variaient d'un troupeau à l'autre, tant en ce qui concerne les covariables ayant un effet que la direction de ces effets, mais certaines similitudes entre les troupeaux étaient évidentes.

La probabilité d'atteindre la zone de mise-bas centrale ou la zone de mise-bas élargie était plus élevée lorsque la vitesse du vent était élevée au printemps et pendant la migration pour la plupart des troupeaux, à l'exception du troupeau de Beverly (Tableau 4). De plus, des températures élevées au printemps ou pendant la migration étaient associées à une probabilité accrue de mise-bas dans la zone de mise-bas élargie pour quatre des sept troupeaux, ou en dehors des zones de mise-bas pour deux troupeaux (Tableau 4).

TABLEAU 4. Coefficients et écarts-types des covariables les plus performantes (c'est-à-dire celles figurant dans le modèle le mieux classé, selon l'AIC) expliquant la variation du lieu de vêlage pour chaque troupeau

Period	Covariate	WAH	CBAT	BNW	BNE	BAT	BEV	QM
Spring	Winter precipitation	<i>0.37 ± 0.20</i>				<i>-0.58 ± 0.40</i>		<i>0.19 ± 0.31</i>
	Spring temperature	<i>0.10 ± 0.18</i>			<i>0.21 ± 0.23</i>	<i>0.66 ± 0.65</i>	<i>0.17 ± 0.21</i>	
	Spring wind speed	<i>-0.41 ± 0.23</i>			<i>-0.30 ± 0.22</i>	<i>-0.94 ± 0.49</i>	<i>0.34 ± 0.20</i>	<i>-0.28 ± 0.28</i>
	Winter precipitation × spring temperature	<i>-0.46 ± 0.23</i>						
	Winter precipitation × spring wind speed	<i>0.77 ± 0.30</i>						<i>-0.11 ± 0.39</i>
	Spring temperature × spring wind speed	<i>-0.40 ± 0.13</i>				<i>-1.31 ± 0.41</i>	<i>-0.30 ± 0.14</i>	
Migration	Winter precipitation	<i>-0.61 ± 0.29</i>	<i>0.32 ± 0.21</i>		<i>0.33 ± 0.23</i>			
	Migration temperature	<i>1.15 ± 0.25</i>						<i>0.90 ± 0.26</i>
	Migration wind speed	<i>-1.14 ± 0.25</i>	<i>-0.70 ± 0.25</i>		<i>-0.33 ± 0.21</i>			<i>-0.67 ± 0.25</i>
	Winter precipitation × migration temperature	<i>0.52 ± 0.27</i>						
	Winter precipitation × migration wind speed				<i>-0.51 ± 0.23</i>			
	Migration temperature × migration wind speed	<i>0.77 ± 0.28</i>						<i>0.86 ± 0.24</i>

Note: Positive values indicate a higher probability of calving in the greater calving area (95%) or outside the calving area versus in the central calving area (50%), for a high value of the corresponding covariate, whereas negative values indicate the reverse. Values in italics are significant. Abbreviations: AIC, Akaike information criterion; BAT, Bathurst; BEV, Beverly; BNE, Bluenose East; BNW, Bluenose West; CBAT, Cape Bathurst; QM, Qamanirjuaq; WAH, Western Arctic.

Décalage de mise-bas par rapport à l'arrivée dans la zone de mise-bas élargie

La date moyenne d'arrivée dans la zone de mise-bas élargie était le 23 mai (± 10 jours) et le décalage de mise-bas variait de 0 à 50 jours (13 ± 8 jours [moyenne $\pm$ SE]). Notre modèle linéaire de type « broken-stick » reliant le décalage de mise-bas et la date d'arrivée dans la zone de mise-bas élargie s'est révélé plus performant que le modèle linéaire ($\Delta AIC \geq 2$) pour quatre des six troupeaux et n'a pas convergé pour le troupeau de Qamanirjuaq (Annexe S7 : Tableau S1), ce qui corrobore en partie l'hypothèse P5a. Le modèle « broken-stick » a indiqué qu'après le 30 mai environ (écart-type = 6 jours), le délai moyen de mise-bas était constant à cinq jours (allant de trois jours [Bluenose Ouest et Beverly] à neuf jours [Bluenose Est] ; annexe S7 : tableau S1). Avant le 30 mai, la pente estimée était en moyenne de $-0,9$ (allant de $-1,18$ pour le troupeau de Bluenose Est à $-0,72$ pour le troupeau de l'Arctique occidental ; Figure 5d ; Annexe S7 : Tableau S1). De plus, pour quatre des sept troupeaux (Cape Bathurst, Bluenose Est, Bluenose Ouest et Bathurst), aucune tendance annuelle n'a été observée concernant le délai de mise-bas, tandis que les trois autres (Arctique occidental, Beverly et Qamanirjuaq) ont présenté des délais de mise bas plus longs au cours des dernières années (Annexe S10 : Tableau S1, Figure S1).

Effet des conditions météorologiques sur le décalage de mise-bas

Les conditions météorologiques n'ont pas influencé le décalage de mise-bas de la même manière dans tous les troupeaux (Tableau 5 ; Annexes S8 et S9), mais certaines tendances cohérentes ont été observées d'un troupeau à l'autre, ce qui vient étayer l'hypothèse P5b. Lorsque les températures au printemps ou pendant la migration étaient élevées, le décalage de mise-bas diminuait systématiquement. De plus, une augmentation de la vitesse du vent au printemps avait un effet positif sur le décalage de mise-bas (c'est-à-dire que les femelles arrivaient plus tôt avant de mettre bas dans la zone de mise-bas principale) dans la majorité des troupeaux (Figure 5e, Tableau 5).

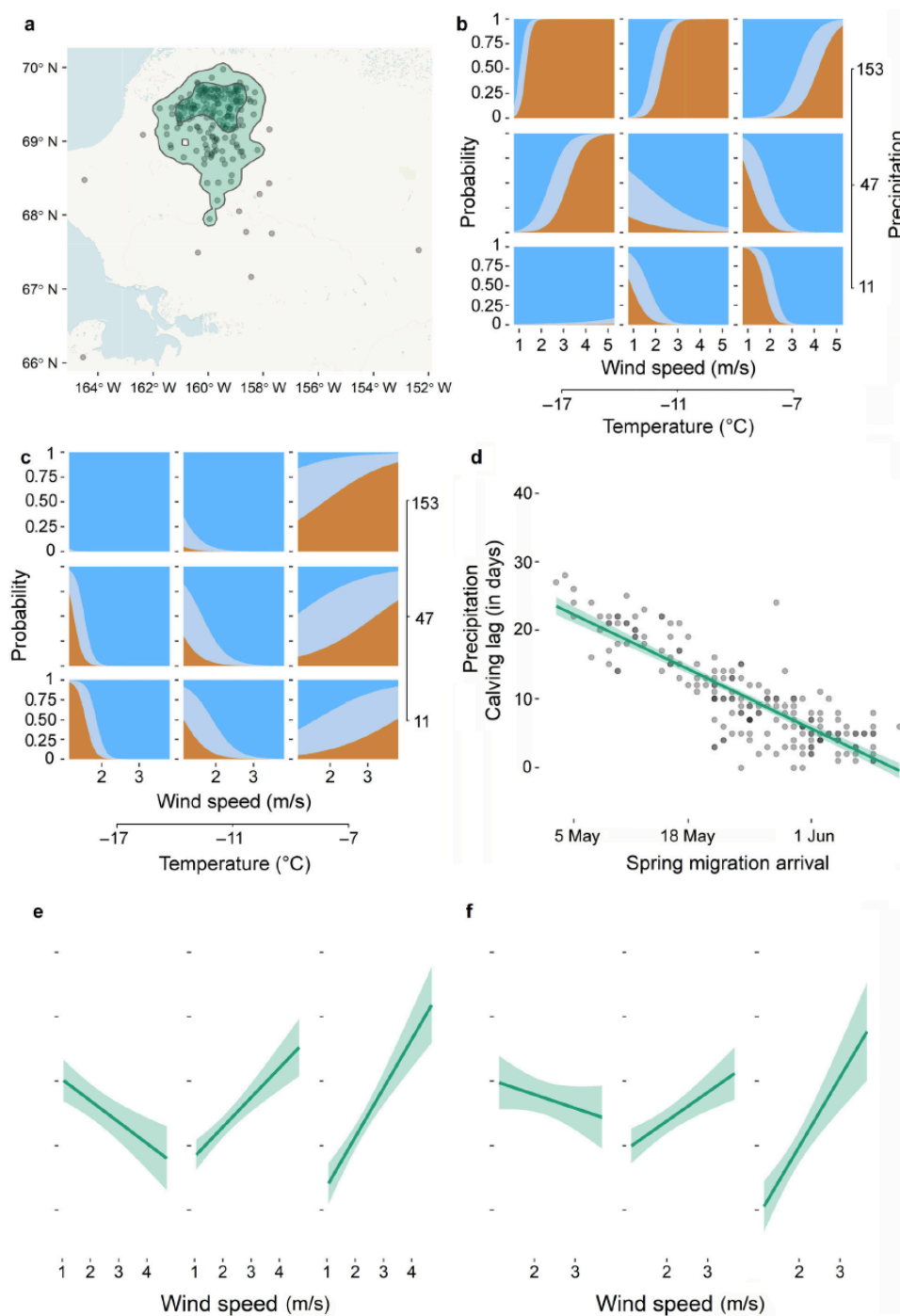


FIGURE 5. Analyses spatio-temporelles des mises-bas pour le troupeau de l'Arctique occidental, à titre d'exemple. Les figures récapitulatives correspondantes pour l'ensemble des troupeaux figurent à l'annexe S11. **(a)** Tous les lieux de mise bas, ainsi que la zone centrale (vert foncé) et la zone élargie (vert clair) de mise bas, déterminées respectivement comme les 50% et 95% de la distribution d'utilisation (UD) par noyau. **(b)** Prévisions du modèle de lien cumulatif concernant le lieu de mise-bas (c'est-à-dire à l'intérieur de la zone centrale de mise-bas — bleu ; à l'intérieur de la zone élargie de mise-bas — gris ; ou à l'extérieur de la zone de mise-bas — orange) en fonction des interactions à deux variables entre le volume total des précipitations pendant l'hiver (panneaux vers le haut), la température au printemps (panneaux vers la droite) et la vitesse du vent au printemps (axe des x). Ainsi, par exemple, les conditions chaudes et humides sont représentées dans le sous-panneau en haut à droite avec une forte probabilité de ne pas atteindre les aires de mise-bas, tandis que les conditions froides et sèches sont représentées dans le sous-panneau en bas à gauche. **(c)** Prévisions du modèle de lien cumulatif du lieu de mise bas en fonction des interactions à deux facteurs entre le total des précipitations hivernales (panneaux vers le haut), la température pendant la migration (panneaux vers la droite) et la vitesse du vent pendant la migration (axe des x). **(d)** Régression linéaire entre le délai de mise bas (c'est-à-dire le nombre de jours entre l'arrivée dans la zone de mise bas

principale et la mise-bas) et la date d'arrivée dans la zone de mise-bas principale. (e) Prévisions du modèle linéaire généralisé du délai de mise bas en fonction de l'interaction à deux voies entre la vitesse du vent au printemps et la température au printemps. (f) Prévisions du modèle linéaire généralisé du délai de mise-bas en fonction de l'interaction à deux voies entre la vitesse du vent pendant la migration et la température pendant la migration

TABLEAU 5. Coefficients et erreurs-types des covariables les plus performantes (c'est-à-dire celles figurant dans le modèle le mieux classé, selon l'AIC) expliquant la variation du délai de vêlage pour chaque troupeau

Period	Covariate	WAH	CBAT	BNW	BNE	BAT	BEV	QM
Spring	Winter precipitation				<i>-1.01 ± 0.76</i>		<i>0.80 ± 1.30</i>	<i>2.01 ± 0.99</i>
	Spring temperature	<i>-1.06 ± 0.57</i>	<i>-1.31 ± 1.65</i>		<i>-2.42 ± 0.83</i>	<i>-3.72 ± 0.90</i>	<i>-2.81 ± 1.69</i>	<i>-3.12 ± 0.73</i>
	Spring wind speed	<i>2.43 ± 0.85</i>	<i>-5.63 ± 1.08</i>	<i>3.17 ± 1.44</i>	<i>0.99 ± 0.65</i>	<i>-1.65 ± 1.00</i>		<i>2.11 ± 1.00</i>
	Winter precipitation × spring temperature				<i>-1.38 ± 0.88</i>		<i>4.29 ± 2.14</i>	
	Winter precipitation × spring wind speed				<i>-1.59 ± 0.78</i>			<i>1.49 ± 0.79</i>
	Spring temperature × spring wind speed	<i>1.13 ± 0.32</i>	<i>-3.23 ± 1.10</i>			<i>2.58 ± 0.84</i>		
Migration	Winter precipitation				<i>-2.29 ± 1.13</i>			
	Migration temperature	<i>-1.75 ± 0.79</i>			<i>-5.04 ± 1.05</i>	<i>-2.93 ± 1.04</i>	<i>-2.70 ± 1.09</i>	<i>-5.57 ± 1.07</i>
	Migration wind speed	<i>1.63 ± 0.79</i>			<i>-1.55 ± 0.75</i>			
	Winter precipitation × migration temperature				<i>2.77 ± 0.98</i>			
	Winter precipitation × migration wind speed				<i>-1.77 ± 0.84</i>			
	Migration temperature × migration wind speed	<i>1.08 ± 0.47</i>						

Note: Positive values indicate a longer calving lag, for a high value of the corresponding covariate, whereas negative values indicate the reverse. Values in *italics* are significant.
Abbreviations: AIC, Akaike information criterion; BAT, Bathurst; BEV, Beverly; BNE, Bluenose East; BNW, Bluenose West; CBAT, Cape Bathurst; QM, Qamanirjuaq; WAH, Western Arctic.

DISCUSSION

Le moment et le lieu de la mise-bas, de par leurs effets sur la survie des jeunes, constituent des facteurs déterminants de la dynamique des populations d'ongulés (Bunnell, 1982 ; Gaillard et al., 1998, 2000). Chez les ongulés sociaux et migrateurs, des pressions simultanées s'exercent à la fois sur la **synchronisation temporelle** et sur le **regroupement spatial** des naissances (Cote et al., 2017 ; Estes, 1976 ; Gunn & Miller, 1986 ; Sinclair et al., 2000). En estimant 1 255 naissances au sein de sept troupeaux sur une période de 15 ans – un ensemble de données d'une ampleur sans précédent –, nous avons examiné le moment de la mise-bas, la synchronisation des naissances et leur regroupement, ainsi que l'influence des facteurs climatiques sur les variations spatio-temporelles de la mise-bas chez le caribou des plaines arides sur une vaste partie du nord de l'Amérique du Nord (Figure 4). Malgré la grande variabilité environnementale observée à l'échelle du continent, nous avons constaté une synchronisation généralisée du moment du vêlage. Comme prévu, cette synchronisation augmentait à mesure que l'échelle spatiale diminuait, ce qui est probablement lié aux réponses individuelles aux conditions locales et peut-être à la nature sociale de cet animal grégaire. Nous avons constaté que les conditions associées à une neige profonde et molle affectaient la capacité de tous les troupeaux à atteindre leurs zones de vêlage respectives avant la mise-bas. Le décalage de mise-bas (le délai entre l'arrivée sur les aires de mise-bas et la mise-bas) peut être considéré comme une adaptation comportementale visant à amortir la variabilité environnementale annuelle, garantissant ainsi que les individus se trouvent dans la zone de mise-bas élargie avant la mise-bas. Alors que le changement climatique a entraîné un

printemps nettement plus précoce dans l'Arctique, nous n'avons pas détecté de changement correspondant dans la date de mise-bas chez les caribous du nord de l'Amérique du Nord. **Cependant**, nous avons constaté que le délai de mise-bas avait augmenté pour certains troupeaux et était resté constant pour d'autres (Annexe S10), ce qui suggère une adaptation à la variabilité climatique interannuelle dans l'Arctique.

Effet des conditions météorologiques sur le lieu de mise-bas

Nous avons constaté que les conditions météorologiques en hiver et au printemps peuvent avoir un impact direct sur la capacité des caribous à atteindre leurs aires de mise-bas. Des températures élevées et une faible vitesse du vent (c'est-à-dire des conditions entraînant une neige profonde, molle et fondante ; Collins & Smith, 1991 ; Eira et al., 2013) ont directement entraîné une probabilité plus élevée que les femelles mettent-bas en dehors des zones de mise-bas centrales, voire plus éloignées, ou ont conduit les femelles à arriver très peu de temps avant la mise-bas. On sait que la neige profonde et molle entrave les déplacements des caribous et retarde le départ de la migration précédant la mise-bas (Gurarie et al., 2019 ; Le Corre et al., 2017 ; Leclerc et al., 2021), tandis que la glace et la neige dure peuvent faciliter ces déplacements (Duquette, 1988 ; Leblond et al., 2016). Ces tendances se sont confirmées pour tous les troupeaux. Il convient de noter que les troupeaux pour lesquels les conditions météorologiques ont eu le moins d'influence sur l'arrivée aux aires de mise-bas (Cape Bathurst et Bluenose West) présentaient également les distances de migration les plus courtes (Gurarie et al., 2019). L'incapacité à atteindre les aires de mise-bas, comme nous le documentons ici, a également été signalée pour le troupeau de Porcupine en 2000 et 2001 (Griffith et al., 2002).

La grande fidélité dont font preuve les caribous envers des aires de mise-bas particulières (Cameron et al., 2020 ; Gunn & Miller, 1986 ; Joly, Gurarie et al., 2021), ainsi que le niveau élevé de synchronisation temporelle des dates de mise-bas révélé par notre analyse, reflètent l'importance de l'agrégation spatio-temporelle des naissances en tant que stratégie évolutive visant à accroître la survie néonatale (Bekenov et al., 1998 ; Estes, 1976 ; Sinclair et al., 2000). Les petits nés en dehors de la zone de mise-bas sont plus exposés à la prédation ou ont accès à un fourrage de moins bonne qualité (Bergerud et al., 2007 ; Cameron et al., 2020 ; Griffith et al., 2002). **Ainsi**, les perturbations liées au climat pouvant entraver l'accès aux zones de mise-bas pourraient avoir d'importantes conséquences démographiques.

Synchronisation des naissances

Le moment de la mise-bas a probablement évolué en réponse à la saisonnalité, à la disponibilité des ressources et à la prédation (Ims, 1990 ; Rutberg, 1987), chaque facteur exerçant une pression sélective en faveur de naissances synchronisées. Nous avons mis en évidence une synchronisation à l'échelle continentale (sur plus de 3 000 km de longitude et plus de 1 000 km de latitude) des dates de mise-bas sur près de deux décennies et dans un large éventail de conditions environnementales : le **pic** de mise-bas pour chaque troupeau et chaque année s'est produit dans une fenêtre de trois semaines (du 25 mai au 16 juin ; voir Annexe S3 : Tableau S1). Nos résultats corroborent notre hypothèse (**P1**) selon laquelle les troupeaux présentaient une synchronisation importante avec les troupeaux voisins, même si des troupeaux géographiquement éloignés affichaient des dates de mise-bas synchronisées, hypothétiquement influencées par des conditions météorologiques similaires sur des sites

distants. **L'hypothèse P1** a également été confirmée par une synchronisation encore plus marquée au sein même des troupeaux.

Cela suggère que les troupeaux ont adapté la période de mise-bas à leurs conditions locales (c'est-à-dire aux conditions environnementales spécifiques à la zone où se trouve le troupeau), comme on l'observe chez d'autres ongulés tels que le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis* ; Whiting et al., 2012) et le chevreuil (*Capreolus capreolus* ; Pelaez et al., 2020). Le fait que la synchronisation ait été la plus élevée au sein d'un même troupeau et d'une même année vient encore étayer l'hypothèse selon laquelle des conditions spécifiques communes, antérieures à l'année, influencent le moment du vêlage.

Effets combinés des conditions météorologiques

Nous avons constaté qu'au moins 15% (Bluenose West et Oamaniriuag) et jusqu'à 40% (Western Arctic et Beverly) de la variation du moment du vêlage pouvaient s'expliquer par les conditions météorologiques saisonnières. Compte tenu de la complexité et des liens indirects entre les conditions météorologiques et les contraintes comportementales et physiologiques du vêlage, ainsi que de l'imprécision et de l'échelle grossière avec lesquelles les covariables météorologiques ont été estimées et intégrées dans nos modèles, il s'agit d'une part étonnamment élevée de variation expliquée par les conditions météorologiques. **De plus**, plus d'un tiers de la variation modélisée était expliquée par les conditions météorologiques précédant la période du rut, au début et à la fin de l'été (c'est-à-dire plus de 8 mois avant le vêlage ; Annexe S4 : Tableau S1).

La date de mise-bas est, par définition, la somme de la date de conception (qui est liée au moment de l'œstrus) et de la durée de gestation ; la première étant potentiellement plus variable que la seconde (Clements et al., 2010 ; Matsuura et al., 2004). **Chez de nombreux ongulés, notamment les rennes et les caribous, les femelles plus grasses au moment de la conception mettent-bas plus tôt** (Adams & Dale, 1998 ; Brown & Mallory, 2007 ; Keech et al., 2000 ; Skogland, 1984), ce qui s'explique potentiellement par une conception plus précoce (Bergerud et al., 2007 ; Myrsterud et al., 2009 ; Rowell & Shipka, 2009) ou d'une période de gestation plus courte (Aikens et al., 2021 ; Asher et al., 2005 ; Bergerud et al., 2007 ; McEwan & Whitehead, 1972).

Il est difficile de distinguer les effets du moment de la conception de ceux de la durée de gestation sans mettre au point des méthodes permettant d'estimer la date de conception à grande échelle. Bien que déduire le moment de la conception directement à partir des données de déplacement représente un défi plus important que d'estimer le moment de la mise-bas, il s'agit d'un axe de recherche important qui mérite une attention particulière. Bien que les caribous soient généralement considérés comme des reproducteurs « à capital » (Taillon et al., 2013), il convient de noter qu'une variation substantielle du moment de la mise-bas s'explique par les conditions postérieures au rut (en automne, en hiver et au printemps) : cela les place sur un continuum entre les reproducteurs « à capital » et « à revenu » (Jönsson, 1997). Cela concorde avec l'observation de Loe et al. (2021) selon laquelle l'état corporel en fin d'hiver explique 90% de la variation des taux de croissance des populations de rennes sauvages au Svalbard.

Une variation locale due à l'adaptation locale ?

Malgré les liens étroits entre la mise-bas et les conditions météorologiques d'une manière générale, on a constaté une grande variabilité tant au niveau des conditions météorologiques spécifiques influençant le moment de la mise bas qu'au niveau de la direction et de l'ampleur de ces effets d'un troupeau à l'autre. Par exemple, des températures hivernales plus chaudes étaient associées à des dates de mise-bas plus précoces dans certains troupeaux (Arctique occidental et Bluenose Ouest), n'avaient aucun lien avec d'autres troupeaux, et étaient même associées à un retard de mise-bas pour un troupeau (par exemple, Beverly). Ces différences reflètent probablement de forts effets locaux (par exemple, l'adéquation de l'habitat), mais peuvent être difficiles à interpréter. Le troupeau de l'Arctique occidental hiverne généralement dans un environnement de toundra côtière, où le climat hivernal est relativement doux, mais où des hivers enneigés, froids et venteux peuvent rendre l'accès à la nourriture difficile.

À l'inverse, les troupeaux de Bluenose West et de Beverly hivernent tous deux au sud de la limite forestière boréale ou à sa lisière (bien que dans des écozones différentes), mais ces deux troupeaux ont présenté des réactions opposées aux conditions de température hivernales.

La spécificité locale de ces relations est un aspect important à prendre en compte lorsqu'on généralise à l'ensemble des populations de caribous. Bien qu'il existe un certain chevauchement entre les troupeaux, en particulier pendant les mois d'hiver où les animaux sont les plus dispersés et où les taux de déplacement sont les plus faibles, les aires d'estivage et les voies de migration ont tendance à être distinctes pour la plupart des troupeaux, et les conditions météorologiques ainsi que les environnements biotiques auxquels ils sont exposés peuvent être tout aussi uniques, favorisant des adaptations locales comme le suggèrent les niveaux élevés de variations génétiques observés chez les populations de caribous des terres arides (McFarlane et al., 2016). **En d'autres termes**, chaque troupeau peut être adapté à des conditions locales spécifiques et peut donc présenter des conditions optimales qui lui sont propres, de sorte que les valeurs absolues de ces conditions importent moins que les écarts par rapport aux normes locales. **De même**, des réponses localisées aux conditions environnementales ont été rapportées dans des études multi-populations portant sur le renne (Hansen et al., 2019) et le sanglier (*Sus scrofa*, Vetter et al., 2015).

Des travaux antérieurs menés par Davidson et al. (2020) avaient fait état d'une tendance générale à l'avancement de la date de mise-bas pour un sous-ensemble de troupeaux, à un rythme de $-0,4$ jour/an. Nos analyses plus approfondies ont montré une tendance générale à l'avancement de la date de mise-bas (**P2**), mais celle-ci n'était pas significative. La divergence entre les deux études s'explique principalement par des dates de mise-bas plus tardives au cours des dernières années (**Figure 3b**). Si l'ensemble de données agrégé analysé ici est peut-être sans précédent par la taille de son échantillon pour les grands mammifères vivant en liberté, les séries chronologiques complètes relatives aux dates de mise-bas sont en réalité assez courtes (7 à 14 ans), très variables d'une année à l'autre et d'un troupeau à l'autre, et sensibles aux années aberrantes. Les tendances relatives au moment de la naissance et les risques de décalage entre ce moment et la disponibilité des ressources seront mieux compris à mesure que des données de déplacement de haute qualité continueront d'être collectées à l'aide d'outils d'analyse appliqués de manière cohérente, tels que ceux présentés ici.

Robustesse méthodologique et mises en garde

Une question méthodologique importante concerne la capacité des modèles de parturition à estimer le moment de la mise-bas. Nous avons estimé que la mise-bas avait eu lieu dans 77% des années-individus étudiées ici, avec des résultats relativement cohérents d'un troupeau à l'autre. Cette valeur est inférieure aux taux de gestation et aux ratios femelles/faons généralement rapportés (Adamczewski et al., 2019 ; Cameron et al., 1993 ; Dauphine & McClure, 1974) et cette méthode basée sur les déplacements individuels comporte inévitablement une part d'incertitude et d'erreur (taux de vrais positifs : 0,85 ; taux de faux positifs : 0,84 ; Annexe n° 12). Bon nombre de ces femelles non gestantes, identifiées à tort comme gestantes, présentaient le profil stéréotypé d'une chute soudaine de la fréquence de déplacement, suivie d'une augmentation progressive similaire au profil de déplacement des femelles en période de vêlage. Ce résultat met en évidence l'influence que le comportement social collectif peut exercer sur les déplacements individuels, de sorte que certaines femelles gestantes et non gestantes peuvent présenter des déplacements similaires à l'échelle que nous avons considérée, en raison du regroupement social des individus dans les zones de vêlage. Nous recommandons d'améliorer encore la méthodologie afin de cibler la brève période d'isolement lors de la mise-bas, durant laquelle la mère et le petit établissent des liens de couple avant de rejoindre des groupes de garde plus importants (Lent, 1966), notamment en utilisant des méthodes s'appuyant sur des données GPS à plus haute fréquence (Hepler, 2019). **Cependant**, compte tenu du comportement hautement collectif dont font preuve les caribous des plaines, en particulier pendant leurs migrations, en été et pendant la période de reproduction (Dalziel et al., 2015 ; Skoog, 1968), les femelles non gestantes et gestantes sont pour la plupart confrontées à des conditions environnementales similaires tout au long de l'année et le long des routes migratoires. Même en hiver, on observe une sympatrie entre les femelles de caribou gestantes et non gestantes (Joly et al., 2015). Nous nous attendons donc à ce que les conclusions tirées concernant l'écologie de la mise-bas soient solides, même en tenant compte des événements de mise-bas faussement positifs (voir Annexe S12).

CONCLUSIONS

Les scénarios de changement climatique pour l'Arctique prévoient la poursuite des tendances suivantes : avancement du printemps, réchauffement, modifications de la phénologie de la végétation, ainsi qu'une fréquence et une intensité accrues des précipitations (Box et al., 2019 ; GIEC, 2015). Nous n'avons pas détecté d'avancement significatif des dates de mise-bas correspondant aux tendances climatiques à grande échelle. Les conséquences liées au décalage phénologique chez le caribou ont fait l'objet de débats (Gustine et al., 2017 ; Kerby & Post, 2013 ; Mallory et al., 2020 ; Post et al., 2008). Étant donné que la mise-bas du caribou dans l'Arctique a lieu avant le verdissement, nous partageons l'avis de Joly, Gunn et al. (2021) sur le fait que les effets de ce décalage seront d'abord subtils et que le suivi du moment de la mise-bas restera une tâche importante à l'avenir. **D'autre part**, d'autres impacts liés au changement climatique pourraient affecter immédiatement les caribous, car nos résultats suggèrent que les effets combinés de l'augmentation des précipitations et du réchauffement des températures pourraient entraîner des arrivées plus tardives sur les aires de mise-bas. Cela pourrait à son tour entraîner une augmentation du nombre de mises-bas se produisant en dehors des aires de mise-bas traditionnelles à la suite de la migration précédant la mise-bas, ce qui pourrait réduire le rendement reproductif.

Le scénario le plus pessimiste serait celui où les conditions favorisant un avancement de la période de mise-bas (par exemple, de bonnes conditions de pâturage estivales entraînant un rut plus précoce et de bonnes conditions hivernales raccourcissant la gestation) coïncideraient avec des conditions rendant la migration pré-mise-bas difficile (par exemple, une neige humide et lourde), auquel cas de nombreux petits pourraient naître en dehors des aires de mise-bas. **À l'inverse**, un réchauffement suffisant en hiver et au printemps pourrait réduire l'épaisseur de la neige et/ou augmenter sa dureté (via des cycles de dégel-gel), permettant ainsi une augmentation des vitesses de déplacement pendant la migration pré-mise-bas. La fourchette assez large du décalage de mise-bas que nous avons documentée renforce toutefois l'idée que les caribous font preuve de plasticité dans leurs migrations (c'est-à-dire leur capacité étonnante à se déplacer à travers le paysage, même dans des conditions printanières dynamiques et imprévisibles). **Dans la plupart des cas, les caribous ont pu atteindre le lieu de mise-bas bien à temps pour mettre-bas, avec un décalage typique de cinq à neuf jours.**

Bien que nos résultats et la durée relativement courte de nos séries chronologiques limitent les conclusions générales sur la manière dont les caribous réagiront aux futures tendances climatiques à grande échelle, nos constatations contribuent à une meilleure compréhension des facteurs influençant le moment et le lieu de la mise-bas, ce qui constitue une caractéristique importante de la dynamique des populations de caribous. **De plus**, comme le moment et le lieu de la mise-bas sont susceptibles d'influencer la survie des juvéniles – un facteur déterminant de la dynamique des populations chez de nombreuses espèces –, nos travaux démontrent l'éventail des connaissances écologiques que l'on peut acquérir lorsque des analyses comparatives à grande échelle intègrent des informations sur les conditions locales. Alors que la quasi-totalité des grands troupeaux de caribous du Nord sont en déclin dans l'Arctique, nous recommandons non seulement d'intensifier les efforts de surveillance du moment et du lieu de mise bas, mais également d'examiner comment l'évolution des conditions météorologiques en été et en hiver affecte la mise-bas, en termes d'impacts sur le déclin des troupeaux via la productivité et la survie des jeunes.

REFERENCES

- Adamczewski, J., J. Boulanger, H. Sayine-Crawford, J. Nishi, D. Cluff, J. Williams, and L.-M. LeClerc. 2019. *Estimates of Breeding Females & Adult Herd Size and Analyses of Demographics for the Bathurst Herd of Barren-Ground Caribou: 2018 Calving Ground Photographic Survey*, 138 pp. Yellowknife: Government of Northwest Territories.
- Adams, L. G., and B. W. Dale. 1998. "Timing and Synchrony of Parturition in Alaskan Caribou." *Journal of Mammalogy* 79: 287–94.
- Aikens, E. O., S. P. H. Dwinell, T. N. LaSharr, R. P. Jakopak, G. L. Fralick, J. Randall, R. Kaiser, M. Thonhoff, M. J. Kauffman, and K. L. Monteith. 2021. "Migration Distance and Maternal Resource Allocation Determine Timing of Birth in a Large Herbivore." *Ecology* 102: e03334.
- Albon, S. D., R. Justin, O. Irvine, R. Halvorsen, L. E. Langvatn, E. Loe, V. Ropstad, et al. 2017. "Contrasting Effects of Summer and Winter Warming on Body Mass Explain Population Dynamics in a Food-Limited Arctic Herbivore." *Global Change Biology* 23: 1374–89.
- Allen, R. G., L. S. Pereira, D. Raes, and M. Smith. 1998. *Crop Evapotranspiration—Guidelines for Computing Crop Water Requirements—FAO Irrigation and Drainage Paper 56*, 300 pp. Rome: FAO.
- Asher, G. W., R. C. Mulley, K. T. O'Neill, I. C. Scott, N. B. Jopson, and R. P. Littlejohn. 2005. "Influence of Level of Nutrition during Late Pregnancy on Reproductive Productivity of Red Deer." *Animal Reproduction Science* 86: 261–83.
- Barboza, P. S., and K. L. Parker. 2008. "Allocating Protein to Reproduction in Arctic Reindeer and Caribou." *Physiological and Biochemical Zoology* 81: 835–55.

- Bekenov, A. B., I. A. Grachev, and E. J. Milner-Gulland. 1998. "The Ecology and Management of the Saiga Antelope in Kazakhstan." *Mammal Review* 28: 1–52.
- Bergerud, A. T. 1996. "Evolving Perspectives on Caribou Population Dynamics, Have We Got it Right Yet?" *Rangifer* 16: 95–116.
- Bergerud, A. T., S. N. Luttich, and L. Camps. 2007. *Return of Caribou to Ungava*. Montreal: McGill-Queen's Press-MQUP.
- Bonar, M., E. H. Ellington, K. P. Lewis, and E. Vander Wal. 2018. "Implementing a Novel Movement-Based Approach to Inferring Parturition and Neonate Caribou Calf Survival." *PLoS One* 13: e0192204.
- Box, J. E., W. T. Colgan, T. R. Christensen, N. M. Schmidt, M. Lund, F.-J. W. Parmentier, R. Brown, et al. 2019. "Key Indicators of Arctic Climate Change: 1971–2017." *Environmental Research Letters* 14: 045010.
- Brown, G., and F. Mallory. 2007. *Technical Bulletin: A Review of Ungulate Nutrition and the Role of Top-Down and Bottom-Up Forces in Woodland Caribou Population Dynamics*, 108 pp. Ontario: Laurentian University of Sudbury.
- Bunnell, F. L. 1982. "The Lambing Period of Mountain Sheep: Synthesis, Hypotheses, and Tests." *Canadian Journal of Zoology* 60: 1–14.
- Calenge, C. 2006. "The Package "Adehabitat" for the R Software: A Tool for the Analysis of Space and Habitat Use by Animals." *Ecological Modelling* 197: 516–9.
- Cameron, M. D., K. Joly, G. A. Breed, C. P. H. Mulder, and K. Kielland. 2020. "Pronounced Fidelity and Selection for Average Conditions of Calving Area Suggestive of Spatial Memory in a Highly Migratory Ungulate." *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 564567.
- Cameron, M. D., K. Joly, G. A. Breed, L. S. Parrett, and K. Kielland. 2018. "Movement-Based Methods to Infer Parturition Events in Migratory Ungulates." *Canadian Journal of Zoology* 96: 1187–95.
- Cameron, R. D., W. T. Smith, S. G. Fancy, K. L. Gerhart, and R. G. White. 1993. "Calving Success of Female Caribou in Relation to Body Weight." *Canadian Journal of Zoology* 71: 480–6.
- Christensen, R. H. B. 2018. "Cumulative Link Models for Ordinal Regression with the R Package Ordinal." *Journal of Statistical Software* 35.
- Clements, M. N., T. H. Clutton-Brock, S. D. Albon, J. M. Pemberton, and L. E. B. Kruuk. 2010. "Gestation Length Variation in a Wild Ungulate." *Functional Ecology* 25: 691–703.
- Collins, W. B., and T. S. Smith. 1991. "Effects of Wind-Hardened Snow on Foraging by Reindeer (*Rangifer tarandus*)." *Arctic* 44: 217–22.
- Copernicus Climate Change Service (C3S). 2017. "ERA5: Fifth Generation of ECMWF Atmospheric Reanalyses of the Global Climate." Copernicus Climate Change Service Climate Data Store (CDS).
- Cote, J., G. Bocedi, L. Debeffe, M. E. Chudzińska, H. C. Weigang, C. Dytham, G. Gonzalez, et al. 2017. "Behavioural Synchronization of Large-Scale Animal Movements—Disperse Alone, but Migrate Together?: Synchronization of Large-Scale Animal Movements." *Biological Reviews* 92: 1275–96.
- Dalziel, B. D., M. L. Corre, S. D. Cote, and S. P. Ellner. 2015. "Detecting Collective Behaviour in Animal Relocation Data,

- with Application to Migrating Caribou." *Methods in Ecology and Evolution* 7: 30–41.
- Dauphiné, T. C., and R. L. McClure. 1974. "Synchronous Mating in Canadian Barren-Ground Caribou." *The Journal of Wildlife Management* 38: 54–66.
- Davidson, S. C., G. Bohrer, E. Gurarie, S. LaPoint, P. J. Mahoney, N. T. Boelman, J. U. H. Eitel, et al. 2020. "Ecological Insights from Three Decades of Animal Movement Tracking across a Changing Arctic." *Science* 370: 712–5.
- DeMars, C. A., M. Auger-Méthé, U. E. Schlägel, and S. Boutin. 2013. "Inferring Parturition and Neonate Survival from Movement Patterns of Female Ungulates: A Case Study Using Woodland Caribou." *Ecology and Evolution* 3: 4149–60.
- Descamps, S., J. Aars, E. Fuglei, K. M. Kovacs, C. Lydersen, O. Pavlova, Å. Ø. Pedersen, V. Ravolainen, and H. Strøm. 2017. "Climate Change Impacts on Wildlife in a High Arctic Archipelago–Svalbard, Norway." *Global Change Biology* 23: 490–502.
- Dion, J. R., J. M. Haus, J. E. Rogerson, and J. L. Bowman. 2019. "An Initial Performance Review of Vaginal Implant Transmitters Paired with GPS Collars." *Animal Biotelemetry* 7: 22.
- Dore, M. H. I. 2005. "Climate Change and Changes in Global Precipitation Patterns: What Do We Know?" *Environment International* 31: 1167–81.
- Duquette, L. S. 1988. "Snow Characteristics along Caribou Trails and within Feeding Areas during Spring Migration." *Arctic* 41: 143–4.
- Eira, I. M. G., C. Jaedicke, O. H. Magga, N. G. Maynard, D. Vikhamar-Schuler, and S. D. Mathiesen. 2013. "Traditional Sámi Snow Terminology and Physical Snow Classification—Two Ways of Knowing." *Cold Regions Science and Technology* 85: 117–30.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Björk, N. Boulanger-Lapointe, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, et al. 2012. "Plot-Scale Evidence of Tundra Vegetation Change and Links to Recent Summer Warming." *Nature Climate Change* 2: 453–7.
- Estes, R. D. 1976. "The Significance of Breeding Synchrony in the Wildebeest." *African Journal of Ecology* 14: 135–52.
- Fancy, S. G., and R. G. White. 1987. "Energy Expenditures for Locomotion by Barren-Ground Caribou." *Canadian Journal of Zoology* 65: 122–8.
- Festa-Bianchet, M., J. C. Ray, S. Boutin, S. D. Côté, and A. Gunn. 2011. "Conservation of Caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: An Uncertain Future." *Canadian Journal of Zoology* 89: 419–34.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. "Population Dynamics of Large Herbivores: Variable Recruitment with Constant Adult Survival." *Trends in Ecology & Evolution* 13: 58–63.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toigo. 2000. "Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores." *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 367–93.
- Gorelick, N., M. Hancher, M. Dixon, S. Ilyushchenko, D. Thau, and R. Moore. 2017. "Google Earth Engine: Planetary-Scale Geospatial Analysis for Everyone." *Remote Sensing of Environment* 202: 18–27.
- Gould, W. A. 2003. "Vegetation, Plant Biomass, and Net Primary Productivity Patterns in the Canadian Arctic." *Journal of Geophysical Research* 108: 8167.
- Griffith, B., D. C. Douglas, N. E. Walsh, D. D. Young, T. R. McCabe, R. G. White, R. D. Cameron, and K. R. Whitten. 2002. "Section 3: The Porcupine Caribou Herd." In *Arctic Refuge Coastal Plain Terrestrial Wildlife Research Summaries*, edited by D. C. Douglas, P. E. Reynolds, and E. B. Rhode, 8–37. Reston, VA: US Geological Survey, Biological Resources Division, Biological Science Report USGS/BRD/BSR-2002-0001.
- Guay, K. C., P. S. A. Beck, L. T. Berner, S. J. Goetz, A. Baccini, and W. Buermann. 2014. "Vegetation Productivity Patterns at High Northern Latitudes: A Multi-Sensor Satellite Data Assessment." *Global Change Biology* 20: 3147–58.
- Gunn, A. 2016. *Rangifer tarandus: The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. e.T29742A22167140. Gland: International Union for Conservation of Nature.
- Gunn, A., M. Hummel, and J. C. Ray. 2010. "Migratory Tundra Caribou." *Caribou and the North: A Shared Future* 240–67.
- Gunn, A., and F. L. Miller. 1986. "Traditional Behaviour and Fidelity to Caribou Calving Grounds by Barren-Ground Caribou." *Rangifer* 6: 151–8.
- Gurarie, E., M. Hebblewhite, K. Joly, A. P. Kelly, J. Adamczewski, S. C. Davidson, T. Davison, et al. 2019. "Tactical Departures and Strategic Arrivals: Divergent Effects of Climate and Weather on Caribou Spring Migrations." *Ecosphere* 10: e02971.
- Gustine, D., P. Barboza, L. Adams, B. Griffith, R. Cameron, and K. Whitten. 2017. "Advancing the Match-Mismatch Framework for Large Herbivores in the Arctic: Evaluating the Evidence for a Trophic Mismatch in Caribou." *PLoS One* 12: e0171807.
- Hagemoen, R. I. M., and E. Reimers. 2002. "Reindeer Summer Activity Pattern in Relation to Weather and Insect Harassment." *Journal of Animal Ecology* 71: 883–92.
- Hansen, B. B., Å. Ø. Pedersen, B. Peeters, M. Le Moullec, S. D. Albon, I. Herfindal, B. Sæther, V. Grøtan, and R. Aanes. 2019. "Spatial Heterogeneity in Climate Change Effects Decouples the Long-Term Dynamics of Wild Reindeer Populations in the High Arctic." *Global Change Biology* 25: 3656–68.
- Heard, D. C., T. M. Williams, and D. A. Melton. 1996. "The Relationship between Food Intake and Predation Risk in Migratory Caribou and Implications to Caribou and Wolf Population Dynamics." *Rangifer* 16: 37–44.
- Hepler, J. D. 2019. *Validating a Gps Collar-Based Method to Estimate Parturition Events and Calving Locations for Two Barren-Ground Caribou Herds*, 107 pp. Fairbanks, AK: University of Alaska.
- Høye, T. T., E. Post, H. Meltøfte, N. M. Schmidt, and M. C. Forchhammer. 2007. "Rapid Advancement of Spring in the High Arctic." *Current Biology* 17: R449–51.
- Huettner, F., and M. Sunder. 2012. "Axiomatic Arguments for Decomposing Goodness of Fit According to Shapley and Owen Values." *Electronic Journal of Statistics* 6: 1239–50.
- Ims, R. A. 1990. "On the Adaptive Value of Reproductive Synchrony as a Predator-Swamping Strategy." *The American Naturalist* 136: 485–98.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2015. "Climate Change 2014 Synthesis Report." https://epic.awi.de/id/eprint/37530/1/IPCC_AR5_SYR_Final.pdf.

- Isaksen, K., Ø. Nordli, B. Ivanov, M. A. Ø. Koltzow, S. Aaboe, H. M. Gjeltén, A. Mezghani, et al. 2022. "Exceptional Warming over the Barents Area." *Scientific Reports* 12: 9371.
- Joly, K., A. Gunn, S. D. Côté, M. Panzacchi, J. Adamczewski, M. J. Sutor, and E. Gurarie. 2021. "Caribou and Reindeer Migrations in the Changing Arctic." *Animal Migration* 8: 156–67.
- Joly, K., E. Gurarie, D. A. Hansen, and M. D. Cameron. 2021. "Seasonal Patterns of Spatial Fidelity and Temporal Consistency in the Distribution and Movements of a Migratory Ungulate." *Ecology and Evolution* 11: 8183–200.
- Joly, K., E. Gurarie, M. S. Sorum, P. Kaczensky, M. D. Cameron, A. F. Jakes, B. L. Borg, et al. 2019. "Longest Terrestrial Migrations and Movements around the World." *Scientific Reports* 9: 1–10.
- Joly, K., D. R. Klein, D. L. Verbyla, T. S. Rupp, and F. S. Chapin. 2011. "Linkages between Large-Scale Climate Patterns and the Dynamics of Arctic Caribou Populations." *Ecography* 34: 345–52.
- Joly, K., S. K. Wasser, and R. Booth. 2015. "Non-Invasive Assessment of the Interrelationships of Diet, Pregnancy Rate, Group Composition, and Physiological and Nutritional Stress of Barren-Ground Caribou in Late Winter." *PLoS One* 10: e0127586.
- Jönsson, K. I. 1997. "Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction." *Oikos* 78: 57.
- Keech, M. A., R. T. Bowyer, J. M. V. Hoef, R. D. Boertje, B. W. Dale, and T. R. Stephenson. 2000. "Life-History Consequences of Maternal Condition in Alaskan Moose." *The Journal of Wildlife Management* 64: 450–62.
- Kerby, J., and E. Post. 2013. "Capital and Income Breeding Traits Differentiate Trophic Match-Mismatch Dynamics in Large Herbivores." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368: 20120484.
- Laforge, M. P., M. Bonar, and E. Vander Wal. 2021. "Tracking Snowmelt to Jump the Green Wave: Phenological Drivers of Migration in a Northern Ungulate." *Ecology* 102: e03268.
- Le Corre, M., C. Dussault, and S. D. Côté. 2017. "Weather Conditions and Variation in Timing of Spring and Fall Migrations of Migratory Caribou." *Journal of Mammalogy* 98: 260–71.
- Leblond, M., M.-H. St-Laurent, and S. D. Côté. 2016. "Caribou, Water, and Ice—Fine-Scale Movements of a Migratory Arctic Ungulate in the Context of Climate Change." *Movement Ecology* 4: 1–12.
- Leclerc, M., M. Leblond, M. Le Corre, C. Dussault, and S. D. Côté. 2021. "Determinants of Migration Trajectory and Movement Rate in a Long-Distance Terrestrial Mammal." *Journal of Mammalogy* 102: gyab081.
- Lent, P. C. 1965. "Rutting Behaviour in a Barren-Ground Caribou Population." *Animal Behaviour* 13: 259–64.
- Lent, P. C. 1966. "Calving and Related Social Behavior in the Barren-Ground Caribou." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 23: 701–56.
- Loe, L. E., B. B. Hansen, A. Stien, S. D. Albon, R. Bischof, A. Carlsson, R. J. Irvine, M. Meland, I. M. Rivrud, and E. Ropstad. 2016. "Behavioral Buffering of Extreme Weather Events in a High-Arctic Herbivore." *Ecosphere* 7: e01374.
- Loe, L. E., G. E. Liston, G. Pigeon, K. Barker, N. Horvitz, A. Stien, M. Forchhammer, et al. 2021. "The Neglected Season: Warmer Autumns Counteract Harsher Winters and Promote Population Growth in Arctic Reindeer." *Global Change Biology* 27: 993–1002.
- Mallory, C. D., S. N. Williamson, M. W. Campbell, and M. S. Boyce. 2020. "Response of Barren-Ground Caribou to Advancing Spring Phenology." *Oecologia* 192: 837–52.
- Matsuura, Y., K. Sato, M. Suzuki, and N. Ohtaishi. 2004. "The Effects of Age, Body Weight and Reproductive Status on Conception Dates and Gestation Periods in Captive Sika Deer." *Mammal Study* 29: 15–20.
- McEwan, E. H., and P. E. Whitehead. 1972. "Reproduction in Female Reindeer and Caribou." *Canadian Journal of Zoology* 50: 43–6.
- McFarlane, K., A. Gunn, M. Campbell, M. Dumond, J. Adamczewski, and G. Wilson. 2016. "Genetic Diversity, Structure and Gene Flow of Migratory Barren-Ground Caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) in Canada." *Rangifer* 36: 1–24.
- Mysterud, A., K. H. Røed, Ø. Holand, N. G. Yoccoz, and M. Nieminen. 2009. "Age-Related Gestation Length Adjustment in a Large Iteroparous Mammal at Northern Latitude: Gestation Length Adjustment in Reindeer." *Journal of Animal Ecology* 78: 1002–6.
- Pan, C. G., P. B. Kirchner, J. S. Kimball, Y. Kim, and J. Du. 2018. "Rain-on-Snow Events in Alaska, their Frequency and Distribution from Satellite Observations." *Environmental Research Letters* 13: 075004.
- Parmesan, C. 2007. "Influences of Species, Latitudes and Methodologies on Estimates of Phenological Response to Global Warming." *Global Change Biology* 13: 1860–72.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. "A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems." *Nature* 421: 37–42.
- Peláez, M., J. Gaillard, K. Bollmann, M. Heurich, and M. Rehnus. 2020. "Large Scale Variation in Birth Timing and Synchrony of a Large Herbivore along the Latitudinal and Altitudinal Gradients." *Journal of Animal Ecology* 89: 1906–17.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Core Team. 2006. "nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models."
- Post, E., C. Pedersen, C. C. Wilmsers, and M. C. Forchhammer. 2008. "Warming, Plant Phenology and the Spatial Dimension of Trophic Mismatch for Large Herbivores." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 2005–13.
- R Core Team. 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rowell, J. E., and M. P. Shipka. 2009. "Variation in Gestation Length among Captive Reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*)." *Theriogenology* 72: 190–7.
- Russell, D. E., A. M. Martell, and W. A. C. Nixon. 1993. "Range Ecology of the Porcupine Caribou Herd in Canada." *Rangifer* 13: 1–168.
- Rutberg, A. T. 1987. "Adaptive Hypotheses of Birth Synchrony in Ruminants: An Interspecific Test." *The American Naturalist* 130: 692–710.
- Serreze, M. C., and R. G. Barry. 2011. "Processes and Impacts of Arctic Amplification: A Research Synthesis." *Global and Planetary Change* 77: 85–96.

- Sinclair, A. R. E., S. A. R. Mduma, and P. Arcese. 2000. "What Determines Phenology and Synchrony of Ungulate Breeding in Serengeti?" *Ecology* 81: 2100–11.
- Skogland, T. 1984. "The Effects of Food and Maternal Conditions in Fetal Growth and Size in Wild Reindeer." *Rangifer* 4: 39–46.
- Skoog, R. O. 1968. *Ecology of the Caribou (Rangifer tarandus granti) in Alaska*. Berkeley, CA: University of California.
- Swanson, D. 2017. "Trends in Greenness and Snow Cover in Alaska's Arctic National Parks, 2000–2016." *Remote Sensing* 9: 514.
- Taillon, J., P. S. Barboza, and S. D. Côté. 2013. "Nitrogen Allocation to Offspring and Milk Production in a Capital Breeder." *Ecology* 94: 1815–27.
- Thornton, P., M. Thornton, B. Mayer, Y. Wei, R. Devarakonda, R. Vose, and R. Cook. 2016. *Daymet: Daily Surface Weather Data on a 1-km Grid for North America, Version 3*. Oak Ridge, TN: ORNL DAAC.
- Vetter, S. G., T. Ruf, C. Bieber, and W. Arnold. 2015. "What Is a Mild Winter? Regional Differences in within-Species Responses to Climate Change." *PLoS One* 10: e0132178.
- Walker, P. D., A. R. Rodgers, J. L. Shuter, I. D. Thompson, J. M. Fryxell, J. G. Cook, R. C. Cook, and E. H. Merrill. 2020. "Comparison of Woodland Caribou Calving Areas Determined by Movement Patterns across Northern Ontario." *The Journal of Wildlife Management* 85: 169–82.
- Weladji, R. B., and Ø. Holand. 2003. "Global Climate Change and Reindeer: Effects of Winter Weather on the Autumn Weight and Growth of Calves." *Oecologia* 136: 317–23.
- Weladji, R. B., Ø. Holand, and T. Almøy. 2003. "Use of Climatic Data to Assess the Effect of Insect Harassment on the Autumn Weight of Reindeer (*Rangifer tarandus*) Calves: Effect of Insect Harassment on the Productivity of *Rangifer tarandus*." *Journal of Zoology* 260: 79–85.
- Whiting, J. C., D. D. Olson, J. M. Shannon, R. T. Bowyer, R. W. Klaver, and J. T. Flinders. 2012. "Timing and Synchrony of Births in Bighorn Sheep: Implications for Reintroduction and Conservation." *Wildlife Research* 39: 565–72.
- Witter, L. A. 2011. "Interrelationships between Weather, Parasitic Insects, and Barren-Ground Caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) Behaviour in Northwest Territories and Nunavut." PhD diss., University of Northern British Columbia.
- Zeng, H., G. Jia, and B. C. Forbes. 2013. "Shifts in Arctic Phenology in Response to Climate and Anthropogenic Factors as Detected from Multiple Satellite Time Series." *Environmental Research Letters* 8: 035036.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Couriot, Ophélie H., Matthew D. Cameron, Kyle Joly, Jan Adamczewski, Mitch W. Campbell, Tracy Davison, Anne Gunn, et al. 2023. "Continental Synchrony and Local Responses: Climatic Effects on Spatiotemporal Patterns of Calving in a Social Ungulate." *Ecosphere* 14(1): e4399. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4399>