

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE



Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2015

N°attribué par la bibliothèque

██

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Écologie

Présentée et soutenue publiquement par

Christie LE COEUR

Le 27 novembre 2015

**Stratégies d'histoire de vie chez un Sciuridé introduit, le
Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*)**

Sous la direction de : **Chapuis, Jean-Louis, Maître de Conférences ; Robert, Alexandre, Maître de Conférences et Baudry, Emmanuelle, Maître de Conférences**

JURY :

M. Sarrazin François	Professeur	UPMC, Paris, France	Président
Mme Cam Emmanuelle	Professeur	Université Toulouse 3, Toulouse, France	Rapportrice
M. Réale Denis	Professeur	Université du Québec, Montréal, Canada	Rapporteur
M. Boulinier Thierry	Directeur de Recherche	CEFE/CNRS, Montpellier, France	Examinateur
M. Chapuis Jean-Louis	Maître de Conférences	MNHN, Paris, France	Co-directeur de thèse
M. Robert Alexandre	Maître de Conférences	MNHN, Paris, France	Co-directeur de thèse
Mme Baudry Emmanuelle	Maître de Conférences	Université Paris Sud, Orsay, France	Co-directrice de thèse

Stratégies d'histoire de vie chez un Sciuridé introduit en France, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*)

Ce projet de doctorat a pour objectif principal d'étudier les stratégies d'histoire de vie au sein d'une population de Sciuridés hibernants à durée de vie courte, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*). Cette population introduite en Forêt de Sénart (Essonne, France) se caractérise par deux évènements de reproduction annuels, l'un au début du printemps, le second au début de l'été, et par une période d'hibernation. En s'appuyant sur un suivi individuel et mensuel effectué par capture-marquage-recapture depuis 2004, nous avons souhaité déterminer les patrons de variation et de covariation intra-annuels de traits liés aux composantes de la fitness, en fonction de la disponibilité en ressources alimentaires. Plus particulièrement, nous nous sommes intéressés à (i) caractériser les patrons saisonniers de variation des taux de survie ; (ii) spécifier les patrons de covariation intra-annuels entre l'investissement reproducteur des femelles aux deux évènements de reproduction et leur survie à court terme en fonction de la disponibilité des ressources ; (iii) comprendre l'influence de la variabilité temporelle des ressources sur la relation entre traits de tempérament et succès reproducteur annuel ; (iv) caractériser la fluctuation des ressources, à travers la variabilité interannuelle des productions de fruits des chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) et (v) décrire les patrons saisonniers de la variation des charges en tiques (Ixodidae) au sein de la population de tamias en fonction de caractéristiques intrinsèques des individus. Ce travail de thèse souligne le rôle important de l'hibernation sur les taux de survie et la stratégie reproductrice et met à jour la complexité des variations et covariations démographiques, en particulier (1) l'existence de nombreuses sources d'hétérogénéité démographique et comportementale, (2) l'existence d'un coût différé sur la survie associé à l'investissement reproducteur et (3) le rôle de la dynamique interannuelle des ressources alimentaires sur les patrons intra-annuels de survie et de reproduction.

Mots-clés : capture-marquage-recapture, chênes pédonculé et sessile, coût de la reproduction, ectoparasitisme (Ixodidae), hibernation, investissement reproducteur, lactation, *masting*, personnalité, ressources trophiques, tamia de Sibérie, traits d'histoire de vie, succès reproducteur annuel, survie, saisonnalité

Life history strategies in a population of Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in France

This thesis aimed at studying the life history strategies in an introduced population of a short-lived hibernating Sciurid, the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*). This population introduced to the Forest of Sénart (Essonne, France) is characterized by two reproductive seasons, in early spring and in early summer and a hibernation period. Based on an individual-based monthly capture-mark-recapture monitoring since 2004, we investigated the variation and covariation of life history traits according to resource availability. Specifically, we were interested in (i) characterizing seasonal patterns of variation in survival; (ii) specifying the intra-annual covariation between female reproductive investment at both breeding seasons and their survival depending on resource availability; (iii) understanding the influence of the temporal variation of resources on the relationship between a personality trait and the annual reproductive success; (iv) characterizing the fluctuation in resources, through the inter-annual variability of acorn productions (*Quercus petraea* and *Q. robur*) and (v) describing the seasonal variation in infestation by ticks (Ixodidae) according to the intrinsic characteristics of chipmunk hosts. This thesis highlights the prominent role of hibernation on the reproductive strategy and survival patterns and reveals complex demographic variation and covariation patterns. In particular, we discuss (1) the occurrence of numerous sources of demographic and behavioral heterogeneity, (2) the occurrence of a delayed reproduction cost on survival (3) the role of inter-annual resource dynamics on intra-annual survival and reproduction patterns.

Keywords: capture-mark-recapture, pedunculate and sessile oaks, cost of reproduction, ectoparasitism (Ixodidae), hibernation, reproductive investment, lactation, *masting*, personality, trophic resources, Siberian chipmunk, life history traits, annual reproductive success, survival, seasonality

Remerciements

Je souhaite remercier de tout cœur l'ensemble des personnes ayant contribué de près ou de loin à la réalisation et l'aboutissement de cette thèse, tant scientifiquement qu'humainement.

Je remercie tout d'abord l'ensemble des membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer ces travaux de thèse, **Emmanuelle Cam** et **Denis Réale**, en tant que rapporteurs ainsi que **Thierry Boulinier** et **François Sarrazin**, en tant qu'examineurs.

Merci à l'Office National des Forêts pour le financement de ces trois ans de thèse. Un grand merci à **Laurent Tillon** et **Patrice Hirbec** sans qui cette thèse n'aurait pas pu voir le jour.

Mes remerciements les plus chaleureux vont ensuite à mes directeurs de thèse, **Jean-Louis, Alexandre** et **Emmanuelle**. Merci pour votre confiance, votre soutien et pour la grande liberté que vous m'avez donné pour réaliser ma thèse. Vous m'avez fait partager votre expérience, vos nombreuses connaissances et votre passion pour votre travail. J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler sur ce projet, en apprenant énormément en trois ans grâce à vous trois. **Jean-Louis** je te remercie de m'avoir accueillie dans les meilleures conditions au sein de l'équipe écureuil, en stage puis en thèse. Merci pour tout ce que tu m'as appris et fait partager, pour tous tes conseils pertinents ainsi que ta bienveillance à mon égard en toute circonstance. Merci également pour tous les excellents moments passés sur le terrain. Ce terrain et ces données sont tellement chouettes ! Un grand merci **Alex** pour les nombreux conseils que tu as pu me donner, pour ton aide et ton encouragement dans les différentes étapes de ma thèse et pour ta vision toujours positive et rassurante. Mille mercis ! Merci **Emmanuelle** pour ta bonne humeur et ton enthousiasme débordant dès que l'on parle tamias ou tempérament ! C'est un chouette travail que l'on a pu faire tous ensemble (et ce n'est pas terminé !).

Merci également à l'ensemble des personnes avec qui j'ai eu la chance de travailler au cours de ma thèse. Un grand merci à **Benoît**, pour ton aide tout au long de cette thèse, tes nombreuses relectures et pour toutes nos discussions écureuils et autres sur le terrain ou dans le bureau ! Merci **Steph**, d'avoir pris le temps (2 ans !) pour que ces analyses de survie *Robust design* puissent aboutir ! Travailler avec toi (et tes blagues) fut un réel plaisir. Merci **Martin** d'avoir participé à l'aventure tamias & personnalité. C'était super de travailler avec toi, je te souhaite une très belle thèse au soleil à l'autre bout du monde ! Merci **Nicolas** pour t'être engagé dans l'aventure « glands ». Merci également à **Aliénor** et **Noëlle Bru** pour les coups de pouces dans les analyses spatiales ! Je remercie **Joël Conche** et **Manuel Nicolas** pour nos échanges et le partage des données du réseau ONF.

Merci aux chapuisettes, **Julie** (chapuisette n°1) la pionnière dans l'étude des tamias, je pense connaître ta thèse par cœur à force de l'avoir lue, c'est grâce à la qualité de ton travail que j'ai pu autant m'amuser dans le mien ! **Anne** (chapuisette n°2) pour m'avoir permis de faire faux bond aux tamias pour participer un peu à ton projet « écureuil roux » (on a commencé il y a 3 ans mais un jour, notre article sera publié, j'y crois !) et puis merci pour tes petites attentions en cette fin de thèse. En parlant d'écureuils roux, ce fût drôlement sympa de parler et travailler sur les écureuils roux avec toi **Célia**, et maintenant qu'on se croise régulièrement en

colloque, on peut se dire à bientôt alors. Bon courage dans ton projet « marmottes », sans stress, tes résultats sont supers !

A ceux qui ont participé à la bonne ambiance de terrain, merci à toute l'équipe ONF de la Faisanderie **Guy Spagnol, Fabrice, Camille et Emmanuelle** (parties pour d'autres aventures ONF) pour leur accueil et leur sympathie. Merci Guy pour toutes tes histoires incroyables !

Nadine Bernaud, merci de m'avoir accueillie au sein de ta classe de CE1-CE2 le temps d'un semestre pour effectuer ce projet d'accompagnement scientifique. Merci pour ton enthousiasme et la totale confiance que tu as su donner à mon travail et à mon approche avec les enfants. Je remercie bien évidemment les 25 petits apprentis chercheurs, pour leur sympathie, leur enthousiasme et leur curiosité indéfectible ! Chouette expérience.

Merci le CESCO et le Muséum

Merci à **Denis Couvet** et **Romain Julliard** de m'avoir accueillie au sein du laboratoire CESCO, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation.

J'ai eu la chance de rencontrer une multitude de personnes extraordinaires, le CESCO étant un concentré de bonne ambiance, de flux et d'échanges scientifiques et amicaux. C'est aussi une succession de départ et d'arrivée de thésards, de post-docs, de permanents. A mon tour de terminer l'aventure de la thèse mais ce n'est pas sans tous vous remercier !

Un grand merci à tous les anciens, les CERSP et les mi-CERSP/mi-CESCO partis depuis pour de nouvelles aventures un peu partout, merci à vous tous et tout particulièrement à **Nono** (depuis qu'on a découvert notre goût commun pour les olives, c'est pour la vie !), Steph (encore toi !), **Vincent** (copain d'escalade !), **Anne Mimette, super Gilles, Nico D., Alan et Pierre** (les soirées de la SFR me manquent !), **Hélène D., Hélène C., Lise** (pour nos échanges « survie & pigeons »). Un grand merci à **Aurélie** pour le meilleur des soutiens en fin de thèse, pour ta bonne humeur, pour m'avoir fait découvrir les recherches de Seligman & co sur la psychologie positive et pour notre amitié tout simplement. **Ariane**, j'ai réussi à terminer ma 3^{ème} année sans entendre ton rire si communicateur (ni ton souffle coupé à la PPG) car je savais bien que j'aurai de nombreuses autres occasions de le réentendre (toute une vie c'est long !). **Hortense**, un gros merci pour ta folie et ton enthousiasme débordant, ta présence me fait du bien.

Un merci à toute l'équipe ESA pour ces vacs (et colloque n'oubliions pas) californiennes incroyables ; **Ariane, Hortense, Nico, Jonathan, Clem, Gonzague, Alex, Céline, Romain**. Un jour je récupérerai les photos d'Hortense et je finirai ce film ;-)

Merci à tous ceux qui ont été présents tout au long de cette thèse et à ceux arrivés en cours de route (amusez-vous bien vous aussi et profitez à fond de votre thèse ou de votre post doc!) : **Leyli**, ma coupine de thèse, bientôt la fin pour toi aussi, plein de courage ! Après on part en vacs ;-) **Léa**, une Judith et un manuscrit de thèse en même temps, tu es trop forte ! **Reto**, un gros merci pour tous ces coups de pouce en fin de thèse ! **Martin**, merci pour tous nos échanges sur les thématiques photos, musique et Impressionnisme. Bientôt la prochaine

expo ! **Maud**, pour toutes les discussions aux pauses déjeuners. **Minh-Xuan**, à ton tour de débuter la thèse, hâte de connaître les 1ers résultats, ça va être fun ! **Marwa**, tu rentres aussi dans la team des doctorantes bébé + manuscrit, trop forte ! Et à toutes les **autres bouilles amicales du labo** (dans le désordre pour favoriser la mixité des bâtiments 61/135) avec qui j'ai eu grand plaisir à échanger et/ou trinquer à la bière de l'Edony ou du Connolly's : Colin, Nico, Emmanuelle, Clémentine, Charles, Nathalie, Marine, Aliénor, Fanny, Céline, Ana Cristina, Pauline, Agathe, Camila, Gabrielle, Zina, Caro, Anne-Caroline, Romain L., Simon, JB, François, Luc, Karine, Isa, Florence, Irène, Flavie, Sandrine, Christian, Sabine, Fred D., Fred J., Jean-François, Benoît F., Greg, Lisa, Diane, Pierre F., Romain P., Yves, Nélida, Roman et ceux que j'aurai oublié de nommer !

Merci à toute l'équipe du BDEM, **Fabien, Ninon, Leyli, Eva, Marine, Pierre, Malcolm** et tous les autres ! Longue vie au Young Natural History scientists Meeting !!

Merci à Serge pour m'avoir maintenue en forme et pleine de courbatures pendant cette thèse grâce à la **PPG**. Maintenant la moitié du labo y participe et est devenue inefficace le jeudi après-midi !

Merci à mes proches

Merci à ces merveilleux amis qui comptent tellement pour moi et qui, à défaut de tout comprendre au travail sur les tamias, m'ont toujours encouragé et soutenu : **Ophélie, Clairette** (même depuis l'Australie !), **Adrien, Diane la princesse, Adé, Hélène** (la coloc'!), **Adeline, Arnaud, Emma, Audrey, Alexandra** et à tous les autres qui ont ponctués cette thèse par leur présence et les bons moments partagés !

Merci infiniment à ma famille, pour votre amour et votre soutien depuis toujours. Un immense merci à mes parents, à ma **mère** la plus forte et la plus courageuse, qui me soutient plus que n'importe qui et à mon **père**, avec qui j'ai la chance de partager (entre autres) mon goût pour la nature. Merci à mes frères **Damien** et **Cédric** et à mes belles-sœurs **Clémentine** et **Anne-Laure**, les meilleurs qui existent ainsi qu'à toi, mon petit **Célian**.

Enfin merci à toi **Théo**, pour ta présence, ton humour, ta folie et ton soutien incroyable. Merci de m'avoir donné les meilleures conditions pour terminer cette thèse.

Table des matières

Introduction générale.....	11
I. Contexte théorique	13
A. Différences individuelles au sein des populations.....	13
B. Tactiques biodémographiques et compromis-évolutifs.....	13
C. Hétérogénéités individuelles	15
D. Influence des conditions environnementales.....	18
E. Stratégie d'histoire de vie à l'échelle taxonomique.....	20
F. Démographie évolutive et conservation	23
II. Le Tamia de Sibérie en Forêt de Sénart	24
III. Objectifs de la thèse	28
Chapitre I. Patrons de survie intra- et interannuels	31
Préambule.....	33
Article I	35
Discussion	75
Chapitre II. Covariation intra-annuelle entre survie et investissement reproducteur	77
Préambule.....	79
Article II	83
Discussion	117
Chapitre III. Trait de tempérament et pressions de sélection fluctuantes.....	119
Préambule.....	121
Article III.....	125
Discussion	141
Chapitre IV. Caractérisation du phénomène de « <i>masting</i> » chez les chênes pédonculés et sessiles en France	143
Introduction	145
A. Facteurs ultimes.....	145
B. Facteurs proximaux	146
C. Synchronie spatiale.....	149
D. Contexte et objectifs de l'étude	150
Matériels et méthodes.....	151
Résultats	155
Discussion	159
Chapitre V. Patrons saisonniers de la charge en tiques	169
Préambule.....	171

Article IV	175
Discussion	199
Discussion générale	201
Bibliographie	215

Introduction générale

I. Contexte théorique

A. Différences individuelles au sein des populations

Les individus appartenant à une même population sont intrinsèquement différents, tant par leurs caractères morphologiques, physiologiques, comportementaux que démographiques. Cette variabilité interindividuelle est la résultante d'interactions complexes entre les caractéristiques génétiques et les conditions environnementales expérimentées par les individus. Elles ne sont pas figées au cours de la vie des individus et influencent de manière différentielle leurs taux démographiques et ainsi leur valeur sélective (« fitness », c-à-d., mesure relative de la contribution d'un individu aux générations futures).

Ainsi, plusieurs études réalisées sur des populations de vertébrés en milieu naturel ont montré que les conditions rencontrées au cours du développement des individus sont susceptibles de générer sur le long terme des différences marquées de survie et de fécondité selon les cohortes de naissance (Metcalf & Monaghan 2001; Nussey et al. 2007a). Ces différences peuvent être associées à des contraintes externes, telles que la disponibilité des ressources alimentaires, mais aussi à des processus liés à la densité-dépendance lors de la naissance et/ou de la croissance (e.g., Nussey et al. 2007a), ainsi qu'à des contraintes liées par exemple aux caractéristiques maternelles (e.g., conditions corporelles) et aux soins parentaux, susceptibles eux-mêmes de fluctuer selon les conditions environnementales (Mousseau & Fox 1998; McAdam et al. 2002; Hewison et al. 2005).

Ces caractères intrinsèques (morphologiques, physiologiques, comportementaux, etc) et interdépendants constituent « les traits d'histoire de vie des individus » qui, en raison de contraintes écologiques et évolutives, vont co-varier les uns avec les autres et caractériser dans leur ensemble « les tactiques biodémographiques » (Stearns 1976). A l'échelle d'une population, d'une métapopulation ou de l'espèce, l'ensemble de ces tactiques individuelles va constituer les stratégies d'histoire de vie et caractériser le cycle de vie des organismes.

B. Tactiques biodémographiques et compromis-évolution

Selon le principe d'allocation optimale des ressources (Williams 1966; Levins 1968; Roff 1992; Stearns 1992), les traits d'histoire de vie, appelés également composantes biodémographiques individuelles, vont co-varier les uns avec les autres en raison de contraintes d'allocation des ressources. Pour survivre et se reproduire, tout individu a besoin

de matière et d'énergie qu'il lui faut répartir à travers différentes fonctions essentielles (croissance, reproduction, maintenance). Ces ressources étant limitées (par diverses contraintes intrinsèques et spatio-temporelles), la théorie prédit alors que l'allocation de l'énergie à l'une de ces grandes fonctions se fera au détriment d'une ou d'autre(s) grande(s) fonction(s). L'optimisation de l'allocation des ressources, via la maximisation de la valeur sélective des individus, est alors contrainte par des pressions sélectives, se traduisant par des compromis entre un ensemble de traits d'histoire de vie. Cette co-variation négative entre composantes biodémographiques fait référence à la notion de **compromis évolutifs** (Williams 1966).

L'un des compromis évolutifs les plus étudiés est celui du **coût de la reproduction** (Williams 1966) qui se traduit par un compromis entre la reproduction à un temps donné et d'autres traits comme la reproduction future, la survie ou la croissance.

Les coûts à la reproduction ont été étudiés à la fois *via* des approches expérimentales (e.g., manipulation de la taille de pontes ou de portées; Nilsson & Svensson 1996; Neuhaus 2000; Koivula et al. 2003) et *via* des corrélations phénotypiques (e.g., Huber et al. 1999; Lambin & Yoccoz 2001; Tavecchia et al. 2005) sur des populations en milieu naturel. Observés sur une grande gamme de taxons (Linden & Møller 1989; Miles et al. 2000; Reznick et al. 2000; Zera & Harshman 2001; Obeso 2002; Creighton et al. 2009), ces coûts à la reproduction en termes de croissance, de survie ou de reproduction futures sont liés aux dépenses énergétiques ainsi qu'à la prise de risque des individus (risques face à la prédation, au parasitisme par exemple) associée aux différentes étapes de la reproduction (recherche du partenaire sexuel, défense du territoire, accouplement, soins parentaux,...).

Cependant, ce compromis évolutif n'est pas toujours observé en milieu naturel. Une absence de corrélation négative entre traits (Hare & Murie 1992; Dudash & Fenster 1997; Descamps et al. 2009) ou même des patrons inverses de corrélation positive (détaillés en partie C) ont été observés dans de nombreuses populations.

Les modèles de van Noordwijk & de Jong (1986) théorisent l'existence de compromis évolutifs au sein d'une population en s'appuyant sur les différences interindividuelles en termes d'acquisition et d'allocation des ressources, résultant de leurs variabilités phénotypiques et/ou génétiques (Fig. 1a). Par exemple, l'isocline « b » égale à 0,25 (Fig. 1a) représente un génotype/individu pour lequel l'allocation des ressources est de 25% pour la survie et de 75% pour la reproduction, le patron d'allocation inverse étant observé à $b=0,75$. Ces deux isoclines sont considérées comme deux patrons d'allocation extrêmes entre lesquels

de nombreux patrons intermédiaires vont s'exprimer dans la population. Lorsque la variabilité relative en termes d'acquisition des ressources dans la population est plus grande que la variabilité en termes d'allocation (Fig. 1b), cela signifie que certains individus auront plus de ressources à allouer à la fois à leur survie et à leur reproduction relativement aux autres individus de la population (zone grisée, pente positive). A l'inverse, lorsque la variabilité dans l'allocation est plus forte que dans l'acquisition, la variabilité totale au sein de la population présente une pente négative (Fig. 1c, zone grisée). Ainsi, les individus diffèrent peu dans la quantité de ressources acquises mais ils diffèrent dans le « choix » d'allouer dans la reproduction et la survie. Investir plus dans la survie a pour conséquence une diminution des ressources allouées à la reproduction.

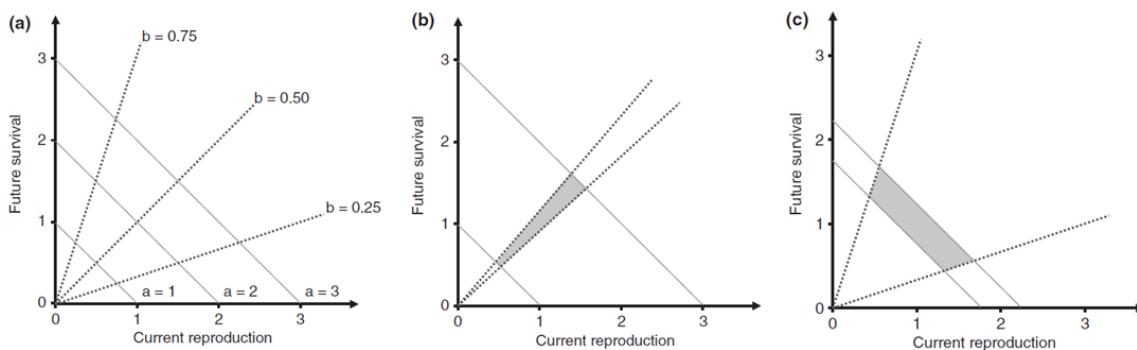


Figure 1 Modèles de van Noordwijk & de Jong (1986), reproduits par Hamel et al. 2010, expliquant, à travers (a) les différences individuelles en termes d'acquisition (isoclines « a ») et d'allocation des ressources (isoclines « b ») au sein d'une population, les corrélations positives (b) et négatives (c) potentielles entre traits d'histoire de vie, illustrées ici entre reproduction et survie future.

C. Hétérogénéités individuelles

En accord avec les modèles de van Noordwijk & de Jong (1986), il est possible d'observer des corrélations positives entre traits, résultant de l'hétérogénéité interindividuelle au sein d'une population. De nombreuses études réalisées en milieu naturel sur la notion de compromis évolutifs, et plus particulièrement ceux liés au coût de la reproduction, ont mis en évidence des corrélations positives entre traits ou composantes de la valeur sélective (Yoccoz et al. 2002; Mauck et al. 2004; Barbraud & Weimerskirch 2005; Sanz-Aguilar et al. 2008; Hamel et al. 2009a; Lescroël et al. 2009). Ainsi, chez le renne (*Rangifer tarandus*) et l'otarie à fourrure subantarctique (*Arctocephalus tropicalis*), il a été montré que les femelles qui se sont reproduites ont de plus grandes probabilités de survie et de reproduction l'année suivante que les femelles non reproductrices (Beauplet et al. 2006; Weladji et al. 2008).

Au sein d'une population, certains individus peuvent acquérir plus de ressources que d'autres et pourront par conséquent en allouer davantage à la reproduction sans que cela n'indue de surcoûts (Cam et al. 2002). Ces covariations positives seraient la résultante d'une hétérogénéité phénotypique présente au sein de la population, liée à l'âge, au sexe, à l'expérience, au statut social, aux conditions dans lesquelles se situe un individu à un temps donné (Curio 1983; Forslund & Part 1995; Cam & Monnat 2000; Mauck et al. 2004; Desprez et al. 2011), ainsi qu'à de l'hétérogénéité en termes de performances (qualité individuelle), certains individus étant plus performants que d'autres dans différents processus (comme la survie ou la reproduction). A l'échelle d'une population, la présence d'hétérogénéité individuelle peut alors masquer de potentiels compromis évolutifs.

➤ ***Exemple d'hétérogénéité individuelle et de patrons liés à l'âge***

Les traits d'histoire de vie d'un individu ne sont pas figés au cours de sa vie, ils vont varier tout au long de l'histoire de l'individu, façonnés par la stratégie d'histoire de vie adoptée par l'espèce et par les conditions environnementales expérimentées.

La sénescence, définie comme la diminution des performances d'un individu avec l'âge, peut s'exprimer par une diminution de la probabilité de survie et/ou par un déclin de la performance des traits impliqués dans le succès reproducteur (on parle respectivement de sénescence actuarielle et de sénescence reproductive ; Rose et al. 2012; Chantepie 2013). Dans un contexte associé aux coûts de la reproduction, on s'attendrait à ce que ceux-ci soient d'autant plus marqués pour les individus les plus âgés. Cependant, les différences de qualité individuelle au sein d'une population vont également varier avec l'âge, l'expérience (e.g., Forslund & Part 1995; Mauck et al. 2012) et peuvent, par un phénomène de disparition sélective (les individus de moins bonne qualité sont également ceux qui disparaissent à un âge plus précoce), masquer l'existence d'un patron de vieillissement sur la survie et les traits de reproduction (Vaupel et al. 1979; Cam et al. 2002; van de Pol & Verhulst 2006). Ainsi, la structuration en âge d'une population à un temps donné va fortement influencer l'expression des patrons populationnels de co-variation des composantes biodémographiques.

Nussey et al. (2007a) ont mis en évidence des différences de fécondité et de survie en fonction de l'âge des individus dans une population naturelle de cerf élaphe (*Cervus elaphus*, Fig. 2). Ils ont apporté une dimension supplémentaire à cette covariation, en montrant que l'hétérogénéité individuelle liée aux conditions environnementales expérimentées en début de

vie (ici par de la compétition intra spécifique pour les ressources) peuvent influencer les patrons de sénescence des femelles (fécondité et survie ; voir également Reed et al. 2008).

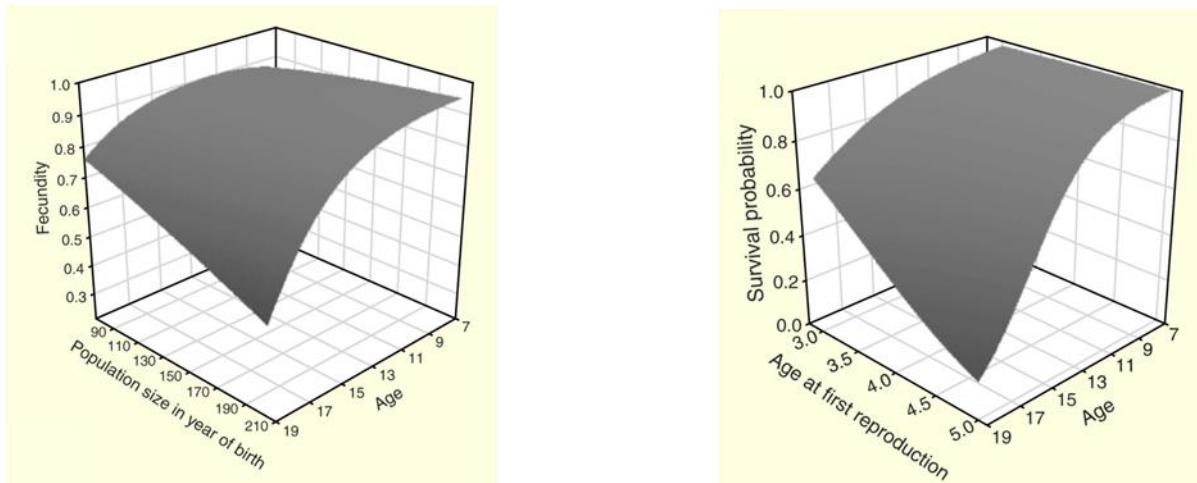


Figure 2 Influence des conditions environnementales expérimentées en début de vie sur la sénescence reproductive et actuarielle – effets direct et indirect de la compétition pour les ressources sur le processus de vieillissement chez les femelles de cerf élaphe de l'île de Rùm, Ecosse. Les femelles ayant expérimenté une forte compétition pour les ressources (forte densité intra spécifique) en début de vie présentent une sénescence reproductive plus rapide (figure de gauche) et, par effet indirect, en retardant l'âge de première reproduction, une sénescence actuarielle plus rapide (figure de droite) – issues de Nussey et al. 2007a.

➤ *Variations interindividuelles comportementales : exemple du tempérament*

Il a été mis en évidence, chez de nombreuses espèces de vertébrés, des différences entre individus dans leur propension à prendre des risques, particulièrement lorsqu'ils sont face à des situations nouvelles ou menaçantes (Gosling 2001; Dingemanse et al. 2003; Boon et al. 2007). Ces différences individuelles, par leur expression et leur persistance dans le temps et/ou entre contextes différents, sont définies comme des traits de personnalité ou de tempérament distincts (Gosling 2001; Réale et al. 2007). Les traits de personnalité sont classiquement regroupés en cinq catégories : l'activité, l'audace (réponse à des situations risquées), l'exploration (réponses à des situations nouvelles), l'agressivité et la socialité. Par exemple, certains individus d'une population vont systématiquement explorer plus leur environnement que d'autres et faire face à la nouveauté. Cela peut avoir des conséquences sur leur capacité et leur efficacité à trouver des ressources et à se reproduire mais également sur leur risque d'exposition au parasitisme ou à la prédatation (Dingemanse et al. 2002; Biro & Stamps 2008; Hollander et al. 2008; Patterson & Schulte-Hostedde 2011).

Comprendre comment ces variations de tempérament soumises à sélection (plusieurs études ayant montré une part de variance génétique et d'hérédité dans les traits de tempérament ; Dingemanse et al. 2002, Réale et al. 2007) se maintiennent au sein d'une population est une des problématiques suscitant depuis peu un grand intérêt parmi les écologues et les évolutionnistes spécialistes du comportement.

Bien que les processus sous-jacents soient encore mal connus, les hypothèses émises les rapportent principalement (i) aux pressions de sélection fluctuantes causées par la variabilité environnementale, (ii) à la sélection fréquence dépendante et (iii) aux compromis évolutifs (Wolf et al. 2007; Biro & Stamps 2008; Dammhahn 2012; Montiglio et al. 2014).

Plusieurs études ont mis en évidence que différents traits de tempérament, ou la covariation entre plusieurs traits, pouvaient affecter l'expression des traits d'histoire de vie et des composants de la fitness (Fig. 3 ; Réale et al. 2000; Dingemanse et al. 2003; Dingemanse & Réale 2005; Smith & Blumstein 2008; Patterson & Schulte-Hostedde 2011; Wolf & Weissing 2012; Bergeron et al. 2013).

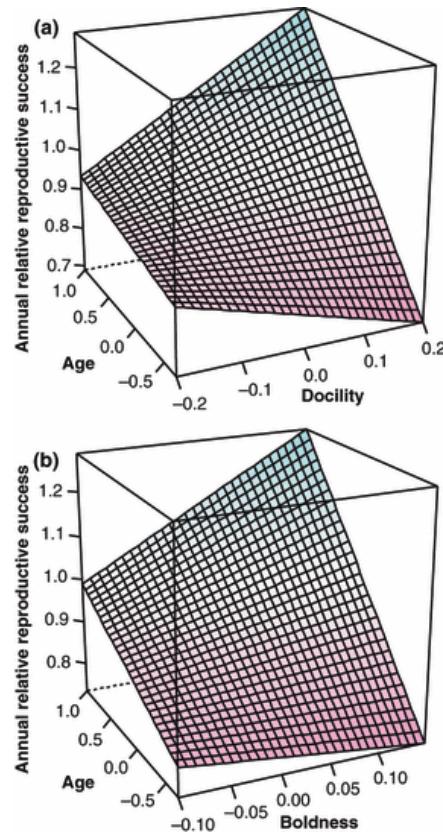
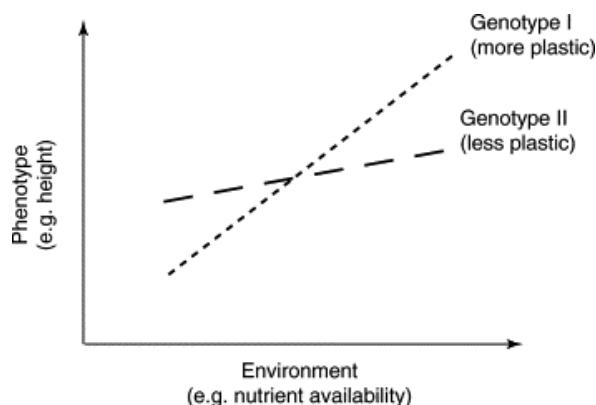


Figure 3 Covariation entre succès reproducteur annuel et traits de personnalité, « docilité » (a) et « audace » (b) chez le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) ; Réale et al. 2009.

D. Influence des conditions environnementales

Qualité individuelle et compromis d'allocation entre composants de la fitness (e.g., coût de la reproduction) peuvent être fortement modulés par les variations spatiales et temporelles de l'environnement (Toïgo et al. 2002; Török et al. 2004). Dans des conditions favorables, le coût de la reproduction n'est pas forcément détectable chez les individus de qualité, d'âge ou d'expérience donnés (Tavecchia et al. 2005), et peuvent ne devenir apparents que sous certaines conditions environnementales, notamment lorsqu'elles sont défavorables (densité élevée, faibles ressources, forte pression de préation; (e.g., Festa-Bianchet et al. 1998; Neuhaus 2000; Barbraud & Weimerskirch 2005; Tavecchia et al. 2005; Nevoux et al. 2007)..

Ainsi, un changement dans les conditions environnementales, tel que la disponibilité des ressources et les conditions climatiques, peut induire des ajustements individuels des traits morphologiques, comportementaux et d'histoire de vie : on parle alors de plasticité phénotypique (Stearns & Koella 1986; Walther et al. 2002; Nussey et al. 2007b; Tully & Ferrière 2008; Dingemanse et al. 2010). Cette capacité des individus à modifier leurs traits d'histoire de vie en réponse aux conditions qu'ils rencontrent, apparaît indispensable au maintien de leur population (Nussey et al. 2007b). L'étude de cette plasticité phénotypique à travers la caractérisation de la variabilité individuelle par « normes de réaction » (i.e., réponse phénotypique à des environnements variables) est essentielle à la recherche, tant d'un point de vue démographique qu'évolutif. Cela permet (i) de comprendre les interactions entre phénotypes, génotypes (existence ou non de variation génétique additive dans la plasticité phénotypique, i.e, potentiel évolutif ; Pigliucci 2005) et conditions environnementales (Fig. 4 et 5), (ii) de comprendre comment et pourquoi les individus se différencient dans leurs réponses aux variations climatiques et (iii) comment une telle hétérogénéité individuelle affecte les taux démographiques et la valeur sélective des individus (Angilletta et al. 2003; Nussey et al. 2007b) et, de manière subséquente, la dynamique des populations (Pelletier et al. 2007).



TRENDS in Ecology & Evolution

Figure 4 Illustration de plasticité phénotypique au sein d'une population simplifiée à deux génotypes (Pigliucci 2005). Les normes de réactions (i.e., réponse phénotypique à des environnements variables) sont représentées en pointillé pour chaque génotype. La pente des deux normes de réaction diffère dans l'espace phénotype-environnement, traduisant de la variabilité génétique dans les normes de réaction.

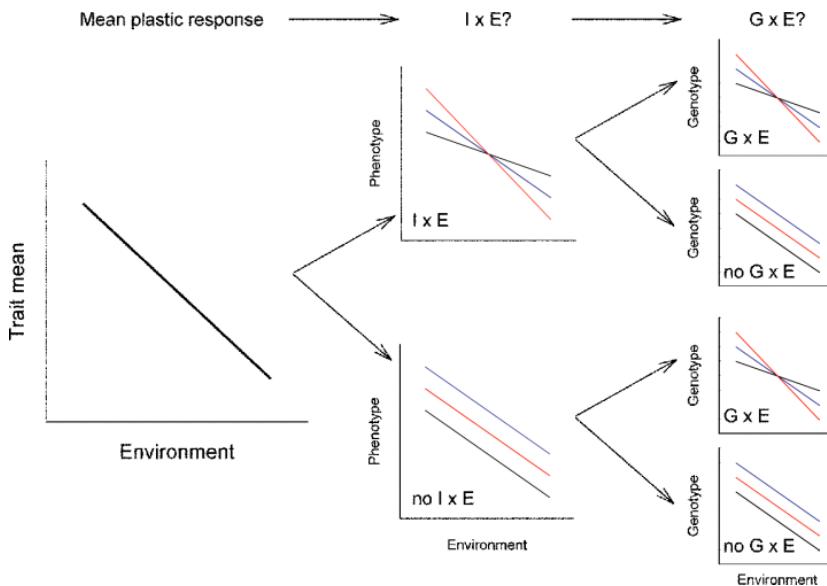


Figure 5 Plasticité phénotypique de traits d'histoire de vie labiles à travers trois niveaux d'imbrication : réponses au niveau de la population à un environnement donné (graphe le plus à gauche), pouvant être expliquées (ou non) par la variation individuelle de plasticité face à cet environnement ($I \times E$) et pouvant être accompagnées ou non par de la variance génétique additive de la plasticité ($G \times E$) ; (Nussey et al. 2007b)

E. Stratégie d'histoire de vie à l'échelle taxonomique

Plusieurs théories ont été développées afin de caractériser et quantifier les patrons de covariation et de sélection des traits d'histoire de vie à l'échelle de l'espèce, et ce en s'appuyant sur une grande gamme de taxons. Ainsi, à travers des analyses comparatives, les espèces ont été discriminées selon différents critères :

- La dichotomie de modalités de reproduction « itéropares – sémelpares» (Cole 1954) opposant les organismes dont la reproduction est multiple au cours de leur vie (itéropares) à ceux pour qui la reproduction est unique (sémelpares) ;
- gradients de stratégies associées à l'adaptation d'une espèce à son environnement et à sa stabilité, les « stratégies r et K » (MacArthur & Wilson 1967; Pianka 1970). On les définit schématiquement aux extrémités d'un continuum par (i) des stratégies opportunistes, caractérisées par de forts taux de croissance et de colonisation, sélectionnées dans des environnements instables (stratégie r) et (ii) des stratégies favorisant des taux de croissance et de colonisation faibles, sélectionnées dans les environnements stables (stratégie K). Les notions de stratégies r et K sont cependant perçues comme incomplètes face à la diversité des stratégies observées en nature (Stearns 1992; Reznick et al. 2002) ;
- plus récemment, le continuum « lent-rapide », une fois corrigé par la masse corporelle et la phylogénie, distingue à ces extrémités les espèces longévives avec un faible taux de

reproduction (stratégie « lente ») des espèces à durée de vie courte et avec un fort taux de reproduction (stratégie « rapide » ; Stearns 1983; Gaillard et al. 1989; Promislow & Harvey 1990; Bielby et al. 2007). Contrairement à un gradient simple, le continuum est défini par la covariation de différents traits (comme la fécondité et la longévité ; Jeschke & Kokko 2009).

Hamel et al. (2010) reprennent cette notion de continuum « lent-rapide » en s'appuyant sur les modèles et prédictions de van Noordwijk & de Jong précédemment décrits, afin d'en tirer des patrons théoriques sur le coût de la reproduction au sein des mammifères. Ils intègrent par rapport à ces modèles la notion supplémentaire que les composantes de la valeur sélective (e.g., reproduction, survie) et l'ensemble des traits d'histoire de vie associés sont eux-mêmes susceptibles de varier face à un changement donné des conditions environnementales, et ce de manière différente selon le gradient « lent-rapide » (Fig. 6).

Chez une espèce à durée de vie courte (stratégie d'histoire de vie « rapide » : rongeurs, Fig. 6), l'investissement dans la reproduction est supposé important à chaque événement de reproduction. Ainsi, face à un changement donné des conditions environnementales, il est attendu pour ce type d'organisme, une forte variabilité du taux de survie, alors que l'investissement reproducteur sera fort, peu variable, et pourra être coûteux en termes de survie à court terme (Fig. 6). Le patron inverse est attendu chez les espèces longévives, dites à stratégies d'histoires de vie « lente ». Ces patrons théoriques associent deux postulats importants. Premièrement, le compromis évolutif entre reproduction et survie future doit être plus marqué qu'entre reproduction actuelle et future chez les espèces « rapides ». Deuxièmement, la variabilité des composantes de la fitness face à un changement de conditions environnementales peut être soit faible (e.g., cas de la reproduction chez les rongeurs, Fig. 6d ; phénomène de canalisation environnementale; Gaillard & Yoccoz 2003), soit forte (e.g., cas de la survie, Fig. 6c).

La variabilité dans l'expression des traits d'histoire de vie entre individus au sein d'une population reflète l'interdépendance entre la stratégie d'histoire de vie spécifique de l'espèce et les conditions environnementales expérimentées par la population à un moment donné. Ainsi, deux mécanismes s'opposent simultanément. Par sélection naturelle, l'adoption d'une stratégie d'histoire de vie (e.g., « lente » *versus* « rapide ») va contraindre le potentiel de variation dans la majorité des traits (Stearns 1976), mais les réponses plastiques des individus

face au changement temporel de l'environnement vont à l'inverse augmenter cette variabilité dans les traits (si les réponses plastiques sont elles-mêmes variables).

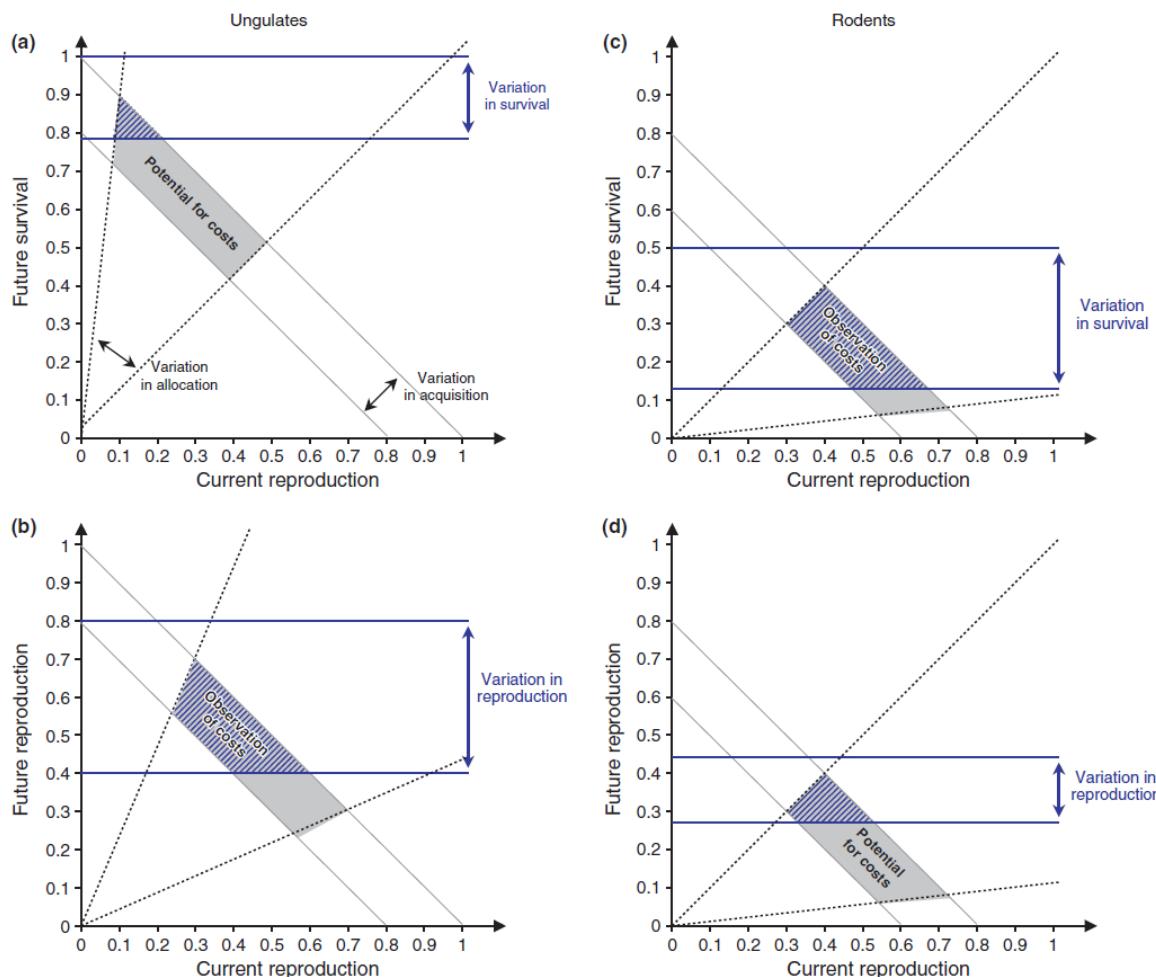


Figure 6 Investissement relatif entre reproduction versus survie future (a et c) et reproduction future (b et d) à partir des modèles de van Noordwijk & de Jong 1986, basés sur la variation en termes d'acquisition et d'allocation des ressources ainsi que la variabilité en termes de composantes de la valeur sélective (en bleu), chez les ongulés (a et b) et les rongeurs (c et d). Issu de : Hamel et al. 2010.

Face aux changements saisonniers de l'environnement, les individus doivent optimiser l'allocation de leurs ressources entre maintenance, croissance et reproduction au cours du temps. Face aux baisses saisonnières des ressources alimentaires, l'hibernation ou la migration vers des environnements plus favorables, sont des stratégies adaptatives couramment observées chez de nombreux taxons le long du continuum « lent-rapide » (Geiser & Ruf 1995; Inouye et al. 2000; Humphries et al. 2003; Dingle & Drake 2007). Ces adaptations peuvent être perçues comme des stratégies de maximisation de la survie lorsque les conditions sont peu favorables, bien que la migration ou l'hibernation constituent des processus parfois coûteux et risqués. Le succès de ce type de stratégie dépend alors du bilan

énergétique entre énergie disponible et coût engendré. Ainsi, l'énergie nécessaire à l'hibernation ou à la migration peut être stockée sous forme de graisses dans les tissus adipeux ou sous forme de réserves de denrées alimentaires (dans le cas de l'hibernation seulement ; Humphries et al. 2003). L'accumulation de réserves énergétiques suffisantes est ainsi fortement dépendante des ressources disponibles en amont des évènements saisonniers de migration ou d'hibernation.

Chez les mammifères hibernants, et plus particulièrement ceux de petite taille, l'hibernation serait associée à une meilleure survie, à un ralentissement des processus de vieillissement et ainsi à une augmentation de la longévité (Wilkinson & South 2002; Humphries et al. 2003; Turbill et al. 2011, 2012). Par conséquent, de tels patrons sont susceptibles d'affecter les prédictions de stratégies d'histoire de vie décrites précédemment chez les espèces de mammifères hibernants et à durée de vie courte.

F. Démographie évolutive et conservation

Au regard de ce contexte théorique, il apparaît que les patrons populationnels sont la résultante même de la variabilité individuelle des tactiques biodémographiques et que ces dernières sont liées à des composantes interdépendantes d'ordres génétique, phénotypique et environnemental. Etudier la combinaison des processus démographiques, évolutifs et écologiques sous-jacents à l'association complexe des traits d'histoire de vie, à l'échelle de l'individu et de la population, est ainsi essentiel à la compréhension du fonctionnement global des populations, et de leurs réponses face à la variabilité des conditions environnementales.

Outre les intérêts écologique et évolutif de ces problématiques, de nombreux travaux ont caractérisé la relation entre composantes biodémographiques dans un contexte de conservation, lié à la viabilité des populations et leur risque d'extinction (Robert et al. 2015), leur adaptation face aux changements climatiques (Inouye et al. 2000; Stevenson & Bryant 2000; Stenseth et al. 2002; Walther et al. 2002; Gienapp et al. 2008; Senapathi et al. 2011; Doxa et al. 2012) et à d'autres modifications environnementales d'origines anthropiques (e.g., tourisme, Kerbiriou et al. 2009).

Ces problématiques de démographie évolutive et de conservation sont couramment abordées à l'aide de suivis longitudinaux de populations en milieu naturel (Clutton-Brock & Sheldon 2010). Ces suivis fournissent un cadre d'étude permettant de caractériser finement les différences individuelles (phénotypiques et génétiques) liées (i) au sexe et à la variabilité en

termes d'investissement reproducteur, (ii) aux effets d'âge et de classes au sein de la population (e.g., regroupement des individus selon leur condition physique, leur cohorte, etc) et (iii) aux changements des conditions environnementales.

II. Le Tamia de Sibérie en Forêt de Sénart

Dans ce cadre théorique, ce projet de thèse se focalise à la fois sur les différences individuelles, les phénomènes de variation et covariation entre traits, la variabilité temporelle de l'environnement et sur l'interrelation de l'ensemble de ces processus au sein d'une population. Ce projet s'appuie sur un modèle d'étude et un suivi temporel individuel singuliers, apportant un intérêt tout particulier à l'étude de ces processus.

Le tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*) Laxmann, 1769, est un Sciuridé originaire d'Asie, vendu dans les animaleries d'Europe en tant que « NAC » (Nouveaux Animaux de Compagnie) depuis les années 1960. Avec 22 populations observées dans la nature à partir du début des années 1970, le tamia de Sibérie est, avec l'écureuil gris d'Amérique du Nord (*Sciurus carolinensis*), l'espèce exotique de Sciuridés la plus répandue en Europe : en 2011, 11 populations étaient naturalisées en France, deux en Allemagne, trois en Italie et en Belgique, une aux Pays-Bas et en Suisse (Chapuis et al. 2011). A ce jour, la population présente en Forêt de Sénart (Essonne, France) est la seule population en Europe et dans son aire d'origine faisant l'objet d'un suivi démographique sur le moyen terme.

Par son statut d'espèce introduite, le tamia a fait l'objet d'un suivi régulier à une échelle temporelle fine dans cette forêt périurbaine d'Île-de-France, afin de déterminer les modalités d'établissement et de colonisation de cette espèce, ses traits d'histoire de vie dans ce nouvel environnement et les conséquences de sa présence sur les plans écologique et sanitaire (Marmet 2008; Marsot 2011). Peu de travaux ont été réalisés sur cette espèce dans son aire d'origine, excepté au Japon, sur l'île d'Hokkaido (Kawamichi et al. 1987; Kawamichi 1989, 1996; Kawamichi & Kawamichi 1993a, 1993b).

En Forêt de Sénart, cette espèce se caractérise par une saisonnalité forte dans son histoire de vie, marquée par deux événements de reproduction, l'un au début du printemps, le second au début de l'été, et une longue période d'hibernation, de 5 à 6 mois, la durée variant selon le sexe et l'âge des individus. Les juvéniles issus de ces deux cohortes atteignent leur maturité sexuelle au printemps suivant l'année de leur naissance. Les patrons de reproduction intra- et interannuels sont très variables tant à l'échelle de l'individu que de la population (voir

chapitre II), apportant ainsi une dimension intéressante dans l'étude des stratégies reproductives et biodémographiques chez ce rongeur hibernant.

Ce modèle d'étude est d'autant plus remarquable que le suivi temporel de cette population est lui aussi caractérisé par un pas de temps infra-annuel couplé à un effort important de captures, permettant ainsi d'étudier finement les variations et covariations entre traits d'histoire de vie et composants de la fitness aux regards des trois évènements majeurs de son histoire de vie, les reproductions printanière et estivale et l'hibernation.

Le suivi individuel par capture-marquage-recapture mensuel a été initié en 2004 (avec une année test de capture en 2003) sur le site d'étude 'La Faisanderie' (14 hectares, Fig. 9 et 10), à raison d'une ou de deux sessions de 3 à 5 jours de capture par mois, de mars à octobre (période d'activité du tamia ; Fig. 7 et 8, voir le suivi en détail ci-dessous), permettant le marquage de 1466 tamias au cours de 10324 évènements de captures sur la période 2004-2014.



Figure 7 Suivi par capture-marquage-recapture de la population de tamias de Sibérie en Forêt de Sénart (site d'étude 'La Faisanderie'). Les individus sont capturés à l'aide de pièges de type Sherman (au centre) et marqués lors de leur première capture à l'aide d'un transpondeur (Fig. de gauche) et d'une bague auriculaire. Méthode d'évaluation de la densité en tiques dans le milieu avec la méthode du « drapeau » (à droite ; Pisano et al. 2010).

Lors de leur première capture, le sexe et l'âge des individus sont notés. L'âge est déterminé d'après la masse du tamia et la période de capture. Quatre catégories d'âges ont été différenciées : adultes, jeunes de la cohorte du printemps (J1), jeunes de la cohorte de l'été (J2) et âge indéterminé. Les tamias sont marqués avec un transpondeur et une bague auriculaire numérotée. Lors de chaque recapture, l'animal est identifié (par son transpondeur et/ou sa bague), pesé, examiné puis relâché sur le lieu de sa capture. L'examen des individus consiste à caractériser i) le stade de reproduction des femelles (état de la vulve : femelles en oestrus ou en anoestrus ; état des mamelles : peu à très visibles, illustrant le stade de lactation) et des mâles (testicules en position scrotale ou abdominale), ii) le cortège en ectoparasites : présence-absence d'acariens (tiques, aoûtats), nombre de puces et de tiques. La charge en

tiques est estimée par le dénombrement, à l'aide de lunettes grossissantes (X3), des larves, nymphes et adultes localisés sur la tête (oreille, crâne, pourtour des yeux, cou), partie du corps abritant la très grande majorité des tiques (Pisanu et al. 2010). Lors des premières années de l'étude, puces et tiques ont été collectées pour identification : 7 espèces de puces ont été identifiées, dont principalement *Ceratophyllus sciurorum* (Pisanu et al. 2008), et 3 espèces de tiques dont environ 95 % d'entre elles appartiennent à l'espèce *Ixodes ricinus* (Vourc'h et al. 2007; Pisanu et al. 2010).

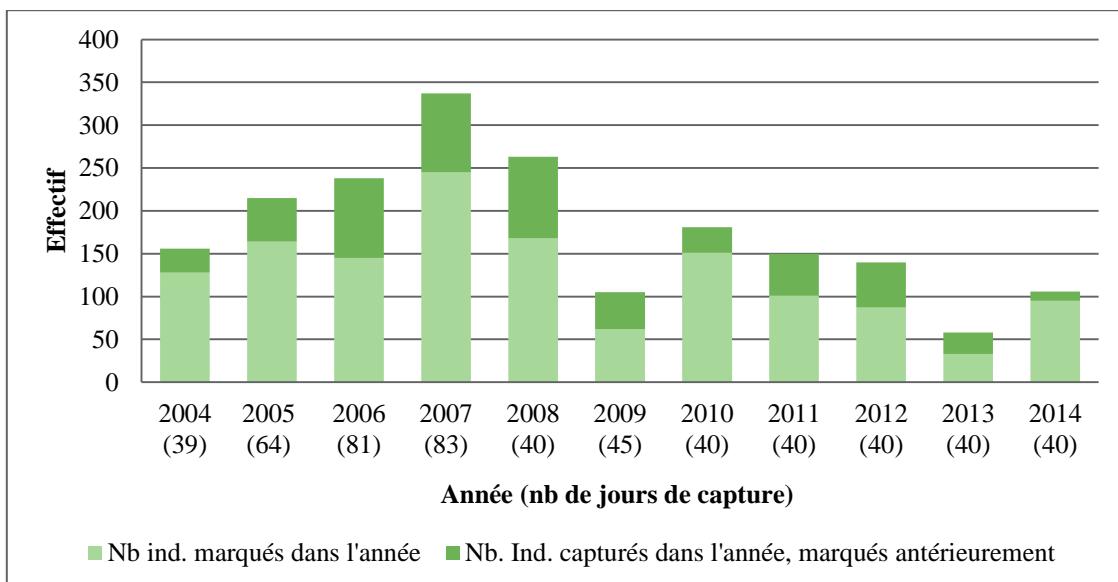


Figure 8 Nombre total de tamias de Sibérie marqués et capturés en fonction de l'année dans la population étudiée sur le site d'étude ‘La Faisanderie’ en Forêt de Sénart. Entre parenthèse : effort de capture (nombre total de jours de capture dans une année).

En parallèle aux sessions de piégeage, un suivi temporel de certaines conditions environnementales a été effectué sur le site d'étude : (i) une estimation de la densité en tiques dans les deux types d'habitats du site, à partir de 2005 (Pisanu et al. 2010) et (ii) une mesure de l'abondance des ressources alimentaires disponibles avant et après hibernation depuis 2007, à travers un indice de fructification des chênes sessiles (*Quercus petraea*) et pédonculés (*Q. robur*) et du charme (*Carpinus betulus*), principales ressources alimentaires du tamia au début de l'automne, et par une estimation de la biomasse en glands au sol à la fin de l'hiver (février-mars).

➤ Le suivi par capture-marquage-recapture :

- En 2003, 60 pièges de type Sherman ont été disposés dans le parc afin de marquer le maximum d'individus. Les individus, appâtés avec du beurre d'arachide et des graines de

tournesol, ont été piégés au cours de 19 occasions de capture regroupées en sessions de 1 à 3 jours toutes les 1 à 2 semaines selon les mois.

- En 2004, 80 pièges ont été distribués de manière homogène (distants d'environ 30 m) sur le site d'étude. Ils ont été ouverts cinq jours par mois, trois jours consécutivement durant la première quinzaine, puis deux jours au cours de la seconde.
- Depuis 2005, afin d'agrandir la zone d'étude, 24 pièges périphériques ont été ajoutés aux 80 pièges déjà présents. Ce maillage sera le maillage définitif du dispositif de piégeage : 104 pièges distribués de manière homogène sur une surface de 14 ha (Fig. 10). De 2005 à 2007, les pièges ont été ouverts trois jours consécutifs durant la première quinzaine, puis cinq jours consécutifs au cours de la seconde.
- Depuis 2008, le dispositif de piégeage a été appliqué cinq jours consécutifs par mois.

Les pièges sont ouverts à l'aube, avant l'entrée en activité des tamias, relevés 3 à 4 fois par jour, et fermés le soir en fin d'activité.

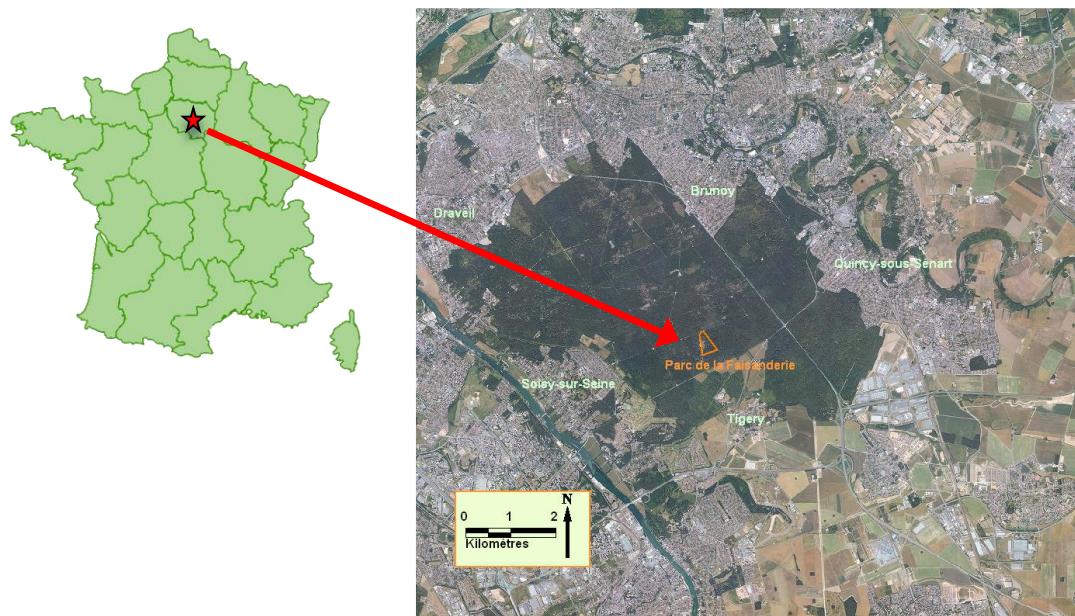


Figure 9 Localisation du site d'étude ‘La Faisanderie’ en Forêt de Sénart (chênaie-charmaie, 3200 ha, 22km au sud-est de Paris)

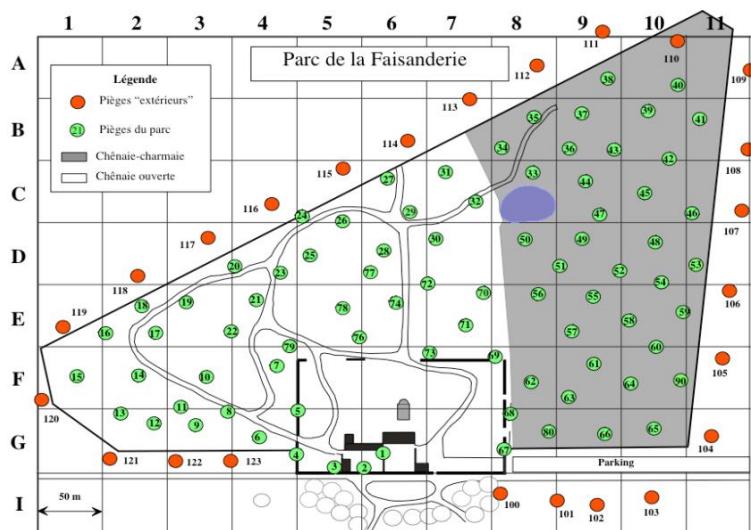


Figure 10 Description de la zone d'étude ‘La Faisanderie’ et localisation des 104 piéges utilisés pour le suivi par capture-marquage-recapture. D'une superficie de 14 ha, ce site clôturé est composé de bâtiments entourés d'une pelouse et de murs de pierres (1,5 ha), et d'une partie boisée (12,5 ha) subdivisée en une chênaie-charmaie ouverte (6 ha) et d'une chênaie-charmaie fermée (6,5 ha).

III. Objectifs de la thèse

Fort des connaissances théoriques sur les traits d'histoire de vie et leurs associations, et de notre appréhension du cycle de vie et de la biologie du tamia de Sibérie introduit en Forêt de Sénart, cette thèse a pour objectif de **comprendre les stratégies d'histoire de vie** au sein de cette population de Sciuridés hibernants à durée de vie courte. Je me suis attachée à **caractériser les patrons de variation et de covariation intra-annuels de traits liés aux composantes de la fitness, en fonction de la fluctuation de la disponibilité des ressources alimentaires**. Les résultats de ces recherches ont été organisés en cinq chapitres, présentés sous la forme d'articles (deux étant publiés, un troisième étant soumis pour publication et deux autres étant en préparation). Chaque partie présente donc ses propres sections (introduction, matériels et méthodes, résultats et discussion), ainsi que les informations supplémentaires en annexe.

Dans **la première partie (Article I)**, je me suis intéressée à caractériser les patrons saisonniers de variation des **taux de survie** en fonction (i) des trois composantes majeures de l'histoire de vie des tamias : la reproduction printanière, celle estivale, et l'hibernation, et (ii) de l'hétérogénéité individuelle observable au sein de la population, intégrant des effets de l'âge, du sexe et de la saison de naissance (printemps ou été) sur la survie des tamias.

Cette problématique a été abordée à partir des questions suivantes :

- La survie des tamias varie-t-elle selon les saisons, au printemps et en été, et durant la phase d'hibernation, en automne-hiver ?
- Les patrons de survie sont-ils liés au sexe et à l'âge des tamias et comment ceux-ci varient-ils aux trois périodes d'étude ?
- Les deux événements de reproduction, printanier et estival, affectent-ils différemment la survie des deux cohortes de juvéniles pendant leur année de naissance et ultérieurement, à l'âge adulte ?

Dans **une deuxième partie (Article II)**, à l'aide d'une approche multi-états, j'ai souhaité caractériser les patrons de covariation intra-annuels entre **l'investissement reproducteur des femelles** aux deux événements de reproduction, estimé selon leur statut de lactation, et **leur survie à court terme**.

En s'appuyant sur l'observation interannuelle des pics de lactation des femelles et des pics d'émergence des juvéniles à chaque événement de reproduction, les questions abordées ont été les suivantes :

- Peut-on détecter un coût de la reproduction *via* l'investissement reproducteur des femelles aux deux saisons de reproduction sur leur survie et les transitions entre « états » individuels (i.e., allaitante *versus* non allaitante) au cours de l'été et de l'hiver (période d'hibernation) ?
- Existe-t-il un coût cumulé de l'investissement reproducteur aux deux événements de reproduction, et cela, selon l'âge des femelles (jeunes femelles adultes de 1^{ère} année versus femelles de 2 ans et plus) ?
- Les patrons intra-annuels de covariation entre survie et investissement reproducteur varient-ils en fonction de la disponibilité en ressources trophiques ?

La troisième partie (Article III) est consacrée aux différences comportementales interindividuelles, liées au tempérament. Plus particulièrement, cette partie a été axée sur les mécanismes sous-jacents au maintien des variations d'un trait de personnalité au sein d'une population en relation avec des pressions de sélection fluctuantes associées à de l'hétérogénéité environnementale.

Ce sujet a été abordé au travers des questions suivantes :

- La « trappabilité » (ou « capturabilité », propension des individus à entrer dans les pièges), peut-elle être une mesure du tempérament (consistante pour un individu et variable entre

les individus dans la population), opposant les individus au tempérament timide à ceux plus audacieux (indice de « *boldness* ») ?

- Les pressions de sélection fluctuantes liées à l'hétérogénéité de la disponibilité des ressources trophiques expliquent-elles le maintien de la variation des traits de tempérament au sein de la population de tamias ?

La quatrième partie de cette thèse concerne plus particulièrement la fluctuation des ressources, à travers les productions de fruits des chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) et au phénomène de « masting », caractérisé par une reproduction synchronisée entre individus et hautement variable entre années (Koenig et al. 1996). Cette étude s'éloigne du contexte local de la population de tamias à Sénart pour étudier plus largement le phénomène de « masting » chez ces espèces de chênes à l'échelle de la France, sur lequel peu d'informations étaient disponibles jusqu'alors.

Deux grandes questions structurent ce chapitre :

- En s'appuyant sur les connaissances concernant le « masting » et aux facteurs proximaux expliquant ce phénomène, la première question vise à comprendre si, en France, un signal environnemental d'ordre climatique est corrélé aux productions de fruits des chênes ;
- Existe-t-il de la synchronie spatiale inter-populations dans les patrons de reproduction des chênes ?

Dans **une cinquième et dernière partie (Article IV)**, j'ai décrit les patrons saisonniers de la variation des charges en tiques (Ixodidae) au sein de la population de tamias en fonction de caractéristiques intrinsèques des individus (âge, sexe et saison de naissance), une fois prise en compte la variation interannuelle de ces charges. Ceci dans l'objectif de comprendre les patrons d'agrégation entre individus hôtes (c-à-d, l'hétérogénéité individuelle liée à des différences d'exposition et de sensibilité des tamias au parasitisme), susceptibles d'affecter de manière directe ou indirecte leurs taux démographiques et leur covariation.

Chapitre I.

Patrons de survie intra- et interannuels

Préambule

Les principales sources de variation des taux démographiques et ainsi de la dynamique des populations (Lande 1993) sont liées aux fluctuations spatio-temporelles de l'environnement (May 1974). A cette variabilité s'ajoutent des patrons de variation individuelle des traits d'histoire de vie, résultants de contraintes évolutives et écologiques (Cam et al. 2002).

Ce premier chapitre vise à caractériser finement les patrons saisonniers de variation des taux de survie au sein de la population de tamias de Sibérie en fonction (i) des trois composantes majeures de leur histoire de vie : la reproduction printanière, la reproduction estivale et l'hibernation, et (ii) de l'hétérogénéité individuelle observable au sein de la population, intégrant des effets de l'âge, du sexe et de la saison de naissance (printemps ou été).

Ce chapitre constitue une première étape dans l'étude des patrons de survie. Nous souhaitions travailler sur l'ensemble des individus capturés (l'étude présentée dans le chapitre II, par exemple, ne considère que les femelles adultes de la population), en tenant compte des différentes classes d'individus, du cycle de vie, et en bénéficiant de la plus grande quantité de données issues du suivi par capture-marquage-recapture.

Sans dimorphisme sexuel marqué, le tamia présente un système de reproduction dit de promiscuité et de type « *scramble competition* », faisant référence à la compétition entre mâles lors de la recherche active des femelles réceptives (Marmet et al. 2012). Le premier évènement de reproduction a lieu au début du printemps et le second au début de l'été (Marmet 2008), conduisant à l'émergence des juvéniles de leur terrier de naissance fin avril - fin mai pour la portée du printemps et fin août - fin septembre pour la cohorte estivale. A l'automne, les juvéniles entrent plus tardivement en hibernation que les adultes, notamment les juvéniles issus de la cohorte estivale.

Pour tenir compte au mieux du cycle de vie des tamias et pour pallier aux biais d'estimation des paramètres démographiques liés aux évènements clés de ce cycle (entrée/sortie d'hibernation et émergence des jeunes réparties sur plusieurs semaines), nous avons sélectionnés les sessions de capture des mois d'avril, juin et août de 2004 à 2013 pour traiter cette problématique à l'aide de modèles de survie de type *Robust Design* (Pollock 1982; Kendall et al. 1997).

Résumé

La plupart des études démographiques effectuées sur des populations animales en milieu naturel se sont intéressées à caractériser les variations de la mortalité en fonction de caractéristiques intrinsèques (e.g., âge, sexe) et environnementales (e.g., en lien avec la variabilité spatio-temporelle). Cependant, une telle variation de la mortalité a rarement été corrélée à celle des composants majeurs d'histoire de vie des individus (par exemple, la reproduction, la dispersion, la migration ou l'hibernation), en raison de la difficulté à analyser ces processus à une échelle de temps suffisamment fine.

Au cours de cette étude, nous avons utilisé les données de capture-marquage-recapture collectées mensuellement pendant 10 ans sur une population introduite d'un rongeur hibernant, le tamia de Sibérie, afin d'étudier les patrons de survie intra- et interannuels en fonction de facteurs intrinsèques et extrinsèques dans cette population. Nous avons mis l'accent sur la comparaison entre trois composantes majeures de l'histoire de vie des tamias : les deux phases de reproduction (printemps, été) et la phase d'hibernation.

Nos résultats mettent en évidence une forte variabilité des taux de survie en fonction de l'âge et du sexe des individus, des saisons et des années, ainsi que de fortes interactions entre caractéristiques intrinsèques et covariables temporelles. Nous observons 1) une forte survie mensuelle pendant la phase d'hibernation ; 2) une mortalité accrue des mâles pendant la période de reproduction ; 3) une survie différente des juvéniles lors de leur premier hiver selon leur saison de naissance, sans autre conséquence une fois atteint l'âge adulte ; 4) à l'échelle interannuelle, une meilleure survie hivernale lors des années à forte disponibilité en ressources trophiques et à faibles densités en individus avant la phase d'hibernation.

Nos résultats confirment que les patrons de variabilité interannuelle et interindividuelle de la mortalité sont fortement variables en fonction des saisons, ces dernières étant elles-mêmes associés à des composantes distinctes de l'histoire de vie (reproductions, hibernation).

Article I

Inter-annual and inter-individual variations in survival exhibit strong seasonality in a hibernating rodent

Christie Le Cœur¹, Stéphane Chantepie^{1,2}, Benoit Pisanu¹, Jean-Louis Chapuis¹, Alexandre Robert¹

Adresses

¹ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France.

² Université Grenoble Alpes, Laboratoire d'Écologie Alpine, CNRS, Grenoble, France

Keywords: mark-recapture - *Tamias sibiricus* - seasonal survival – hibernation - male-biased mortality

[Soumis à *Oecologia*]

Abstract

Most research on the demography of wild animal populations has focused on characterizing the variation in the mortality of organisms as a function of intrinsic and environmental characteristics. However, such variation in mortality is difficult to relate to functional life history components (e.g., reproduction, dispersal, hibernation), due to the difficulty in monitoring biological processes at a sufficiently fine time-scale.

In this study, we used a 10-year individual-based dataset with an infra-annual time scale to investigate both intra- and inter-annual survival patterns according to intrinsic and environmental covariates in an introduced population of a small hibernating rodent, the Siberian chipmunk. We compared three distinct periods related to particular life history events: spring reproduction, summer reproduction and hibernation. Our results revealed strong interactions between intrinsic and temporal effects.

First, survival of male chipmunks strongly decreases during the reproduction periods while survival is high and equal between sexes during hibernation. Second, the season of birth affects the survival of the juveniles during their first hibernation, which does not have long-lasting consequences at the adult stage. Third, at an inter-annual scale, we found that high food resource availability before hibernation and low chipmunk densities specifically favour subsequent winter survival. Overall, our results confirm that the well-known patterns of yearly and inter-individual variation of mortality observed in animals are themselves strongly variable within a given year, suggesting that they are associated with various functional components of their life history.

Introduction

The mortality risk faced by wild animals depends on their intrinsic conditions (e.g., age-related experience, body condition, quality of immune system; e.g., Forslund & Part 1995; Chantepie et al. 2015; Théoret-Gosselin et al. 2015), their instantaneous energetic requirements, which vary according to the life history component that they are experiencing, such as reproduction or migration (e.g., Clutton-Brock 1988; Kirkwood & Rose 1991), and their exposure to extrinsic sources of mortality (e.g., adverse climatic conditions, disease, predation; e.g., Coulson et al. 2001). Thus, understanding the processes underlying mortality requires to characterize the variations in mortality of organisms as a function of their characteristics (e.g., young vs. old, male vs. female), their conditions (e.g., spatial or temporal variation, e.g., habitat, resource availability) and their actions (e.g., foraging, breeding, dispersing, migrating, hibernating, etc.), which requires in turn to monitor biological processes at a sufficiently fine time-scale (e.g., Grant et al. 2005; Kraus et al. 2008; Hardouin et al. 2012; Hardouin et al. 2014). Recent demographic studies have shown that precise information on individual statuses can be used to gain insight into the relationships between mortality and some functional life history components. For example, the relationship between reproduction and mortality can be approached through comparisons between the survival of breeders and non-breeders using multi-state modelling (Robert et al. 2012). However, such approaches (i) require data on individual statuses, which are often lacking; (ii) do not allow for the study of fine timing (e.g., seasonal pattern) of mortality if sampling is conducted at a larger time scale (e.g., an annual time step); and (iii) cannot be used if no variance exists within the population with respect to the life history component of interest (e.g., if all individuals in the population breed, migrate or hibernate).

In virtually all natural environments, the biology and ecology of organisms are affected by climatic seasonality leading to seasonal variations in life history components and cyclicity in iteroparous organisms that can live several years. In such species, a long-term survival assessment conducted at an appropriate infra-annual time scale is a method of gaining insight into the processes associated with mortality, notably by understanding (1) how intra-annual patterns of mortality vary between seasons prominently associated with particular components of the life history (e.g., breeding, migration, hibernation); (2) how specific seasonal variation in biotic (e.g., abundance of resources, inter-specific interactions) and abiotic factors (e.g., changes in local meteorological conditions) affect patterns of mortality across seasons (e.g., Aars & Rolf 2002; Rödel et al. 2004); and (3) how these intra-annual variations contribute to

overall mortality and its inter-annual variation (e.g., Kraus et al. 2008; Kerbiriou et al. 2009; Duriez et al. 2012; Leyrer et al. 2013; Noël et al. 2013; Radchuk et al. 2014).

In mammals, the energetic investment of reproduction is particularly important in females during gestation and lactation (Gittleman and Thompson 1988), as well as for males, from their mating behaviour (including male-male competition, energy and time expenditure to locate and mate with females; e.g., Lane et al. 2010). In relation with finite internal energy reserves (Stearns 1989; Roff 1992; Stearns 1992), energy allocation to reproduction is predicted to be costly and may involve fitness costs, such as a decrease in short- and long-term fecundity or survival (e.g., Descamps et al. 2009; Hamel et al. 2010). Such investments and associated costs induce a seasonality of breeding at the most energetic favourable periods, particularly in temperate latitudes (Bronson 2009). The high-energy cost of reproduction events contrast with hibernation, which is in temperate-zone mammals generally regarded as an energy-saving strategy to survive seasonal periods of energy shortage (harsh climatic condition, food or water shortage), ensuing from pre-hibernal energy storage (body fat reserves and/or food storage; Humphries, Thomas & Kramer 2003) and/or hibernal metabolic depression (Heldmaier 1989; Wang 1989). Although physiological costs are involved in torpor and arousal patterns (e.g., decreased immunocompetence; Prendergast et al. 2002), the hibernation period seems to be associated with high monthly survival probabilities over winter, compared with the active season, and appears to have a positive effect on the lifespan of mammal hibernators (Wilkinson and South 2002; Humphries et al. 2003; Turbill et al. 2011).

In the present study, we examine both intra- and inter-annual survival patterns in a small iteroparous mammal, with an emphasis on three contrasting seasons related to particular life history events: reproduction (2 seasons) and hibernation. Although reproduction and hibernation are hypothesized to affect the seasonal pattern of survival, surprisingly few studies have attempted to assess the survival rates of free-living mammals during both the active and hibernation seasons (e.g., Bieber et al. 2012; Bergeron et al. 2013). To tackle this question, we analysed capture-mark-recapture data collected over 10 years, with an infra-annual resolution on the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*), a small mammalian hibernator introduced to an oak-hornbeam forest in France. In its introduced area, this species is characterized by two reproductive seasons (in early spring and early summer) and a hibernation period (from September-October to March); the beginning, the emergence and the duration depend on individual age and sex, as well as environmental conditions in which

individuals hibernate in underground burrows with stored-food (mainly tree seeds; Chapuis et al. 2011).

We first quantify the inter- and intra-annual variation in survival of the Siberian chipmunks in relation to age and sex. Because the timing of births can affect survival (e.g., Feder et al. 2008), we examined whether spring-born and summer-born juveniles differ in their probability to survive the first hibernation period, as well as in their survival rates as adults (after the first winter). Second, we focus on the potential influence of environmental conditions on seasonal patterns of survival, including the effects of local meteorological conditions, food availability prior to hibernation, population density and winter groundwater height, used as an index of potential death-related burrow-flooding.

We predict that the mortality probability per unit of time will be lower during the hibernation period than during the reproductive periods, and we test whether this seasonal pattern will be influenced by age, sex and/or birth season. Because chipmunks do not rely on the same resources in the different seasons, the inter-annual differences in survival are expected to vary between seasons (i.e., we predict an interaction between seasons and years on survival). Additionally, we hypothesize that food availability and chipmunk density before the hibernation period, as well as the meteorological conditions and high groundwater height in winter, are likely to influence survival during and immediately after hibernation (for resource availability only).

Material and methods

Study species

Siberian chipmunks *Tamias sibiricus* are short-lived, ground-dwelling, solitary and sedentary sciurids native to Asia that have been introduced to Europe to be sold as pets since the 1960s (Chapuis et al. 2009). Siberian chipmunk populations were observed a decade later in several European suburban forests and urban parks, including eleven settled populations recorded in France (Chapuis et al. 2009; Pisanu et al. 2013).

In France, chipmunks hibernate from September-October to February-March (the beginning, the emergence and the duration depend on individual age and sex, as well as environmental conditions; Chapuis et al. 2011) and can reproduce twice a year. They use a single burrow to hibernate and several burrows during the year. This promiscuous species exhibits a scramble competition mating system with a mating season extending from the hibernation emergence date until the first half of July with two peaks in births: one in the spring (i.e., mainly in April

with juveniles emerging from their birth burrow from May to early June) and the second in the summer (i.e., mainly in July with emergence from late August to September; Marmet et al. 2012). All juveniles were classified as either “spring-born” or “summer-born” juveniles. Regardless of the birth season, individuals become sexually mature in their second year (after their first hibernation) without sexual size dimorphism. Consequently, individuals were considered as adults the year following their birth. Before entering hibernation, adults and juveniles stored food (tree fruits: *Quercus spp.*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium*) within their burrows, providing energy reserves during the hibernation period, characterized by repeated arousals from torpor (Chapuis et al. 2009). In the summer, the chipmunk diet is wide-ranging and mainly composed of insects (e.g., Coleoptera, Lepidoptera), fruits (e.g., cherry, hazelnut, blackberry) and herb seeds (Chapuis et al. 2009).

Study site and monitoring

Population monitoring has been conducted since 2004 at the site ‘La Faisanderie’ (14 ha; 48°39’N, 02°29’E), located in the temperate Forest of Sénart (3200 ha), 22 km south-east from Paris, France. The study area consisted of three main types of habitats: a 6-ha semi-open oak grove (herbaceous layer: 90%, shrubby layer: 5%, arboreal layer: 60% dominated by *Quercus robur* and *Q. petraea*), a 6.5-ha closed oak-hornbeam grove (herbaceous layer: 10%, shrubby layer: 30%, arborescent layer: 90% dominated by *Q. robur*, *Q. petraea*, and *C. betulus*), and a mix of grassland and buildings representing an additional 1.5 ha (Marmet et al. 2009).

The population has been monitored using capture-mark-recapture methods. Throughout the study site, chipmunks were live-trapped in baited Sherman traps during their main activity period from March to October. A grid consisting of 80 geo-localized traps was used in 2004 and was surrounded by 24 extra traps during the subsequent years (see description in Marmet et al. 2009). Two monthly capture sessions were performed at 15-day intervals, each consisting of 3 and 2 consecutive trapping days in 2004 and 3 and 5 consecutive days between 2005 and 2007. From 2008 onward, only a 5-day long trapping session was conducted each month. At first capture, individuals were ear-tagged and implanted with a subcutaneous transponder chip (Marmet et al. 2009). At each trapping event, the date and trap location were recorded, as well as the chipmunk identity. Body mass, age (adult or juvenile, based on the date of capture and body mass), birth season (spring-born or summer-born chipmunks) and sex were also noted at the first capture of an individual in a trapping session. Some

individuals could not be aged and were assigned as undetermined for age and birth season. After being handled, the chipmunks were released at their point of capture.

Environmental factors

Due to the lack of data at our study site prior to 2006, we used an ordinal mean acorn production index in nearby forests covering the 2004-2013 period (National Forests Office, unpublished data; Online Resource 1), which was related to both the oak fructification index and the averaged spring acorn biomass in our study site (acorn index categories: 0: none or few acorns/small crop size, 1: medium, and 2: large crop size; Online Resource 1). Due to the wide range of potential dietary items in summer, resource availability could not be quantified. Then, spring temperatures were used as a cue to identify the availability of resources in the summer, because temperature is a main driver of many developmental processes, including plant development (Badeck et al. 2004). Additionally we used monthly mean temperatures and precipitations (Météo-France data, Melun-Villaroche station), along with groundwater height measured by piezometry (BRGM data, Montereau-sur-le-Jard station), which were used as proxy for local meteorological data as no data were available on our study site in Sénart Forest, located approximately c.15 km northwestern far (Online Resource 1). From capture-recapture, the monthly densities of chipmunks (adults and juveniles for each sex separately) in April, June, and July were estimated from spatially explicit capture-recapture models (SECR, Efford et al. 2009). Age and sex were accounted for in SECR models because of known distinct space use behaviours (Marmet et al. 2009; Marmet et al. 2011; Marmet et al. 2012), which may have affected both capture probabilities and movement scales. We also tested for individual learned response to specific traps (Marsot et al. 2013), which has been found a consistent behaviour for chipmunks in our population (Boyer et al. 2010; Le Coeur et al. 2015b). Estimated densities for each sex were then summed for each age (Online Resource 1).

Survival analysis using Huggin's robust design

We analysed capture history data collected from 2004 to 2013 with Huggins's closed capture models within the robust design framework (Huggins 1989; Kendall et al. 1997; Hines et al. 2003). All models were performed in the program MARK (White and Burnham 1999), which was accessed through the R (R Core Team 2014) package RMark v. 2.1.6-1 (Laake and Rexstad 2014). Such design provided a precise estimation of survival rates by controlling for unbiased capture and recapture probabilities and taking temporary migration into account (Kendall et al. 1997). Five parameters were estimated, including survival (S), first capture (p),

recapture (c), temporary emigration (γ'') and temporary immigration ($1-\gamma'$) probabilities. Unlike Pollock's (1982) robust design, abundance parameter (N) is computed as a derived parameter (i.e., outside the likelihood) from estimated capture probabilities and observed data (i.e., number of captures). One advantage of these models is that chipmunk hibernation can be modelled as temporary emigration (see Kendall et al. 1997; Kendall & Bjorkland 2001).

In relation to important life history components (hibernation, first and second reproductions), April, June and August were selected as three primary sessions per year. Each of these primary sessions consisted of 3 (in 2004) or 5 (from 2005) trapping days at the beginning of each month, hereafter referred to as secondary trapping sessions.

Type	Notation	Description	Parameters
Temporal	t	Full-time dependance	S, γ', γ''
	sess	Session effect	p, c
	year	Year effect	$S, p, c, \gamma', \gamma''$
	seas	Season effect	$S, p, c, \gamma', \gamma''$
	2seas	Only two seasons: active season VS. the fall-winter	S
Group	sex	Sex effect	$S, p, c, \gamma', \gamma''$
	b	Birth season effect (spring-born and summer-born individuals)	$S, p, c, \gamma', \gamma''$
	a	Age effect - juveniles and adults (> year of birth)	S, γ', γ''
	juvbs	Effect of birth season on juveniles only	S
	.	No effect. Constant parameter	$S, p, c, \gamma', \gamma''$
Temporary migration	Markovian	Markovian temporary emigration	γ', γ''
	Random	Random temporary emigration	γ', γ''

Table 1. Description and notation of temporal and group effects used in Huggin's robust design models. Parameters, for which a detailed effect was tested, are listed and correspond to survival (S), capture (p), recapture (c), temporary emigration (γ'') and temporary immigration ($1-\gamma'$) probabilities.

Then, the full sampling design was composed of 30 primary sessions involving 144 secondary trapping sessions, resulting in 1,962 capture records (recaptures of an individual occurring the same day were not included) of 526 individually marked chipmunks (individuals with known age, sex and birth season only; see details in Online Resource 1) along the 10-year monitoring study (2004-2013). Six groups were defined according to the sex, age (juvenile or adult; individuals of undetermined age were not considered) and birth season (spring-born or summer-born individuals; individuals with unknown birth season, i.e., marked as adult or undetermined age, were not considered) of chipmunks. Four hundred and ten chipmunks were marked as spring-born juveniles and 116 as summer-born juveniles. In addition, inter and/or intra-annual variations (i.e., year, season and full-time variabilities) were tested as additive or interaction terms for the five estimated parameters. Based on this model design, we defined three seasons, spring (April-June), summer (June-August) and fall-winter (August-April). Because a full interaction general model would be over-parameterized, the most general model that was considered included interactive effects of year, season, sex, age and birth

season for S , γ'' and $(1-\gamma')$, interactive effects of session, sex and birth season for recapture probabilities c , and interactive effects of sex and birth season for first capture probabilities p (see description and notations in Table 1). To allow for the comparison of estimates between seasons, we specified uneven time-interval between sampling occasions (expressed in numbers of months), such that S , γ' and γ'' are expressed as monthly probabilities (unless specified otherwise). Parameters values are given as the mean \pm standard error (SE).

Model selection was based on the Akaike's Information Criterion adjusted for small sample size (AICc; Burnham & Anderson 2002). As a general approach, we started model selection by testing temporal and group effects and their interaction on capture and recapture probabilities, then used the most-parsimonious models of p and c to model the emigration parameters (γ' and γ'') and finally the survival probabilities (the complete set of models tested is available in Online Resource 2). Random and Markovian temporary emigration were both tested in this analysis (i.e., for random and Markovian movement respectively: the probability of moving between availability states between primary occasions i and $i+1$ is independent/conditional on the state of the individual at time $i-1$; Kendall et al. 1997).

Goodness-of-fit testing

Prior to model selection, the capture-mark-recapture dataset was tested for any violations of the assumptions under the robust design (see details in Online Resource 3). Both the closure assumption within primary sessions (i.e., the population is assumed closed to additions and deletions within a primary session) and the detection of individual heterogeneity in capture probabilities were tested with the software CloseTest (Stanley and Burnham 1999) and CAPTURE (Rexstad and Burnham 1992), respectively. Because Goodness-of-Fit (GoF) tests have not been developed for the robust design, we used two different approaches to test the fit of our data. First, the GoF of the general model was tested using the approach based on cell-pooling contingency tests implemented in the software RDSURVIV (Kendall and Hines 1999). No overdispersion was revealed ($c\text{-hat} = 1$). Second, we tested the fit of data to an open population model using U-CARE (Choquet et al. 2009), which indicated 'underdispersion' ($c\text{-hat} = 0.45$). We thus applied a conservative approach for variance adjustment (i.e., $c\text{-hat}=1$; Online Resource 3; Cooch & White 2014).

Temporal covariates

Starting from the most parsimonious model, we tested whether the variation in environmental covariates including, i) local meteorological variables (based on mean seasonal temperatures and precipitations during the three time intervals related to the sampling design), ii)

environmental conditions (groundwater height, resource availability from oak fructification index) and iii) chipmunk densities (juveniles and adults), were related to the variation in survival probabilities based on ANODEV (Skalski et al. 1993; see models tested in Online Resource 4, with a significance threshold fixed at $\alpha=0.05$). An alternative modeling considering a composite covariate derived from a Principal Component Analysis on the three temporal covariates (oak fructification index, mean air temperature in fall-winter and population density in July) was performed and yielded similar results (Online resource 5).

Life expectancy

Mean annual survival rates estimated for each age-class (juveniles and adults, noted as “a”) were used to estimate adult life expectancy depending on the sex and birth season (noted as “b”) of chipmunks ($LE=-1/\ln(\phi_{(a*b+sex)}^{\text{annual}})$). Alternatively, more precise estimates of life expectancy at the emergence from the birth burrow were computed based on stochastic simulations, using monthly survival estimates and taking into account the difference in the duration of the “juvenile stage” between spring-born and summer-born individuals (i.e., the time elapsed from the emergence from their birth burrow to the end of their first hibernation, all details presented in Online Resource 6).

Results

Annual and seasonal patterns of survival

The most parsimonious model [$S_{(\text{seas}*(\text{year} + \text{sex}) + b*a)} \gamma'$ and $\gamma''_{(\text{seas markovian})} c_{(\text{sess})} p_{(.)}$] revealed constant capture probabilities over time ($p = 0.32 \pm 0.02$), temporal effects of season in interaction with year on the recapture probabilities c , seasonal Markovian temporary migration rates (γ'' and γ'), and the influence of birth season, age and their interaction with an additive effect of sex and year in interaction with the seasons (i.e., $\text{seas}*(\text{year} + \text{sex}) + b*a$) on survival S (Model 59; Table 2).

Survival probabilities fluctuated over seasons and years (seas*year interaction, Fig. 1), and annual survival rates ranged from 0.17 ± 0.06 in 2012 to 0.69 ± 0.09 in 2005 (Model 79) with a mean of 0.28 ± 0.02 (Model 93). We found no strong differences in inter-annual variation among seasons, suggesting that the inter-annual pattern of survival was not shaped by a specific, highly variable season between years.

The seasonal pattern of survival (expressed in monthly survival probability, Fig. 2a) was characterized by high monthly winter survival (on average $S_{\text{fall-winter}} = 0.91 \pm 0.01$; Model 94) and slightly lowered survival throughout the active period ($S_{\text{spring}} = 0.88 \pm 0.03$ and $S_{\text{summer}} =$

0.87 ± 0.04 ; Model 94). The survival difference between the hibernation and breeding periods was low, but considering distinct survival rates between spring and summer (on one hand) and winter (on the other hand) slightly improved model quality (compare, e.g., models 74 and 76 in Table 2). Consequently, the probability to survive the 8-month fall-winter season and the 4-month active period was equal to 0.47 ± 0.05 and 0.59 ± 0.06 , respectively.

N°	Models	np	AICc	Δ_i	w_i	Deviance
59	seas * (year + sex) + b * a	73	8022.49	0	0.50	6449.57
60	seas * (year + sex) + juvbs	72	8022.54	0.05	0.48	6451.78
61	seas * (year + sex) + a	71	8028.41	5.92	0.03	6459.80
62	seas * (year + a * (b + sex))	82	8034.00	11.51	0.00	6441.56
63	t + sex + juvbs	69	8042.43	19.94	0.00	6478.13
64	t + sex + b * a	70	8042.90	20.41	0.00	6476.44
65	2seas * (year + sex) + b * a	61	8043.20	20.71	0.00	6496.02
66	t + a * (sex + b)	71	8044.82	22.33	0.00	6476.21
67	t + b * a	69	8047.53	25.04	0.00	6483.22
68	t + sex * b * a	73	8048.72	26.23	0.00	6475.80
69	t * sex + b * a	98	8048.77	26.28	0.00	6421.15
71	t	66	8063.55	41.06	0.00	6505.68
74	2seas + (year + sex) + b * a	52	8085.57	63.08	0.00	6557.48
76	year + sex + b * a	51	8089.38	66.89	0.00	6563.40
79	year	47	8101.08	78.59	0.00	6583.53
80	seas*sex + b*a	46	8104.18	81.69	0.00	6588.72
81	seas * sex + a	44	8104.69	82.20	0.00	6593.43
84	sex + a	40	8115.52	93.03	0.00	6612.62
90	a	39	8120.15	97.66	0.00	6619.33
93	.	38	8122.04	99.55	0.00	6623.30
94	seas	40	8124.89	102.40	0.00	6621.98
95	t * sex * b * a	269	8386.01	363.52	0.00	6340.96

* Interaction terms; + additive terms

Table 2. Summary of model selection results for survival (S) in Siberian chipmunks introduced to Forest of Sénart, during the 10-year study (2004-2013). According to the model selection on p, c, γ' and γ'' (see detailed model selection in Online Resource 2), each model presented in the result table was defined by $[\gamma' \text{ and } \gamma''(\text{seas markovian}) \text{ c(sess) p(.)}]$. Model selection is based on second-order Akaike's Information Criterion (AICc). Number of parameters (np), AICc values and AICc differences between the best model and the current candidate model (Δ_i) and the Akaike weight (w_i) were reported. Best models occur in bold ($\Delta_i < 2$). The fully parameterized model, the 11 best models and the models that are referred to in the text were detailed in this table (see complete model selection in Online Resource 2).

This seasonality was strongly influenced by sex, age and birth season (Fig. 2b). At both the juvenile and adult stages, males suffered high mortality in the summer ($S_{\text{spring-born juv}} = 0.70 \pm 0.05$, $S_{\text{spring-born ad}} = 0.75 \pm 0.05$ and $S_{\text{summer-born ad}} = 0.78 \pm 0.04$; Model 80), whereas summer female mortality was low ($S_{\text{spring-born juv}} = 0.93 \pm 0.05$, $S_{\text{spring-born ad}} = 0.94 \pm 0.04$ and $S_{\text{summer-born ad}} = 0.95 \pm 0.03$; Model 80). Additionally, we found that juvenile chipmunks had substantially lower survival probabilities than adults, regardless of the sex (annual survival rate: $S_{\text{juv}} = 0.23$

± 0.03 and $S_{ad} = 0.32 \pm 0.03$; Model 90). In juveniles, a significant difference in the survival rates between spring-born and summer-born juveniles occurred when both cohorts overlapped (fall-winter interval). We reported a higher survival of spring-born juveniles (0.90 ± 0.01 and 0.92 ± 0.02 for females and males, respectively) than summer-born juveniles (0.81 ± 0.06 and 0.84 ± 0.05 for females and males, respectively; Model 80).

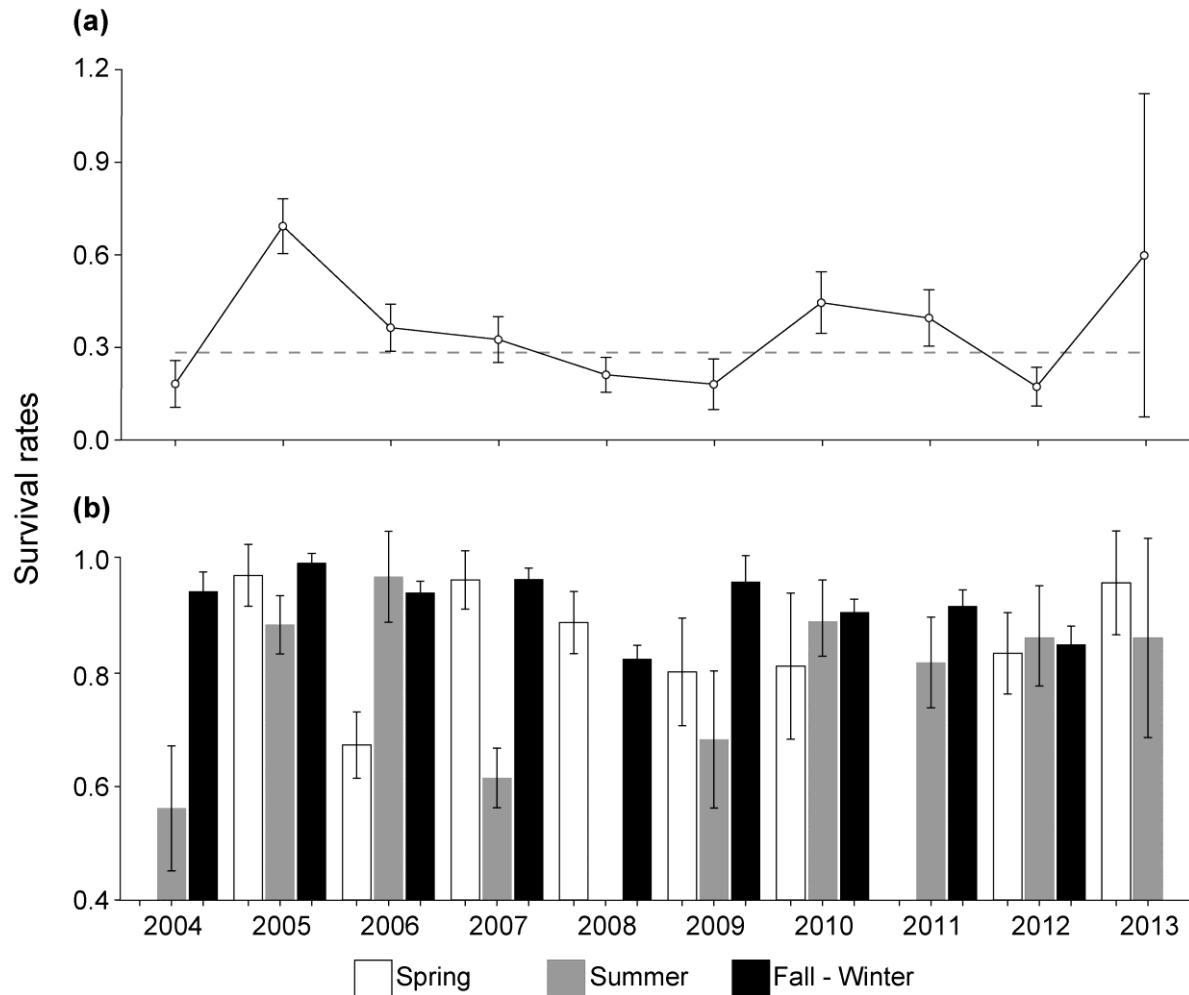


Figure 1 Yearly survival probability \pm SE (a) in relation with monthly survival rates estimated at each season \pm SE (b) in the population of Siberian chipmunks introduced to the suburban Forest of Sénart and monitored from 2004 to 2013. The mean annual survival was indicated in grey (dashed line, panel a). The yearly and monthly survival rates were estimated from Models 79 and 71, respectively. Some monthly survival probabilities were poorly estimated (blank) and the annual survival rate in 2013 is not well-estimated (i.e., large SE).

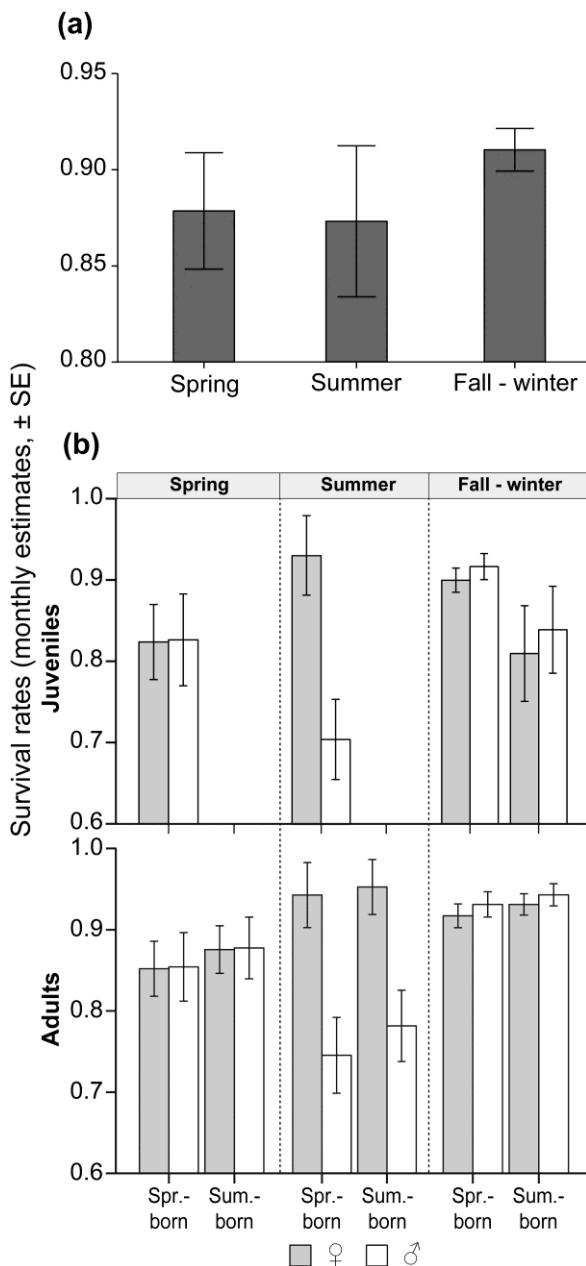


Figure 2 Monthly survival probabilities \pm SE of Siberian chipmunks for (a) each season (spring, summer, fall-winter), (b) according to age, sex and birth season. Spr.-born and sum.-born refer to spring-born and summer-born individuals, respectively. The survival rates were estimated from Models 94 and 80 for (a) and (b), respectively.

The sex-biased effect in adult survival was associated with notable sex differences in adult life expectancy. The adult life expectancy was approximately 1 year for females and 9 months for males. More precise estimates of life expectancy, computed at the emergence from the birth burrow and accounting for the birth season of individuals, revealed that the life expectancy at the emergence from the birth burrow ranges from 4.5 months for summer-born males to 10.5 months for spring-born females (details presented in Online Resource 6).

Recapture probabilities varied among sessions (i.e., primary session-specific recaptures but same recapture probabilities between secondary occasions of a primary session) and ranged from 0.11 ± 0.03 in June 2010 to 0.80 ± 0.18 in April 2004 (Model 5, see Online Resource 2, Table 2.2) with a mean of 0.38 ± 0.01 (Model 16). Along the 10-year study, the mean

seasonal recapture probability was lower in August ($c_{\text{Aug}} = 0.28 \pm 0.02$) than in April and June ($c_{\text{Apr}} = 0.41 \pm 0.02$ and $c_{\text{Jun}} = 0.41 \pm 0.01$; Model 12 Online Resource 2).

The average seasonal estimate of markovian temporary emigration rate for animals present during the previous period (γ'') was the lowest in spring and peaked during summer ($\gamma''_{\text{spring}} = 0.12 \pm 0.06$, $\gamma''_{\text{summer}} = 0.51 \pm 0.04$ and $\gamma''_{\text{fall-winter}} = 0.36 \pm 0.07$; Model 59) whereas the temporary emigration rates for animals absent in the previous primary session (γ') were higher and similar between seasons ($\gamma'_{\text{spring}} = 0.49 \pm 0.10$, $\gamma'_{\text{summer}} = 0.63 \pm 0.12$ and $\gamma'_{\text{fall-winter}} = 0.55 \pm 0.07$; Model 59).

Temporal covariates

Temporal covariates, including the fructification index and the mean fall-winter temperatures, were significantly correlated (linearly) with the fall-winter survival probabilities of chipmunks ($R^2 = 54\%$ $p\text{-value (pv)} = 0.02$, Model 103 and $R^2 = 47\%$ $pv = 0.04$, Model 108 respectively; Fig. 3 and Online Resource 4). A threshold was reached at the fructification index 1 (i.e., medium quantity of acorns), from which survival was significantly higher than for index 0 (i.e., none or few acorns).

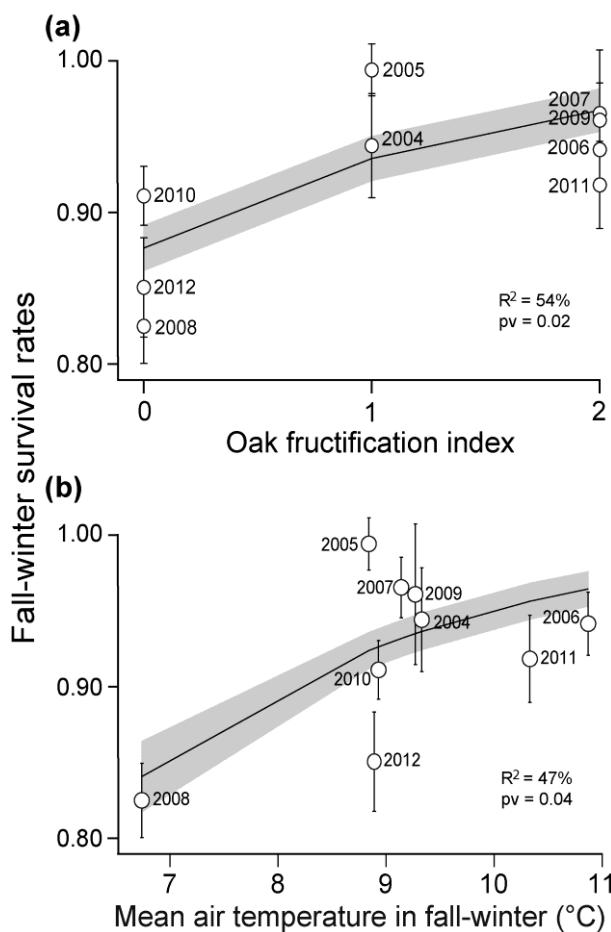


Figure 3 Correlation between estimated fall-winter survival probabilities and (a) the oak fructification index and (b) the mean fall-winter temperatures. Black circles represent the estimates from a time dependent model (standard errors SE are indicated by vertical bars). The continuous line is the regression line from the survival model constrained by the temporal covariate (SE is indicated by the grey shade; Models 103 and 108, respectively, Online Resource 4).

Additionally, we found that adult densities in April, June and July were slightly negatively correlated with spring, summer and fall-winter survival, respectively ($R^2 = 13\% \text{ } \text{pv} = 0.05$, Model 118; Fig. 4). These results suggests that higher resource availability before hibernation, warm winter and low chipmunk density favoured the probability to survive the fall-winter. Spring temperatures, which are used to identify the availability of resources in summer, are marginally related to summer survival ($R^2 = 41\% \text{ } \text{pv} = 0.06$, Model 112). No other correlation was found (see ANODEV results and figures in Online Resource 4).

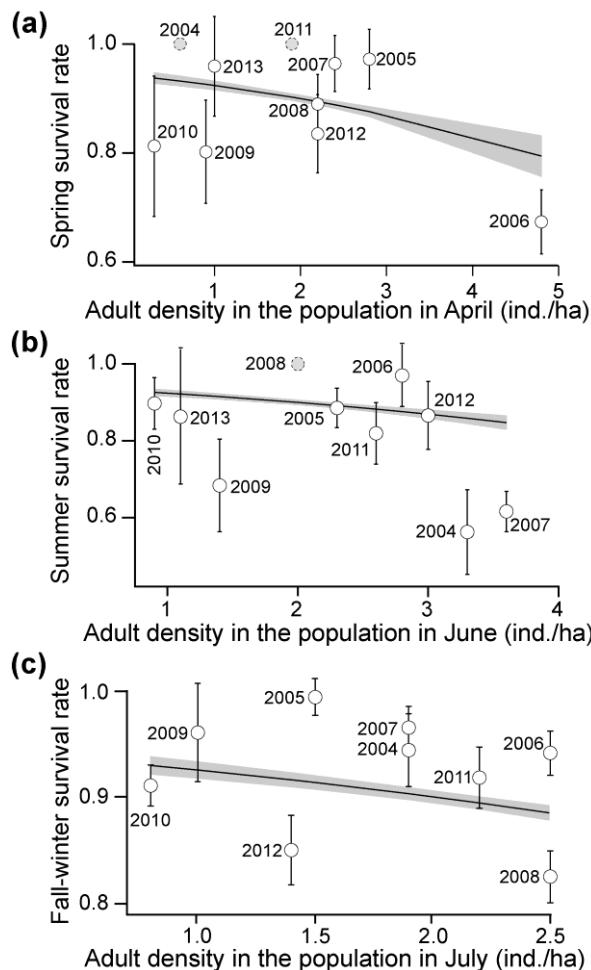


Figure 4 Correlation between seasonal survival probabilities (spring, summer and fall-winter) and the adult density of chipmunks in April, June and July respectively. Black circles represent the monthly estimates from a time dependent model (standard errors SE are indicated by vertical bars). The continuous line is the regression line from the survival model constrained by the adult density (SE is indicated by the grey shade; Model 118, Online Resource 4).

Discussion

In iteroparous organisms that can live several years, the mortality risk is generally strongly influenced by the sex and age of individuals, as well as by year-to-year environmental variations including fluctuations in resources, meteorological conditions, competition, predation and their interacting effects (e.g., Loison et al. 1999; Coulson et al. 2001). However, such variation in mortality is difficult to relate to functional life history components due to the difficulty in monitoring biological processes at a sufficiently fine time-scale. Relying on

individual-based data collected at an infra-annual time scale in Siberian chipmunks, our study uncovered strong relationships between overwinter survival and several environmental factors, including resource availability, meteorological conditions and chipmunk density. More generally, we provided original insights about survival variation during the reproduction and hibernation periods and highlighted that strong sex-specific mortality occurs only at a specific period of the year.

In the population of Siberian chipmunks, the seasonal pattern of survival is characterized by high monthly winter survival (hibernation season, on average $S_{\text{fall-winter}} = 0.91 \pm 0.01$) and slightly lower but comparable survival throughout the active period (breeding seasons, $S_{\text{spring}} = 0.88 \pm 0.03$ and $S_{\text{summer}} = 0.87 \pm 0.04$, Model 94; Fig. 2a). Equally high winter survival of adult chipmunks is observed, regardless of their sex and birth season. Although high monthly winter survival has been observed previously in other hibernating mammals (Turbill et al. 2011), the seasonal pattern of chipmunk survival differs from those reported by previous studies on small European hibernating mammals of similar size and with comparable duration of hibernation, such as the common dormouse, *Muscardinus avellanarius* (Bieber et al. 2012) and the edible dormouse, *Glis glis* (Lebl et al. 2011). In such species, the survival pattern was characterized by the increase in survival probabilities throughout the year, with the lowest survival in early active season, an increase in late summer and the highest survival in winter. Moreover, in these species, as well as in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* (Schaub and Vaterlaus-Schlegel 2001), the probability of surviving the hibernation period (monthly time scale) at the adult stage is close to unity whereas in our population, the winter survival probability, related to the fall and hibernation periods is much lower, an average of 0.92 for adults. These differences can be attributed to distinct life histories in glirids compared with Siberian chipmunks, related to the activity time (nocturnal in glirids), as well as the energy storage strategy during hibernation (fat in glirids versus food hoarding in chipmunks). Among closely related species, such as eastern, shadow and long-eared chipmunks, high overwinter survival rates comparable to our population have been reported (respectively, *Tamias striatus*, Bergeron et al. 2013; *T. senex* and *T. quadrimaculatus*; Wilson et al. 2008). The seasonal pattern of survival (summer and winter estimates) in the eastern chipmunks was also found similar to the pattern found in our study (Bergeron et al. 2013).

Most importantly, we found that the seasonality of survival strongly differed between sexes. Although male-biased mortality at a yearly time resolution was detected (in adults: $S_{\text{males}} = 0.25 \pm 0.03$, $S_{\text{females}} = 0.35 \pm 0.03$; Model 84), our results show that this sex difference only

occurs in summer. In adult females, we underline a similar survival pattern among seasons, as found in the other small mammal hibernators previously cited (although with slightly lower survival in the winter than in the late active period; in adult chipmunks: $S_{\text{spring}} = 0.86 \pm 0.03$, $S_{\text{summer}} = 0.95 \pm 0.04$ and $S_{\text{fall-winter}} = 0.92 \pm 0.01$; Model 81). In contrast, males clearly suffer from higher mortality in summer than in other seasons (in adults, $S_{\text{spring}} = 0.86 \pm 0.04$, $S_{\text{summer}} = 0.77 \pm 0.04$ and $S_{\text{fall-winter}} = 0.93 \pm 0.01$; Model 81). This survival pattern was associated with substantial differences in the adult life expectancies of males and females.

Higher mortality rates and shorter lifespans in males than in females are commonly observed among mammal species (Neuhaus and Pelletier 2001; Clutton-Brock and Isvaran 2007; Kraus et al. 2008). Various but interrelated hypotheses have been proposed to explain juvenile and adult male-biased mortality: i) lower immunocompetence of males, which increases their susceptibility to infectious disease and parasitism (Moore and Wilson 2002); ii) the costs of sexual size dimorphism in the larger sex, usually males in polygynous or promiscuous mammals (Promislow 1992; Moore and Wilson 2002); iii) the higher propensity of males to engage in potentially risky behaviours, such as dispersal, sexual competition and roaming (Greenwood 1980; Andersson 1994; Kraus et al. 2008), iv) the potential effects of deleterious recessive alleles in the heterogametic sex (XY; e.g., Libert et al. 2010) and v) in polygynous species with sexual size dimorphism, a high mortality of male juveniles in relation to a biased mother's investment or adjustment of the sex of their offspring (Clutton-Brock et al. 1985; West and Sheldon 2002), which can also influence later adult mortality patterns (Lindström 1999; Garratt et al. 2015).

In Siberian chipmunks, the difference in the observed pattern between male and female survival may be primarily due to their specific mating system and associated behaviour. They are monomorphic and exhibit a scramble-competition mating system with promiscuity (Obolenskaya et al. 2009; Marmet et al. 2012), occurring from late February-March until the first half of July. As a consequence, the hypotheses related to sexual size dimorphism effects on juvenile and adult survival can be rejected. According to the scramble-competition mating system, male-male competition is associated with high mate-searching efforts rather than physical or aggressive behaviour (Lane et al. 2010). In our study population, male chipmunks were found to increase their space use to increase their chances of meeting and fertilizing females (Marmet et al. 2012). This activity (associated with both breeding and roaming behaviours) can induce high energetic costs to males which may exceed the corresponding cost of female gestation and lactation (e.g., Lane et al. 2010) and can increase their risk of

predation and parasitism exposure during the breeding season (e.g., Krasnov et al. 2005; Boyer et al. 2010; Le Coeur et al. 2015a). The absence of sex difference in overwinter survival suggests a prominent role of risk-based processes over energy-based explanations. The two remaining and non-mutually exclusive hypotheses of costly sexual risky behaviour and immunocompetence handicap may then explain the low survival of males, as reported at the end of the mating season.

Among juveniles (i.e., non-reproductive individuals), lower male survival in summer was also reported. Because no sexual size dimorphism was found and the sex-ratio is balanced among juveniles for both cohorts (from the capture-recapture data, Online Resource 1), we exclude the hypothesis of a biased parental investment. Marmet et al. (2011) previously showed in the study population that natal dispersal distances are farther in males than in females. Consequently, sex differences in estimates of apparent survival of juveniles may arise due to both higher survival cost of dispersal in males and higher rates of permanent emigration from the study site.

When the two birth season cohorts overlap in the fall-winter interval (August-April), sex differences are no longer detected among juveniles but a strong birth season cohort effect was observed, in which summer-born juveniles showed lower survival probabilities than spring-born juveniles. In environments with marked seasonal differences, the timing of births can have important fitness consequences (e.g., Kraus et al. 2005; Feder et al. 2008; Bieber et al. 2012). The observed phenomenon can be attributed to the short time available to summer-born juveniles for growth, to find a new suitable burrow and to store enough food before hibernation to survive the winter. At the adult stage, the birth season cohort differences disappear (Fig. 2b).

Finally, we found that the seasonality of survival varied substantially among years (Fig. 1). We observed in particular that (i) inter-annual variations in survival are not strongly correlated among seasons (i.e., “year” and “season” effects are non-additive), and (ii) overall annual survival variations are not shaped by a particular, highly variable season (i.e., there is similar inter-annual variance among seasons).

Our results suggest that high resource availability before hibernation, as well as good winter meteorological conditions and lower chipmunk densities (slight effect), may favour the winter survival of chipmunks (Figs 3 and 4 and see the analysis based on composite covariate in Online resource 5). In the chipmunk, a food-storing hibernator, the availability of energy-rich seeds, including oak and hornbeam fruits and wild cherry seeds before hibernation could be a

key factor influencing their foraging behaviour in late summer/fall, their hibernation survival and potentially their reproduction in the next spring (e.g., Humphries et al. 2003). Associated with resource availability, high density of conspecifics can increase intraspecific competition processes on foraging and storing food, as well as competition for hibernation nests (Kawamichi 1996). Nevertheless, the relationship may be shaped by marginal years such as 2008, which was characterized by an acorn crop failure in fall, and the highest chipmunk density and the coldest winter of the time series (i.e., 9 winter periods; Figs 3 and 4) were observed. Moreover, the correlation between the fructification index and the winter temperature can be confusing when determining which variable is the influential one (see Online Resource 4, Fig. 4.2). In their native area, Siberian chipmunks live in a wide range of environmental conditions, including harsher winter conditions than the local temperate conditions encountered in the study population (Chapuis et al. 2009), which makes the winter temperature effect the least likely hypothesis. Further investigations from longer time series would be necessary to confirm these results and disentangle the effects of the various covariates.

Conclusion

Studying the seasonality of survival pattern in the Siberian chipmunk, a small hibernating mammal, allowed us to highlight strong intra-annual variation of survival among ages and sexes in relation with two main life history events, the reproduction and the hibernation. Our results illustrate that accounting for intra-annual time scale in survival pattern can help improve our understanding of the relationship between a key fitness component, i.e., survival, seasonal life history events and environmental variations. The hypotheses developed to explain costly reproductive behaviour on male survival should be further investigated by performing complementary analyses on simultaneous reproduction and mortality patterns in the Siberian chipmunk population. From high winter survival, our results seem to support the fact that hibernation can favour slower life histories of hibernators by increasing their survival, compared with non-hibernating small rodents of similar size (Turbill et al. 2011).

Acknowledgements We are thankful to the National Forests Office (Office National des Forêts, France) for financial support and for allowing fieldwork in the site ‘La Faisanderie’ (Forest of Sénart, France). This work was also funded by the Conseil Régional d’Île-de-France, the Conseil Départemental des Hauts-de-Seine and the Ministère de l’Ecologie, du Développement durable et de l’Energie (MEDDE). We are thankful to J. Marmet and M.

Marsot for their contribution in mark-recapture monitoring. We wish to thank J.E. Hines for his helpful explanations on RDSURVIV and CAPTURE softwares and A. Bel (BRGM Ile de France) for sharing data from Champigny groundwater.

References

- Aars J, Ims RA (2002) Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology* 83:3449–3456.
- Andersson MB (1994) Sexual selection. Princeton University Press
- Badeck F-W, Bondeau A, Bottcher K, et al. (2004) Responses of spring phenology to climate change. *New Phytol* 162:295–309. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x
- Bergeron P, Montiglio P-O, Réale D, et al. (2013) Disruptive viability selection on adult exploratory behaviour in eastern chipmunks. *J Evol Biol* 26:766–774. doi: 10.1111/jeb.12081
- Bieber C, Juškaitis R, Turbill C, Ruf T (2012) High survival during hibernation affects onset and timing of reproduction. *Oecologia* 169:155–66. doi: 10.1007/s00442-011-2194-7
- Boyer N, Réale D, Marmet J, et al. (2010) Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *J Anim Ecol* 79:538–547. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01659.x
- Bronson FH (2009) Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364:3331–3340. doi: 10.1098/rstb.2009.0140
- Burnham K, Anderson D (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media
- Chantepie S, Teplitsky C, Pavard S, et al. (2015) Age-related variation and temporal patterns in the survival of a long-lived scavenger. *Oikos*. doi: 10.1111/oik.02216
- Chapuis J-L, Obolenskaya E V, Pisani B, Lissovsky AA (2009) Datasheet on *Tamias sibiricus*. CABI, Wellingford, UK (<http://www.cabi.org/isc/>).
- Choquet R, Lebreton J-D, Gimenez O, et al. (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography (Cop)* 32:1071–1074. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x
- Clutton-Brock TH (1988) Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1985) Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313:131–133. doi: 10.1038/313131a0
- Clutton-Brock TH, Isvaran K (2007) Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proc R Soc London B Biol Sci* 274:3097–3104. doi: 10.1098/rspb.2007.1138
- Cooch EG, White GC (2014) Program MARK - A Gentle Introduction, 13th ed.
- Coulson T, Catchpole EA, Albon SD, et al. (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science (80-)* 292:1528–1531. doi: 10.1126/science.292.5521.1528
- Descamps S, Boutin S, McAdam AG, et al. (2009) Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. *Proc R Soc London B Biol Sci* 276:1129–1135. doi: 10.1098/rspb.2008.1401

- Duriez O, Ens BJ, Choquet R, et al. (2012) Comparing the seasonal survival of resident and migratory oystercatchers: carry-over effects of habitat quality and weather conditions. *Oikos* 121:862–873. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20326.x
- Efford MG, Borchers DL, Byrom AE (2009) Density estimation by spatially explicit capture–recapture: likelihood-based methods. *Model. Demogr. Process. Mark. Popul.* Springer U, pp 255–269
- Feder C, Martin JGA, Festa-Bianchet M, et al. (2008) Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 156:773–781. doi: 10.1007/s00442-008-1035-9
- Forslund P, Part T (1995) Age and reproduction in birds - Hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* 10:374–378. doi: 10.1016/S0169-5347(00)89141-7
- Garratt M, Lemaître J-F, Douhard M, et al. (2015) High juvenile mortality is associated with sex-specific adult survival and lifespan in wild roe deer. *Curr Biol* 25:759–763. doi: 10.1016/j.cub.2014.11.071
- Gittleman JL, Thompson SD (1988) Energy allocation in mammalian reproduction. *Am Zool* 28:863–875.
- Grant TA, Shaffer TL, Madden EM, Pietz PJ (2005) Time-specific variation in passerine nest survival: New insights into old questions. *Auk* 122:661–672. doi: 10.1642/0004-8038(2005)122[0661:TVIPNS]2.0.CO;2
- Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* 28:1140–1162.
- Hamel S, Gaillard J-M, Yoccoz NG, et al. (2010) Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecol Lett* 13:915–35. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01478.x
- Hardouin LA, Nevoux M, Robert A, et al. (2012) Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. *Oikos* 121:804–812. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20313.x
- Hardouin LA, Robert A, Nevoux M, et al. (2014) Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. *J Appl Ecol* 51:1494–1503. doi: 10.1111/1365-2664.12302
- Heldmaier G (1989) Seasonal acclimation of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control, hypothermia, torpor and hibernation. In: Wieser W, Erich G (eds) *Energy Transform. cells Org.* Thieme, Stuttgart, pp 130–139
- Hines JE, Kendall WL, Nichols JD (2003) On the use of the robust design with transient capture-recapture models. *Auk* 120:1151–1158. doi: 10.1642/0004-8038(2003)120[1151:OTUOTR]2.0.CO;2
- Huggins R (1989) On the statistical analysis of capture experiments. *Biometrika* 76:133–140.
- Humphries MM, Thomas DW, Kramer DL (2003) The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiol Biochem Zool* 76:165–179.
- Kawamichi M (1996) Ecological factors affecting annual variation in commencement of hibernation in wild chipmunks (*Tamias sibiricus*). *J Mammal* 77:731–744.
- Kendall WL, Bjorkland R (2001) Using open robust design models to estimate temporary emigration from capture-recapture data. *Biometrics* 57:1113–22.

Kendall WL, Hines JE (1999) Program RDSURVIV: an estimation tool for capture-recapture data collected under Pollock's robust design. *Bird Study* 46:S32–S38. doi: 10.1080/00063659909477229

Kendall WL, Nichols JD, Hines JE (1997) Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:563–578.

Kerbiriou C, Le Viol I, Robert A, et al. (2009) Tourism in protected areas can threaten wild populations: from individual response to population viability of the chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *J Appl Ecol* 46:657–665. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01646.x

Kirkwood TBL, Rose MR (1991) Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 332:15–24. doi: 10.1098/rstb.1991.0028

Krasnov BR, Morand S, Hawlena H, et al. (2005) Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* 146:209–217. doi: 10.1007/s00442-005-0189-y

Kraus C, Eberle M, Kappeler PM (2008) The costs of risky male behaviour: sex differences in seasonal survival in a small sexually monomorphic primate. *Proc R Soc London B Biol Sci* 275:1635–1644. doi: 10.1098/rspb.2008.0200

Kraus C, Thomson DL, Künkele J, Trillmich F (2005) Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *J Anim Ecol* 74:171–180. doi: 10.1111/j.1365-2656.2004.00910.x

Laake J, Rexstad E (2014) RMark—an alternative approach to building linear models in MARK. In: Cooch EG, White GC (eds) *Progr. MARK A Gentle Introd.*, 13th ed. pp C–1–C–113

Lane JE, Boutin S, Speakman JR, Humphries MM (2010) Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *J Anim Ecol* 79:27–34. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01592.x

Le Coeur C, Robert A, Pisanu B, Chapuis J-L (2015a) Seasonal variation in infestations by ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex, and birth season. *Parasitol Res* 114:2069–2078. doi: 10.1007/s00436-015-4391-5

Le Coeur C, Thibault M, Pisanu B, et al. (2015b) Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. *Behav Ecol* 26:1285–1291. doi: 10.1093/beheco/arv074

Lebl K, Bieber C, Adamík P, et al. (2011) Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography (Cop)* 34:683–692. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06691.x

Leyrer J, Lok T, Brugge M, et al. (2013) Mortality within the annual cycle: seasonal survival patterns in Afro-Siberian Red Knots *Calidris canutus canutus*. *J Ornithol* 154:933–943. doi: 10.1007/s10336-013-0959-y

Libert C, Dejager L, Pinheiro I (2010) The X chromosome in immune functions: when a chromosome makes the difference. *Nat Rev Immunol* 10:594–604. doi: 10.1038/nri2815

Lindström J (1999) Early Development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 14:343–348.

Loison A, Festa-Bianchet M, Gaillard J-M, et al. (1999) Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80:2539–2554. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[2539:ASSIFP]2.0.CO;2

- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L, et al. (2012) Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. *Behav Ecol Sociobiol* 66:1449–1457. doi: 10.1007/s00265-012-1399-z
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L (2009) Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. *Eur J Wildl Res* 55:497–504. doi: 10.1007/s10344-009-0266-3
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L (2011) Natal dispersal of introduced Siberian chipmunks, *Tamias sibiricus*, in a suburban forest. *J Ethol* 29:23–29. doi: 10.1007/s10164-010-0215-3
- Marsot M, Chapuis J-L, Gasqui P, et al. (2013) Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) contribute more to Lyme borreliosis risk than native reservoir rodents. *PLoS One* 8:e55377. doi: 10.1371/journal.pone.0055377
- Moore SL, Wilson K (2002) Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* (80-) 297:2015–20188. doi: 10.1126/science.1074196
- Neuhaus P, Pelletier N (2001) Mortality in relation to season, age, sex, and reproduction in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Can J Zool* 79:465–470. doi: 10.1139/cjz-79-3-465
- Noël F, Machon N, Robert A (2013) Integrating demographic and genetic effects of connections on the viability of an endangered plant in a highly fragmented habitat. *Biol Conserv* 158:167–174. doi: 10.1016/j.biocon.2012.07.029
- Obolenskaya E V, Lee M-Y, Dokuchaev NE, et al. (2009) Diversity of Palaearctic chipmunks (*Tamias*, Sciuridae). *Mammalia* 73:281–298. doi: 10.1515/MAMM.2009.047
- Pisanu B, Obolenskaya E V., Baudry E, et al. (2013) Narrow phylogeographic origin of five introduced populations of the Siberian chipmunk *Tamias (Eutamias) sibiricus* (Laxmann, 1769) (Rodentia: Sciuridae) established in France. *Biol Invasions* 15:1201–1207. doi: 10.1007/s10530-012-0375-x
- Pollock KH (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *J Wildl Manage* 46:752–757.
- Prendergast BJ, Freeman DA, Zucker I, Nelson RJ (2002) Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels. *Am J Physiol Integr Comp Physiol* 282:R1054–R1062. doi: 10.1152/ajpregu.00562.2001
- Promislow D (1992) Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proceedings Biol Sci* 247:203–210.
- R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Radchuk V, Johst K, Groeneveld J, et al. (2014) Appropriate resolution in time and model structure for population viability analysis: insights from a butterfly metapopulation. *Biol Conserv* 169:345–354. doi: 10.1016/j.biocon.2013.12.004
- Rexstad E, Burnham KP (1992) User's guide for interactive program CAPTURE. Color. Cooperative Fish and Wildlife Research Unit
- Robert A, Paiva VH, Bolton M, et al. (2012) The interaction between reproductive cost and individual quality is mediated by oceanic conditions in a long-lived bird. *Ecology* 93:1944–1952. doi: 10.1890/11-1840.1

- Rödel HG, Bora A, Kaetzke P, et al. (2004) Over-winter survival in subadult European rabbits: Weather effects, density dependence, and the impact of individual characteristics. *Oecologia* 140:566–576. doi: 10.1007/s00442-004-1616-1
- Roff DA (1992) Evolution of life histories: theory and analysis. Springer Science & Business Media
- Schaub M, Vaterlaus-Schlegel C (2001) Annual and seasonal variation of survival rates in the garden dormouse (*Eliomys quercinus*). *J Zool* 255:89–96. doi: 10.1017/S0952836901001133
- Skalski JR, Hoffmann A, Smith SG (1993) Testing the significance of individual-and cohort-level covariates in animal survival studies. *Mark. Individ. study bird Popul. Model. Methods, Softw.* pp 9–28
- Stanley TR, Burnham KP (1999) A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environ Ecol Stat* 6:197–209.
- Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Funct Ecol* 3:259–268.
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press
- Théoret-Gosselin R, Hamel S, Côté SD (2015) The role of maternal behavior and offspring development in the survival of mountain goat kids. *Oecologia* 178:175–186. doi: 10.1007/s00442-014-3198-x
- Turbill C, Bieber C, Ruf T (2011) Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. *Proc R Soc London B Biol Sci* 278:3355–3363. doi: 10.1098/rspb.2011.0190
- Wang LCH (1989) Ecological, physiological, and biochemical aspects of torpor in mammals and birds. *Anim. Adapt. to Cold.* Springer Berlin Heidelberg, pp 361–401
- West SA, Sheldon BC (2002) Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science* (80-) 295:1685–1688. doi: 10.1126/science.1069043
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:S120–S139. doi: 10.1080/00063659909477239
- Wilkinson GS, South JM (2002) Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell* 1:124–131. doi: doi:10.1046/j.1474-9728.2002.00020.x
- Wilson JA, Kelt DA, Van Vuren DH, Johnson ML (2008) Population dynamics of small mammals in relation to production of cones in four types of forests in the northern Sierra Nevada, California. *Southwest Nat* 53:346–356. doi: 10.1894/MLK-02.1

Inter-annual and inter-individual variations in survival exhibit strong seasonality in a hibernating rodent - Oecologia - Le Cœur C.¹, Chantepie S.^{1,2}, Pisanu B.¹, Chapuis J.-L.¹ and Robert A¹.

¹Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France.

² Université Grenoble Alpes, Laboratoire d'Écologie Alpine, CNRS, Grenoble, France

Email-address: christielecoeur@gmail.com

Supplementary material

Online Resource 1 – Temporal covariates and capture-recapture datasets

Temporal covariates

We hypothesized that food availability and chipmunk density before the hibernation period as well as the meteorological conditions and high groundwater height (used as an index of potential death-related burrow-flooding) in winter are likely to influence the hibernation survival as well as the spring survival of the next year (for resource availability only), when chipmunks exit of their underground burrows.

Acorn availability – Two main types of habitat are found within the study site: a semi-open oak grove (6.0 ha; herbaceous layer: 90%, shrubby layer: 5%, arboreal layer: 60% dominated by *Quercus robur* and *Q. petraea*) and a closed oak-hornbeam grove (6.5 ha; herbaceous layer: 10%, shrubby layer: 30%, arborescent layer: 90% dominated by *Q. robur*, *Q. petraea*, and *Carpinus betulus*), with grassland and buildings representing an additional 1.5 ha (Marmet et al. 2009). Before entering hibernation (fall), adult and juvenile chipmunks stored food, mainly tree seeds dominated by acorns (*Quercus* spp., *Carpinus betulus*, *Prunus avium*). Covering the 2007-2013 period, an ordinal oak (*Q. robur* and *Q. petraea*) fructification index in fall was estimated from visual surveys and was considered as a proxy of resource availability in the study site before hibernation.

Acorn production was qualitatively estimated through binocular by the same observer (J.-L.C.) in September from 2007 to 2013 for 80 to 120 mature oaks. Three acorn availability levels were defined: 0: none or few acorns/small crop size; 1: medium; and 2: large crop size. The mean index in our study site was reported each year. Additionally, we estimated the average spring acorn biomass between late February and early March from 2007 to 2012 under 32 to 34 mature oaks across the study site, by counting and weighing acorns on random sample surfaces of 0.4 to 1.0 m² (see Table 1.2, table modified from Le Coeur et al. (2015) *Behavioral Ecology*, arv074, Supplementary Material I).

Due to the lack of data at our study site prior to 2006, we used French National Forest Office (ONF) data, an ordinal mean acorn production index in nearby forests covering the 2004-2013 period (south Paris Basin, data from Sécherie de la Joux, ONF), which was related to both the oak fructification index and the average spring acorn biomass in our study site (see oak fructification indexes in Table 1.1 and Table 1.2).

Other environmental covariates – We tested the potential influence of environmental conditions on seasonal patterns of survival including the effects of the following:

- Local meteorological conditions: monthly mean temperatures and precipitations from Météo-France data (Melun station). We tested the effect of mean temperature and precipitation during April-May, June-July and August-March on spring (April-June), summer (June-August) and fall-winter (August-April) survival, respectively.
- Population density: The monthly densities of chipmunks (adults and juveniles separately between April and September) were estimated from spatially explicit capture-recapture models (SECR; see details below). We tested the effect of adult density in April, June and July on spring, summer and fall-winter survival, respectively. The correlation between the density of adults and juveniles in July and the fall-winter survival was also examined.
- Mean fall/winter groundwater height, which was used as an index of potential death-related burrow-flooding. Data from Champigny groundwater (piezometer of Montereau-sur-le-Jard, BRGM. Ile-de-France data) were used as proxy for groundwater height at the study site for which no data were available in the southern part of the forest of Sénart.

Density estimation - SECR models:

- i) home-range centers were assumed to be Poisson distributed, and the detection function followed a half-normal curve, where the capture probability decreases with the distance to the trap;
- ii) a maximum likelihood (ML) method was used as no trap saturation occurred,
- iii) the spatial boundary strip was set at 200 m after checking that estimates of density did not vary with increased width,
- iv) the spacing for the integration mesh of the ML estimator was set to 36x36 points, matching the trapezoidal contour of the trapping grid,
- v) we added a non-habitat mask matching the contour of the lawn in front of the buildings (representing approximately a 0.8 ha fully open area on which no chipmunks are ever seen; see Fig. 1.1 below; Online Resource 6), and,

vi) the default values implemented in the package were otherwise used for all of the computations (Efford 2015).

We ran models using all of the data according to 5-days trapping sessions for each month separately between 2005 and 2014, and considered the 2004 data separately because of different trapping effort (i.e., 3-days session with 80 traps instead of 5-days sessions with 104 traps: Marmet et al. 2009). Chipmunks of different ages and sexes were considered separately within each session. We ran models with constant parameters, and tested for an influence of learned response to trapping that we noted as ‘b’ or ‘bk’, affecting each parameter of the model, i.e., the detection probability noted ‘g0’ and the movement scale noted ‘s’. The learned response ‘b’ corresponds to individual trap-happy or trap-shy behavior, and ‘bk’ corresponds to trap (or site)-specific learned response. A best model was selected based on differences in $AICc > 3.0$ units (Table 1.1), and conditional likelihood incorporating the different trapping sessions was used to derive densities. When $\delta_{AICc} < 3.0$, models were re-ran without incorporating conditional likelihood and estimates were derived from a model averaging procedure.

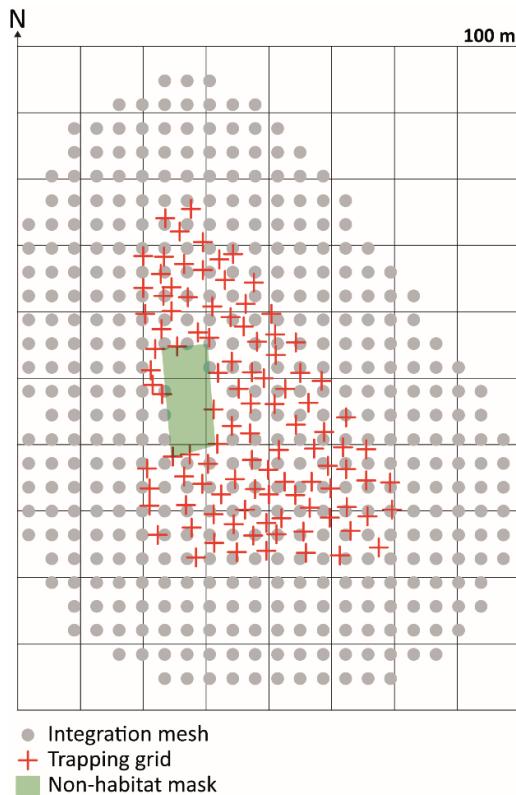


Fig. 1.1. Details of the trapping design used to calculate spatially explicit capture-recapture models (2005-2013; La Faisanderie, Sénart); in 2004, the outermost lines of trap was absent.

Table 1.1. $AICc$ based SECR models selection analysis

Age Model	Adults			Adults + Juveniles		
	K	-LL	δ_{AICc}	K	-LL	δ_{AICc}
2004						
April						
g0~1, s~1	2	115.17	4.75	-	-	-
g0~b, s~1	3	114.12	5.97	-	-	-
g0~1, s~b	3	114.59	6.90	-	-	-
g0~bk, s~1	3	111.13	0.00	-	-	-
g0~1, s~bk	3	112.77	3.28	-	-	-
June						
g0~1, s~1	2	-	-	2	312.15	0.03
g0~b, s~1	3	-	-	3	311.22	0.39
g0~1, s~b	3	-	-	3	311.62	1.20
g0~bk, s~1	3	-	-	3	311.03	0.00
g0~1, s~bk	3	-	-	3	311.17	0.29
July						
g0~1, s~1	2	-	-	2	213.46	0.00
g0~b, s~1	3	-	-	3	213.41	2.27
g0~1, s~b	3	-	-	3	213.32	2.10
g0~bk, s~1	3	-	-	3	212.82	1.11
g0~1, s~bk	3	-	-	3	213.18	1.81
2005-2013						
April						
g0~1, s~1	2	2680.70	49.52	-	-	-
g0~b, s~1	3	2679.15	48.47	-	-	-
g0~1, s~b	3	2680.56	51.30	-	-	-
g0~bk, s~1	3	2654.92	0.00	-	-	-
g0~1, s~bk	3	2672.97	36.11	-	-	-
June						
g0~1, s~1	2	-	-	2	5581.28	113.65
g0~b, s~1	3	-	-	3	5574.97	103.05
g0~1, s~b	3	-	-	3	5581.18	115.46
g0~bk, s~1	3	-	-	3	5523.45	0.00
g0~1, s~bk	3	-	-	3	5561.67	76.44
July						
g0~1, s~1	2	-	-	2	4844.98	58.61
g0~b, s~1	3	-	-	3	4843.63	57.94
g0~1, s~b	3	-	-	3	4844.76	60.20
g0~bk, s~1	3	-	-	3	4814.66	0.00
g0~1, s~bk	3	-	-	3	4831.72	34.12

Table 1.2. Summary table of environmental covariates used in the survival analysis of Siberian chipmunks introduced to ‘La Faisanderie’, forest of Sénart, during the 10-year study (2004-2013). Annual acorn availability levels (ONF oak index and Forest of Sénart oak index), mean temperatures, precipitations and groundwater heights for April-May (Apr-May), June-July (Jun-Jul) and August-March (Aug-Mar) were reported as well as estimated adult density in April, June and July and densities of adults and juveniles in July (number of individuals per hectare).

Year	Acorn index		Temperature (°C)			Rainfall (mm)			Groundwater (m)			Density (N.ha ⁻¹ , [C.I.95%])			
			Apr-May	Jun-Jul	Aug-Mar	Apr-May	Jun-Jul	Aug-Mar	Apr-May	Jun-Jul	Aug-Mar	April	June	July	Ad+Juv
	ONF	Sénart													
2003	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2004	1	-	11.7	18.0	9.3	62.0	32.5	46.3	50.2	49.9	49.0	0.6[0.3-1.4]	3.3[2.0-5.7]	1.9[1.0-2.9]	3.0[1.5-5.6]
2005	1	-	12.7	19.3	8.8	52.0	47.5	44.8	48.8	48.4	47.8	2.8[1.9-4.0]	2.3[1.4-3.4]	1.5[1.0-2.6]	4.0[2.4-6.0]
2006	2	-	12.7	20.9	10.9	31.5	50.5	62.3	47.6	47.3	47.3	4.8[3.5-6.5]	2.8[1.8-3.9]	2.5[1.2-2.9]	2.5[1.2-2.9]
2007	2	2	14.8	18.1	9.1	43.0	77.5	57.9	48.0	47.6	47.4	2.4[1.5-3.6]	3.6[2.3-4.7]	1.9[1.1-3.0]	3.9[2.3-6.1]
2008	0	0	12.8	18.2	6.7	74.1	28.5	40.8	48.5	48.3	47.6	2.2[1.4-2.4]	2.0[1.2-3.0]	2.5[1.9-4.0]	5.3[1.9-8.0]
2009	2	2	13.4	17.9	9.3	69.5	68.8	42.8	47.5	47.4	47.1	0.9[0.4-1.6]	1.4[1.0-2.6]	1.0[0.6-1.9]	1.0[0.6-1.9]
2010	0	0	12.0	19.5	8.9	22.7	65.8	49.9	47.6	47.3	47.6	0.3[0.1-1.0]	0.9[0.4-2.0]	0.8[0.4-1.6]	3.2[2.8-5.2]
2011	2	2	14.5	17.5	10.3	12.5	103.2	37.6	48.4	48.0	47.7	1.9[2.3-3.0]	2.6[1.6-3.7]	2.2[1.4-3.3]	2.7[1.6-4.3]
2012	0	0	12.3	17.5	8.9	69.5	102.9	43.7	47.8	47.9	48.3	2.2[1.4-3.4]	3.0[1.9-4.1]	1.4[0.7-2.3]	3.9[2.4-5.9]
2013	1	1	10.9	19.1	10.6	60.5	74.5	52.7	49.7	49.6	49.6	1.0[0.5-1.9]	1.1[0.7-2.0]	1.0[0.5-2.0]	1.7[0.8-3.5]

Table 1.3. Summary table of annual levels of the previous autumn acorn crop from the ONF fructification index (south Paris Basin, data from Sécherie de la Joux, ONF) and the oak fructification index in our study site ‘La Faisanderie’, forest of Sénart (2007-2014), including the averaged spring acorn biomass and density in the study site since 2007.

Year	ONF data - South Paris Basin		Forest of Sénart - ‘Parc de La Faisanderie’		
	Previous autumn acorn crop level*	acorn crop level*	Previous autumn acorn crop level*	Acorn numbers per m ² in spring	Spring acorn biomass (g/m ²)
2006	1	-	-	No data	No data
2007	2	-	-	7 ± 2	13 ± 5
2008	2	2	2	195 ± 21	543 ± 44
2009	0	0	0	0	0
2010	2	2	2	113 ± 20	315 ± 51
2011	0	0	0	~1	~1
2012	2	2	2	87 ± 14	264 ± 40
2013	0	0	0	0	0
2014	1	1	1	55 ± 15	97 ± 23

* 0: no or almost no acorns; 1: small acorn crop; 2: large acorn crop

Capture-mark-recapture dataset

Table 1.3. Full capture-mark-recapture dataset and dataset used for the survival analysis using Huggin's robust design over the study period 2004-2013. We reported the annual number of traps (N. traps) and trapping days (N. trapping days) as well as the annual number of captures (N. capt.), number of individually marked chipmunks (N. marked ind.) and the annual number of individuals captured (N. of individuals captured) according to the age and sex of chipmunks.

Years	N. traps	N. trapping days	N. capt.	N. marked ind.	N. of individuals captured										Total	Marked before
					J1		J2		Ad		Ind.		F	M		
					F	M	F	M	F	M	F	M	F	M		
Full data set	2004	80	39	658	128	22	16	20	25	38	31	1	3	156	28	
	2005	104	64	1608	164	46	57	18	12	55	22	2	3	215	51	
	2006	104	81	1856	145	5	5	42	53	75	50	1	7	238	93	
	2007	104	83	2299	245	57	63	32	48	65	52	6	14	337	92	
	2008	104	40	1041	168	68	59	6	9	63	51	5	2	263	95	
	2009	104	45	313	62	0	0	22	28	29	26	0	0	105	43	
	2010	104	40	529	151	45	54	21	17	25	16	3	0	181	30	
	2011	104	40	601	101	10	9	30	27	38	29	4	3	150	49	
	2012	104	40	763	87	28	23	9	7	44	24	3	2	140	53	
	2013	104	40	302	33	0	4	7	0	25	22	0	0	58	25	
Data set used for survival analysis	2004	80	9	54	34	15	9	0	0	7	3	-	-	34	10	
	2005	104	15	268	85	31	37	1	0	19	5	-	-	93	24	
	2006	104	15	301	30	3	2	6	7	37	21	-	-	76	58	
	2007	104	15	387	101	31	39	0	1	32	21	-	-	124	53	
	2008	104	15	294	94	43	26	0	0	35	19	-	-	123	54	
	2009	104	15	78	9	0	0	0	0	11	14	-	-	25	25	
	2010	104	15	143	84	36	37	1	1	8	5	-	-	88	13	
	2011	104	15	165	28	9	7	1	0	22	17	-	-	56	39	
	2012	104	15	192	55	21	17	0	0	23	10	-	-	71	33	
	2013	104	15	80	6	0	2	0	0	9	6	-	-	17	15	

Abbreviations are J1: spring-born juveniles; J2: summer-born juveniles; Ad: adults; Und: undetermined age; F: females and M: males. In accordance with the assumptions under the robust design and important life history components (hibernation, first and second reproductions), April, June and August were selected as three primary sessions per year. Regarding our analysis design, the fall-winter survival of summer-born juveniles ("J2") was estimated from the most precocious juveniles (emerged in August, very few individuals). However, the summer-born juveniles that survived their first hibernation period were considered to be summer-born adults in the dataset the next year.

References:

- Efford MG (2015) secr: Spatially explicit capture-recapture models. R package version 2.9.5. <http://CRAN.R-project.org/package=secr>
- Le Coeur C, Thibault M, Pisanu B, et al. (2015) Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. *Behav Ecol* 26:1285–1291. doi: 10.1093/beheco/arv074
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L (2009) Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. *Eur J Wildl Res* 55:497–504. doi: 10.1007/s10344-009-0266-3.

Online Resource 2 – Summary tables of model selection for each parameter of the Huggin's robust design models

Summary tables of model selection results for capture (p), recapture(c), temporary migration (γ' and γ'') and survival (S) probabilities in the population of Siberian chipmunks introduced to forest of Sénart, during the 10-year study (2004-2013). Model selection is based on second-order Akaike's Information Criterion (AICc): number of parameters (np), AICc values, the The AICc difference between the best model and the current model (Δ_i) and the Akaike weight (w_i) were reported. Best models occur in bold ($\Delta_i < 2$).

The starting model tested is [$S_{(t*sex*b*a)} \gamma'$ and $\gamma''_{(t markovian*sex*b*a)}$ $C_{(sess*sex*b)}$ and $p_{(sex*b)}$].

Table 2.1. Model selection on p (capture probability) - According to the starting model, each model presented in the result table was defined by [$S_{(t*sex*b*a)} \gamma'$ and $\gamma''_{(t markovian*sex*b*a)}$ $C_{(sess*sex*b)}$].

N°	Models	np	AICc	Δ_i	w_i	Deviance
1	.	793	10059.95	0.00	0.86	5974.59
2	sex	794	10064.62	4.67	0.08	5973.62
3	b	794	10065.48	5.53	0.05	5974.48
4	b * sex	796	10076.94	16.99	0.00	5974.62

* Interaction terms; sex=sex effect; b=birth season; ‘.’=constant

Table 2.2. Model selection on c (recapture probability) - According to the model selection on p, each model presented in the result table was defined by [$S_{(t*sex*b*a)} \gamma'$ and $\gamma''_{(t markovian*sex*b*a)}$ $p(.)$].

N°	Models	np	AICc	Δ_i	w_i	Deviance
5	sess	703	9706.92	0.00	0.64	6092.90
6	year	683	9742.85	35.93	0.00	6224.55
7	year * sex	693	9777.36	70.44	0.00	6211.58
8	year * b	693	9779.85	72.93	0.00	6214.07
9	sess * b	733	9804.13	97.21	0.00	6040.68
10	sess * sex	733	9820.94	114.02	0.00	6057.49
11	year * b * sex	713	9854.10	147.18	0.00	6191.07
12	seas	676	9875.69	168.77	0.00	6390.19
13	seas * b	679	9877.61	170.69	0.00	6378.10
14	seas * sex	679	9886.95	180.03	0.00	6387.44
15	seas * b * sex	685	9898.73	191.81	0.00	6371.00
16	.	674	9903.14	196.22	0.00	6426.95
17	b	675	9906.46	199.54	0.00	6425.62
18	sex	675	9907.03	200.11	0.00	6426.19
19	b * sex	677	9912.98	206.06	0.00	6422.82
20	sess * b * sex	793	10059.94	353.02	0.00	5974.59
21	$p(\text{sess})=c(\text{sess})$	702	9708.038	1.12	0.36	6098.876
22	$p(.)=c(.)$	673	9898.952	192.03	0.00	6427.405

* Interaction terms; sex=sex effect; b=birth season; sess=session; seas=season; ‘.’=constant; p and c=capture and recapture probability respectively

Table 2.3. Model selection on γ' and γ'' (temporary migration probabilities) - According to the model selection on p and c, each model presented in the result table was defined by $[S_{(t^*sex^*b^*a)} \ C_{(sess)} \ P(.)]$. The model selection was detailed for markovian and random temporary migration.

A 3-step procedure was performed to simplify the model selection: step 1 - selection on temporal effects only; step 2 – based on the best model from step 1, we tested the interaction between temporal (i.e., seasons) and intrinsic (group) effects and step 3 – we tested the intrinsic effects only, i.e., no temporal effects (step 3).

Step	N°	Models	np	AICc	Δ_i	w_i	Deviance
Markovian temporary migration							
Step 1	23	seas * sex * b * a	311	8468.27	0.00	1.00	6307.46
Temporal effects	24	year * sex * b * a	423	8729.79	261.52	0.00	6229.36
	25	t * sex * b * a	703	9706.92	1238.65	0.00	6092.90
Step 2	26	seas	269	8386.01	0.00	0.89	6340.96
Temporal + group	27	seas * sex	275	8390.71	4.70	0.09	6329.48
	28	seas * a	275	8393.71	7.70	0.02	6332.48
	29	seas * b	275	8395.01	9.00	0.01	6333.78
	30	seas * sex * a	287	8414.38	28.37	0.00	6320.43
	31	seas * sex * b	287	8415.99	29.98	0.00	6322.04
	32	seas * b * a	287	8419.70	33.69	0.00	6325.75
Step 3	33	.	265	8411.60	25.59	0.00	6377.28
Group only	34	a	267	8411.61	25.60	0.00	6371.93
	35	b	267	8416.07	30.06	0.00	6376.39
	36	sex	267	8416.29	30.28	0.00	6376.61
	37	sex * a	271	8416.89	30.88	0.00	6366.46
	38	b * a	271	8421.12	35.11	0.00	6370.69
	39	sex * b	271	8422.43	36.42	0.00	6372.00
	40	sex * b * a	279	8431.95	45.94	0.00	6359.87
Random temporary migration							
Step 1	41	seas * sex * b * a	287	8428.41	0.00	1.00	6334.46
Temporal effects	42	year * sex * b * a	343	8532.91	104.50	0.00	6279.86
	43	t * sex * b * a	495	8904.87	476.46	0.00	6158.72
Step 2	44	seas	266	8392.73	0.00	0.52	6355.73
Temporal + group	45	seas * sex	269	8393.48	0.75	0.36	6348.43
	46	seas * a	269	8395.89	3.16	0.11	6350.85
	47	seas * b	269	8401.38	8.65	0.01	6356.33
	48	seas * sex * a	275	8404.05	11.32	0.00	6342.81
	49	seas * sex * b	275	8406.88	14.15	0.00	6345.65
	50	seas * b * a	275	8411.45	18.72	0.00	6350.22
Step 3	51	a	265	8414.46	21.73	0.00	6380.14
Group only	52	.	264	8415.04	22.31	0.00	6383.39
	53	sex * a	267	8416.41	23.68	0.00	6376.73
	54	sex	265	8417.06	24.33	0.00	6382.74
	55	b	265	8417.43	24.70	0.00	6383.11
	56	sex * b	267	8418.31	25.58	0.00	6378.63
	57	b * a	267	8419.60	26.87	0.00	6379.92
	58	sex * b * a	271	8423.26	30.53	0.00	6372.83

* Interaction terms; sex=sex effect; b=birth season; t=time; seas=season; '.'=constant

Table 2.4. Model selection on S (apparent survival probability) - According to the model selection on p, c, γ' and γ'' , each model presented in the result table was defined by [γ' and γ'' (seas markovian) C(sess) p(.)].

Type	N°	Models	np	AICc	Δ_i	w_i	Deviance
Temporal + group	59	seas * (year + sex) + b * a	73	8022.49	0.00	0.49	6449.57
	60	seas * (year + sex) + juvbs	72	8022.54	0.05	0.48	6451.78
	61	seas * (year + sex) + a	71	8028.41	5.92	0.03	6459.80
	62	seas * (year + a * (b + sex))	82	8034.00	11.51	0.00	6441.56
	63	t + sex + juvbs	69	8042.43	19.94	0.00	6478.13
	64	t + sex + b * a	70	8042.90	20.41	0.00	6476.44
	65	2seas * (year + sex) + b * a	61	8043.20	20.71	0.00	6496.02
	66	t + a * (sex + b)	71	8044.82	22.33	0.00	6476.21
	67	t + b * a	69	8047.53	25.04	0.00	6483.22
	68	t + sex * b * a	73	8048.72	26.23	0.00	6475.80
	69	t * sex + b * a	98	8048.77	26.28	0.00	6421.15
	70	t + sex + b + a	69	8050.34	27.85	0.00	6486.04
	71	t	66	8063.55	41.06	0.00	6505.68
	72	year + seas * sex + b * a	55	8076.51	54.02	0.00	6542.08
	73	year + seas * (sex + b * a)	61	8083.41	60.92	0.00	6536.23
	74	2seas + (year + sex) + b * a	52	8085.57	63.08	0.00	6557.48
	75	year + seas + sex + b * a	53	8087.68	65.19	0.00	6557.48
	76	year + sex + b * a	51	8089.38	66.89	0.00	6563.40
	77	year + sex * b * a	54	8095.40	72.91	0.00	6563.09
	78	year + seas*sex * b * a	70	8100.30	77.81	0.00	6533.85
	79	year	47	8101.08	78.59	0.00	6583.53
	80	seas * sex + b * a	46	8104.18	81.69	0.00	6588.72
	81	seas * sex + a	44	8104.69	82.20	0.00	6593.43
	82	seas * sex	43	8107.88	85.39	0.00	6598.71
	83	seas + sex + b * a	44	8113.85	91.36	0.00	6602.59
	84	sex + a	40	8115.52	93.03	0.00	6612.62
	85	sex	39	8116.15	93.66	0.00	6615.33
	86	sex * a	41	8116.89	94.40	0.00	6611.90
	87	sex * b	41	8117.81	95.32	0.00	6612.82
	88	seas + sex * b * a	47	8119.67	97.18	0.00	6602.11
	89	b * a	41	8119.85	97.36	0.00	6614.86
	90	a	39	8120.15	97.66	0.00	6619.33
	91	sex * b * a	45	8121.30	98.81	0.00	6607.94
	92	b	39	8121.34	98.85	0.00	6620.52
	93	.	38	8122.04	99.55	0.00	6623.30
	94	seas	40	8124.89	102.40	0.00	6621.98
	95	seas * sex * b * a	61	8125.18	102.69	0.00	6578.00
	96	year * sex * b * a	117	8176.58	154.09	0.00	6506.40
	97	t * sex * b * a	269	8386.01	363.52	0.00	6340.96
Sex * seas effects	98	summer*sex + b * a	44	8100.96	78.47	0.00	6589.70
	99	seas *sex + b * a	46	8104.18	81.69	0.00	6588.72
	100	seas + b * a	43	8118.62	96.13	0.00	6609.45
	101	fallwint * sex + b * a	44	8119.05	96.56	0.00	6607.79
	102	spring * sex + b * a	44	8119.71	97.22	0.00	6608.45

* Interaction terms; + additive terms; sex=sex effect; b=birth season; t=time; seas=season; ‘.’=constant; juvbs=effect of birth season on juveniles only; spring, summer or fallwint * sex= sex effect on a specific season; 2seas= only two seasons: the active season (spring and summer were pooled) and the fall-winter season.

Online Resource 3 – Goodness of fit and assumptions under the robust design

Test of closure assumption within primary sessions (i.e., the population is assumed closed to additions and deletions within a primary session) - software CloseTest (Stanley & Burnham 1999)

The full sampling design was composed of 30 primary sessions. The test of closure was performed for each primary session, except for nine of them due to sparse data.

With a significance threshold fixed at $\alpha=0.05$, the closure assumption was respected at 71.42%, i.e., 15/21 primary sessions (Stanley and Burnham test). No specific pattern was found, i.e., the violation of the assumption was found either in April, June or August for different years.

Detection of individual heterogeneity in capture probabilities - software CAPTURE (Rexstad & Burnham 1992)

The test was performed for each primary session (except for 3 of them, error message). Otis et al. (1978) defined the "appropriate model" as the simplest model that "fits" the data. Models M_t , M_b and M_h allow capture probabilities to vary by time, behavioral response and individual chipmunk respectively. Model M_{bh} , M_{th} , M_{tb} and M_{tth} were defined as the combination of the 3 types of unequal capture probabilities. Conversely, Model M_0 is the null model in which no variation is assumed (i.e., probabilities of capture are held constant).

According to the model selection procedure in CAPTURE, we found that M_0 was the appropriate model for 37% of primary sessions; M_h for 22%; M_0 and M_h for 14.81% (when the criteria value for 2 or more models exceed 0.95, the program does not just suggest 1, but names the 2 models that have the highest criteria) and the models M_{bh} , M_{th} or M_{tth} were selected for less than 8% of the primary sessions.

The results indicated a moderate heterogeneity in the chipmunk population. Heterogeneity can generate some bias in the estimation of survival (see e.g., Pledger and Efford 1998). However, it is not expected to generate differential biases among groups (e.g., sex or age classes).

Goodness of fit - Because Goodness-of-Fit (GoF) tests have not been developed for the robust design, we used two different approaches to test the fit of our data.

- 1) The GoF of the general model was tested using the approach based on cell-pooling contingency tests implemented in the software RDSURVIV (Kendall & Hines 1999).

Since our general model is i) highly parameterized and the data were sparse for some capture occasions, or ii) parameter estimates were on a boundary (zero or one), the variance inflation factor ($c\text{-hat}$) was calculated from the smallest AICc model among the default set of twelve nested models implemented in RDSURVIV (J.E. Hines pers. com): model P(T,B) S(T). This model described behavioral and temporal effects on recapture probabilities and temporal effect on survival.

P(T,B): behavioral response (i.e., the first capture probability differs from recapture probabilities within a primary session) and temporal effect (the first capture and recapture probabilities varied between primary sessions but not within primary sessions).

S(T): fully time dependent survival (i.e., time effect on survival rates).S(T): fully time dependent survival (i.e., time effect on survival rates).

No overdispersion was found (Model P(T,B)S(T): $\chi^2 = 594.990$, df = 595, p=0.494, $c\text{-hat} = 1$).

- 2) We tested the fit of data to an open population model using U-CARE (Choquet et al. 2009). The global test indicated ‘underdispersion’ ($\chi^2 = 69.971$, df = 156, p=1, $c\text{-hat}=0.45$) No trap-dependence was revealed but the results indicated moderate transience (p=0.004), which was addressed by considering age class effects (among juveniles and adults).

If $c\text{-hat} < 1$, we can either use that $c\text{-hat}$, which will reduce the variances in the models, or just use a value of 1 for $c\text{-hat}$, which leaves the variances unchanged (J.E. Hines com pers).

From the two approaches, we thus applied a conservative approach for variance adjustment (i.e., $c\text{-hat}=1$; Cooch & White 2014).

References

- Choquet R, Lebreton J-D, Gimenez O, et al. (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. Ecography (Cop) 32:1071–1074. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x
- Cooch EG, White GC (2014) Program MARK - A Gentle Introduction, 13th ed.
- Kendall WL, Hines JE (1999) Program RDSURVIV: an estimation tool for capture-recapture data collected under Pollock’s robust design. Bird Study 46:S32–S38. doi: 10.1080/00063659909477229
- Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR (1978) Statistical inference from capture data on closed animal populations. Wildl Monogr 62:3–135.
- Pledger S, Efford M (1998) Correction of bias due to heterogeneous probability in capture-recapture studies of open populations. Biometrics 54:888–898. doi: 10.2307/2533843
- Rexstad E, Burnham KP (1992) User’s guide for interactive program CAPTURE. Color. Cooperative Fish and Wildlife Research Unit
- Stanley TR, Burnham KP (1999) A closure test for time-specific capture-recapture data. Environ Ecol Stat 6:197–209.

Online Resource 4 – Models with temporal covariates

The contribution of a covariate to the model was assessed using an analysis of deviance (ANODEV). The starting model used, referred to the best model $[S_{(t + \text{sex} + b*a)} \gamma' \text{ and } \gamma'' (\text{seas markovian}) c_{(\text{sess})} p_{(.)}]$. Each model including temporal covariate was compared to the relevant constant and higher parameterized models. The Fisher values (F), p-values (pv) and R-squared values were presented. Significant models occur in bold and in italic (pv<0.05).

Table 4.1. Test for the contribution of environmental variables and chipmunk density on chipmunk survival over the study period 2004-2013.

Description	N°	Models	F _{anodev}	pv	R2
Fructification index on fall-winter and spring survival probabilities	103	<i>Fruct S_{fall-wint}</i>	8.31	0.02	0.54
	104	<i>Quadratic Fruct S_{fall-wint}</i>	6.13	0.04	0.67
	105	Fruct S _{spring next year}	0.14	0.72	0.02
Climatic variables effect on time-dependent survival	106	Temp mean S _{time}	1.16	0.29	0.04
	107	Prec mean S _{time}	0.32	0.57	0.01
Climatic variables in winter on winter survival only	108	<i>Temp mean S_{fall-wint}</i>	6.28	0.04	0.47
	109	Quadratic Temp mean S _{fall-wint}	2.86	0.13	0.49
	110	Prec mean S _{fall-wint}	2.79	0.14	0.29
	111	Quadratic Prec mean S _{fall-wint}	1.20	0.36	0.29
Climatic variables in spring on summer survival only	112	Temp mean S _{summer}	4.90	0.06	0.41
	113	Prec mean S _{summer}	0.28	0.61	0.04
Groundwater height	114	Groundwater mean S _{time}	0.01	0.93	<0.001
	115	Groundwater mean S _{fall-wint}	0.12	0.74	0.02
Density in July on fall-winter survival	116	Dens (adults only) in July S _{fall-wint}	0.29	0.61	0.04
	117	Dens (adults+young) in July S _{fall-wint}	3.02	0.13	0.30
Density (adults only) in April, June, July on S _{spring} , S _{summer} and S _{fall-winter} respectively	118	<i>Dens S_{time}</i>	4.04	0.05	0.13

S_{spring}= Apr-Jun survival; S_{summer} = Jun-Aug survival; S_{fallwint}= Aug-Mar survival; S_{time}= S_{spring}, S_{summer} and S_{fallwinter}; Fruct=fructification index of oaks in fall before hibernation; Temp and prec mean= mean temperature and precipitation between two sessions (mean temperature from April to May for S_{spring}; from June to July for S_{summer}; and from September to March for S_{fallwinter})

Fig. 4.1 Correlation between summer survival probabilities and the mean temperatures in spring. Black circles represent the estimates from a time dependent model (standard errors SE are indicated by vertical bars). The continuous line is the regression line from the survival model constrained by the amplitude of the spring temperatures (SE is indicated by the grey shade; Model 112). In 2008, the summer survival was not estimated.

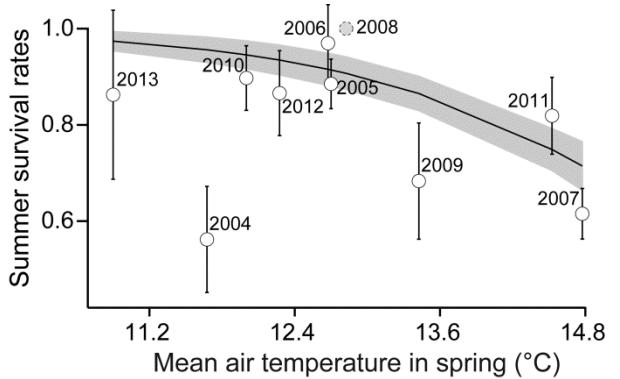
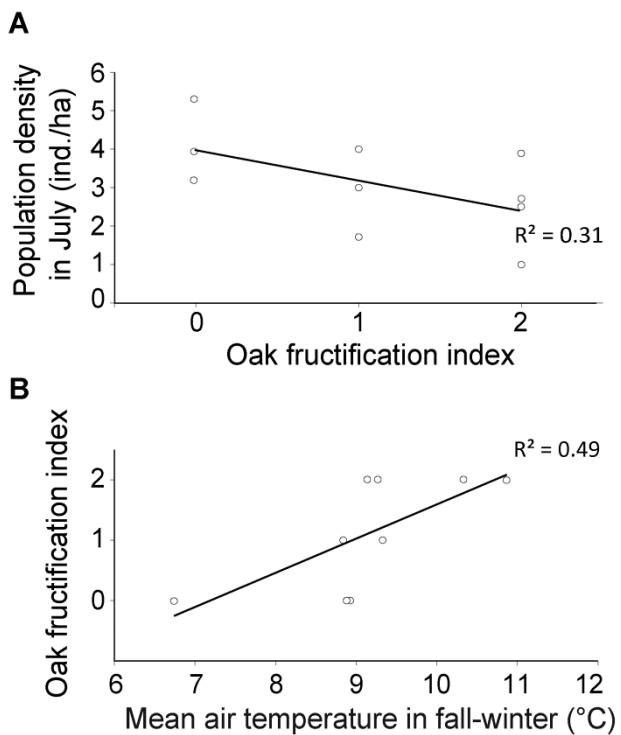


Fig. 4.2. Linear correlation between two environmental covariates: (A) the chipmunk density in July (adults and juveniles) and the oak fructification index in fall and (B) the oak fructification index in fall and the mean fall-winter air temperatures.

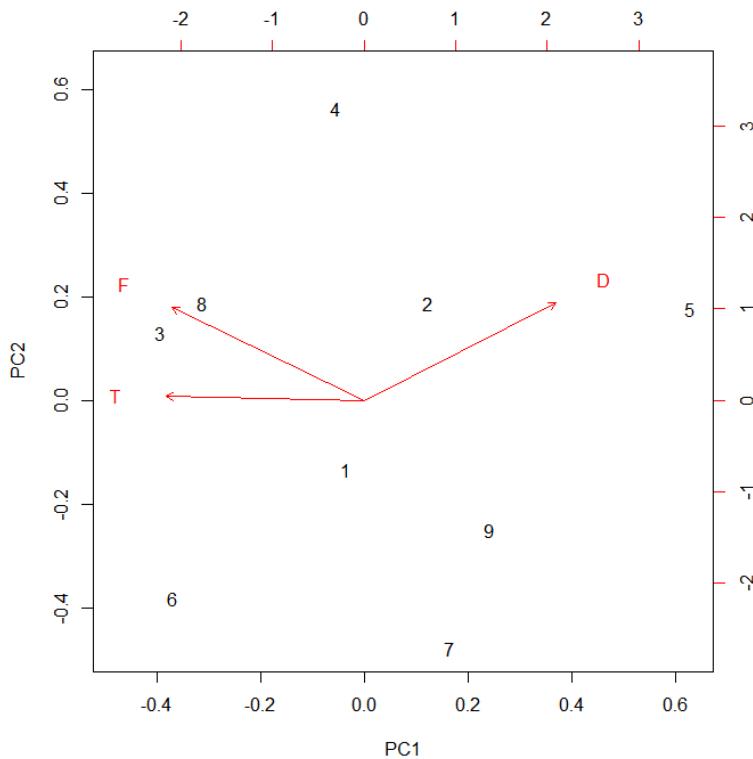


Online Resource 5 – Use of composite covariates

A. Principal Component Analysis

We performed a Principal Component Analysis (PCA) on our three temporal covariates: oak fructification index, mean air temperature in fall-winter and population density in July. The first axis of the PCA (PC1) explained 78% of the overall variance; it was used as a composite covariate for survival (see Fig. 5.1 for a graphical representation of the first two axes). As illustrated on the figure below, temperature and fructification are strongly positively correlated with each other and negatively correlated with density along PC1; thus, high values of PC1 correspond to low-resource, cold years with high chipmunk density. We then expect a negative relationship between winter survival and PC1.

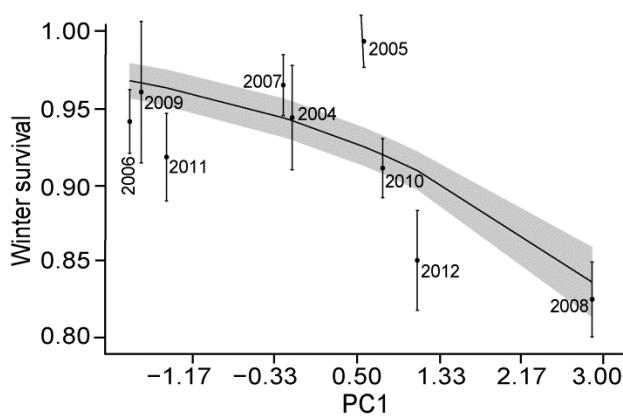
Fig. 5.1 Biplots of the two first principal components (PC1 and PC2) obtained from Principal Component Analysis of the oak fructification index (F), mean air temperature in fall-winter (T) and population density in July (D). The proportions of variance explained by PC1 and PC2 are 0.781 and 0.125, respectively.



B. Relationship between PC1 and winter survival

The composite covariate PC1 was found to be significantly and negatively correlated with the fall-winter survival probabilities of chipmunks (ANODEV: $F = 8.79$, $R^2 = 0.56$, p-value = 0.02). Winter survival decreased with high values of PC1 which correspond to low-resource, cold years with high chipmunk density (Fig. 5.2). This result supports the covariate effects discussed in the main analysis performed on each of the three temporal covariates separately (analysis and results presented in the main body of the article).

Fig. 5.2 Correlation between winter survival probabilities and the first axis (PC1) of the Principal Component Analysis. Black circles represent the estimates from a time dependent model (standard errors SE are indicated by vertical bars). The continuous line is the regression line from the survival model constrained by the amplitude of the PC1 values (SE is indicated by the grey shade).



Online Resource 5 – Estimation of life expectancy at emergence from birth burrow

Precise estimates of life expectancy at the emergence from the birth burrow were computed based on stochastic survival simulations for each category of individuals (spring-born females, summer-born females, spring-born males and summer-born males), while taking into account the difference in the duration of the “juvenile stage” for spring-born and summer-born individuals (i.e., spring-born individuals who survived their first winter were 11 months of age at the first session of the year following their birth year, while summer-born individuals were only 7 months of age).

We simply implemented newborn individuals and let them survive or die. Survival events were modelled according to Bernoulli trials. The age of death was recorded for each individual, assuming that the individuals who died between age t and $t+x$ died at the middle of the age interval (i.e., at $t+x/2$). The process was repeated 25,000 times, and the mean and variance were computed for each class of individuals.

Estimates of life expectancy at the emergence from the birth burrow (expressed in years, \pm SE) are presented in the table below.

Spring-born females	Spring-born males	Summer-born females	Summer -born males
0.876 \pm 0.005	0.714 \pm 0.004	0.454 \pm 0.004	0.381 \pm 0.003

Mean annual survival rates estimated for each age-class (juveniles and adults) were used to estimate adult life expectancy depending on sex and birth season of chipmunks ($LE = -1/\ln(\phi_{(a*b+sex)}^{annual})$).

Estimates of adult life expectancy (expressed in years, \pm SE) are presented in the table below.

Spring-born females	Spring-born males	Summer-born females	Summer -born males
0.877	0.675	1.077	0.808

These results emphasize the low and variable life expectancies at the emergence from the birth burrow (< 1 year for each category of individuals, with the emergence LE of summer-born males being less than half that of spring-born females).

Regarding our analysis design, the fall-winter survival of summer-born juveniles was estimated from the most precocious juveniles (emerged in August, very few individuals, see Supplementary Material 1). Then, life expectancy at the emergence from the nest burrow of summer-born individuals was likely to be poorly estimated due to the estimation of survival rates from few summer-born juveniles.

The adult life expectancy ranged from 8 months for spring-born males to 13 months for summer-born females.

Discussion

Dans ce chapitre, nous avons mis en évidence l'influence du cycle de vie associé à un environnement saisonnier contrasté sur les patrons de survie dans la population de tamias. Nous avons notamment observé que les taux de survie sont dépendants de la classe d'âge et du sexe des individus, et varient selon la saison considérée.

Les juvéniles ont un taux de survie légèrement plus faible que les adultes et présentent une mortalité estivale plus forte chez les mâles parmi les juvéniles nés au printemps et une mortalité hivernale plus forte chez les juvéniles nés en été relativement à ceux nés au printemps, quel que soit leur sexe. Parmi ceux survivant à leur premier hiver, nous n'observons plus d'effet de la saison de naissance à l'âge adulte et ce, quelle que soit la saison considérée. Nous montrons également que la survie hivernale des tamias (pour toutes classes d'individus) apparait affectée par les conditions environnementales (les ressources trophiques et les conditions climatiques) et la densité en tamias dans la population avant l'hibernation. Il serait intéressant d'étudier plus précisément si ces différences de survie entre saisons de naissance est observable quelles que soient les conditions environnementales caractérisant l'année de naissance des individus (effet de la cohorte). Nous pouvons supposer que la survie hivernale des deux cohortes de juvéniles soit diminuée les années où les conditions sont défavorables et/ou que les différences de survie entre saisons de naissance soient plus marquées dans ces conditions, avec d'éventuels coûts sur le plus long-terme (i.e., survie et/ou reproduction). En effet, si l'on suppose que la mortalité accrue chez les juvéniles nés en été est liée au temps plus court impari à la croissance, à la dispersion et à la recherche de nourriture et d'un nouveau terrier pour l'hibernation, les contraintes seront d'autant plus fortes dans des conditions défavorables.

Nous discutons particulièrement dans ce chapitre de la forte mortalité estivale observée chez les mâles adultes pendant l'été. Nous associons majoritairement ce résultat aux épisodes de reproduction des tamias et plus particulièrement à leur système de reproduction de promiscuité et de type « *scramble competition* ». Dans un contexte potentiel de coûts associés à la reproduction, il serait intéressant de caractériser l'influence de l'investissement reproducteur sur les patrons de survie saisonniers des individus. Cette problématique est étudiée dans le chapitre II de cette thèse où nous avons caractérisé les patrons de covariation entre une mesure d'investissement reproducteur, le statut de lactation des femelles, et la survie. Nous souhaiterions par la suite étudier plus particulièrement ces patrons de covariation chez les mâles afin de tester les hypothèses développées dans ce chapitre.

Chapitre II.

Covariation intra-annuelle entre survie et investissement reproducteur

Préambule

Chez les mammifères, la reproduction entraîne des coûts énergétiques pour les individus (liés à la lactation, à la gestation, à la recherche de partenaires ; Gittleman & Thompson 1988; Speakman 2008; Lane et al. 2010) pouvant affecter leur survie, leur croissance et/ou leur reproduction future. Associée aux coûts énergétiques, la reproduction induit également des coûts liés à la prise de risque (e.g., face à la prédatation, au parasitisme) lors des différentes étapes de la reproduction des individus (recherche du partenaire, défense du territoire, accouplement, soins parentaux,...).

Ce chapitre a pour objectif de caractériser les patrons de covariation intra-annuels entre investissement reproducteur et survie chez les femelles de la population de tamias de Sibérie afin d'identifier de potentiels coûts à court terme de leur investissement reproducteur sur leur survie.

Pour cela, nous nous sommes appuyés sur le statut de lactation (allaitante/non allaitante) des femelles à chaque saison de reproduction (printemps et été) comme une mesure d'investissement reproducteur. Afin de définir le statut de lactation d'une femelle à une saison de reproduction donnée, nous avons défini les pics de lactation saisonniers au cours des années, et nous avons considéré les données collectées au cours de ces périodes (Fig. 11). Nous avons ainsi sélectionné les périodes avril-mai et août-septembre pour caractériser, respectivement, les saisons de reproduction printanière et estivale.

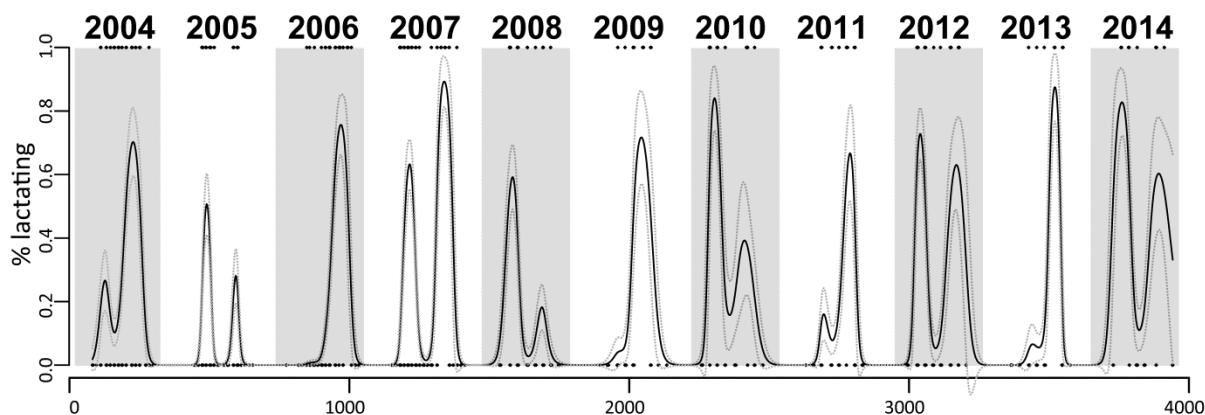


Figure 11 Variation temporelle du pourcentage de femelles allaitantes dans la population étudiée de tamias de Sibérie (date julienne depuis le 23 mars 2004). Modèle à effets mixtes additif généralisé, type binomial (GAMM binomial): edf=55.42, p<0.001, R2 ajusté = 0,33, coefficient intra-classe pour l'effet aléatoire individuel: 7,3%

Les patrons annuels de reproduction apparaissent très variables le long de la série temporelle. Ceci en observant (i) le nombre de femelles allaitantes capturées une année donnée dans la population (Fig. 12) et (ii) le nombre de juvéniles issus de chaque saison de reproduction et capturés dans leur année de naissance (Fig. 13). Selon l'année de suivi considérée et en pondérant par les différences d'effort de captures annuel, les tamias semblent parfois investir principalement dans la reproduction printanière (e.g., 2008, 2012), dans la reproduction estivale (e.g., 2006) ou bien dans les deux événements de reproduction (e.g., 2007 ; Fig. 12 et 13). Cependant, en moyenne, la variabilité interannuelle dans l'investissement reproducteur des femelles semble plus forte au printemps (reproduction quasi-absente les années 2006, 2009, 2011, 2013) alors que la reproduction estivale semble plus stable et généralement plus faible que celle du printemps, lorsque celle-ci a lieu.

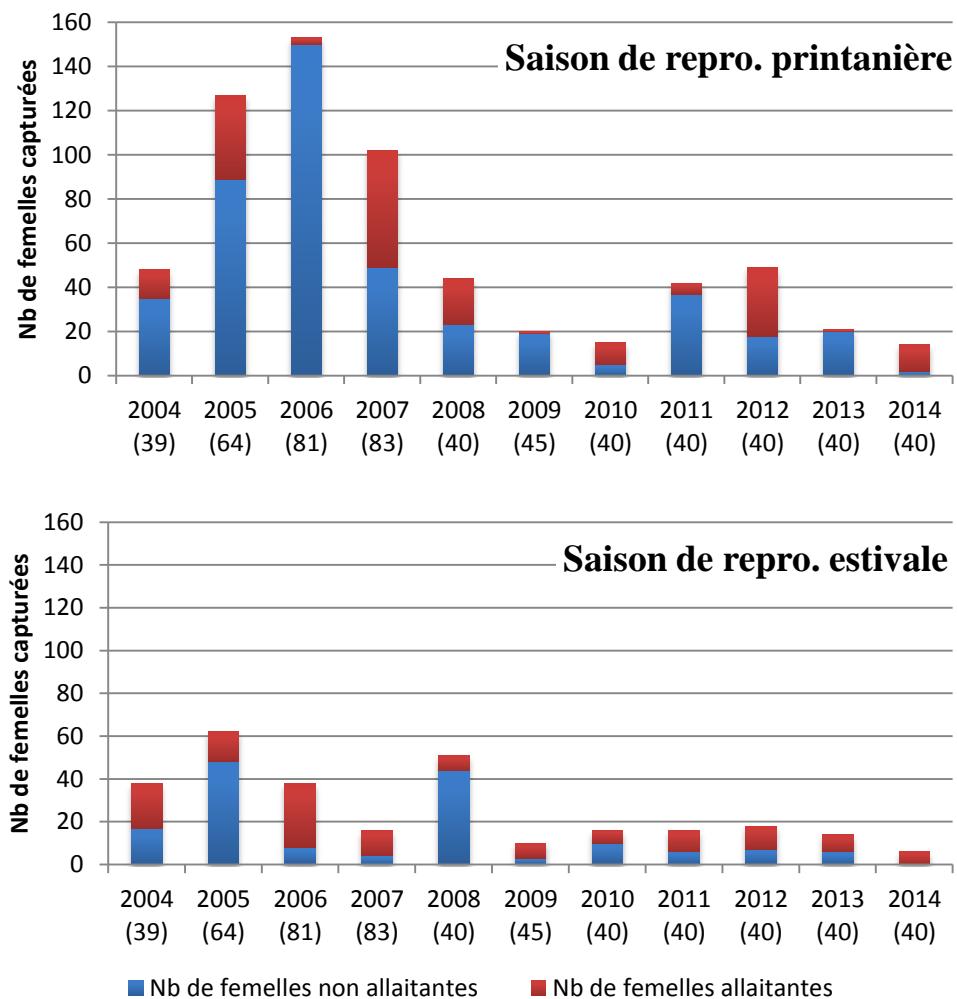


Figure 12 Nombre de femelles capturées selon l'année, leur statut de lactation (allaitante, non allaitante) aux deux saisons de reproduction : panel du haut, au printemps (avril-mai) et panel du bas, à l'été (août-septembre). Entre parenthèses : nombre de jours de capture effectués dans l'année, i.e., effort de capture.

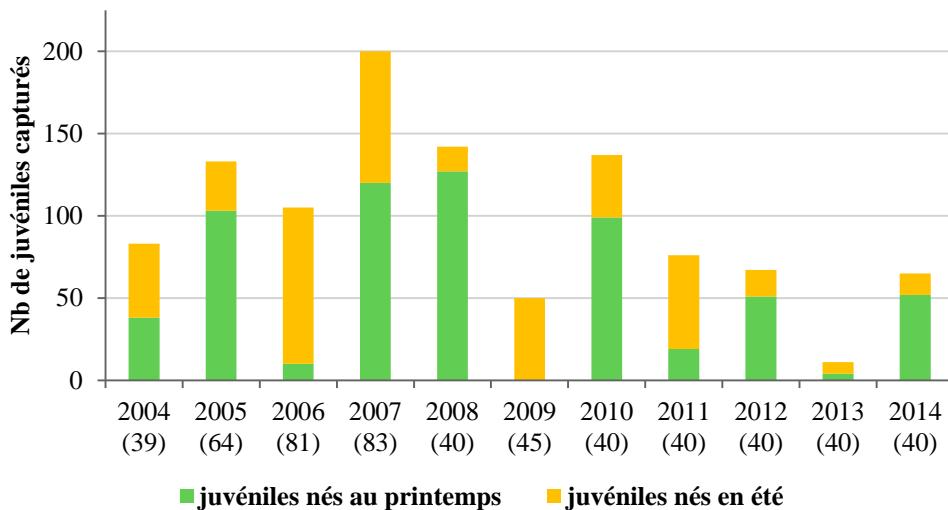


Figure 13 Nombre de jeunes capturés par an en fonction de leur saison de naissance. Entre parenthèses : nombre de jours de capture par année.

En s'appuyant sur les variations temporelles de la reproduction observées à partir des données de CMR décrites ci-dessus, l'article II s'attache à analyser les variations de survie en fonction de l'investissement reproducteur afin de répondre aux questions suivantes :

- Peut-on détecter un coût de la reproduction, à travers l'investissement reproducteur des femelles aux deux saisons de reproduction, aux dépens de la survie et de l'investissement reproducteur futur (transitions entre « états » individuels, c-à-d allaitante *versus* non-allaitante) au cours de l'été et de l'hiver (période d'hibernation) ?
- Ce coût dépend-t-il de la saison de reproduction, au printemps ou en été ?
- Existe-t-il un coût cumulé des investissements reproducteurs aux deux évènements de reproduction, et cela selon l'âge des femelles (femelles adultes de 1^{ère} année *versus* femelles de 2^{nde} année et plus) ?
- Les patrons intra-annuels de covariation entre survie et investissement reproducteur varient-ils en fonction de la fluctuation marquée de la disponibilité en ressources trophiques ?

Résumé

Les coûts énergétiques associés à la reproduction sont généralement dépendant (1) de l’investissement des organismes en termes de survie et de reproductions actuelle et future, (2) de la disponibilité des ressources trophiques, déterminant l’intensité des compromis-évolutifs, et (3) de la prédictibilité de la disponibilité des ressources associée à la capacité des individus à ajuster leur investissement reproducteur (par exemple, retarder la reproduction).

Dans cette étude, à partir de modèles multi-événements, nous avons étudié chez une population de petit rongeur hibernant itéropare, le tamia de Sibérie, (1) l’investissement reproducteur des femelles à une saison donnée, estimé à partir de leur statut de lactation, en fonction de la disponibilité des ressources et (2) les coûts potentiels associés en termes de reproduction et de survie futures. Notre population d’étude se caractérise par deux saisons de reproduction annuelles. La première a lieu au printemps et repose sur des ressources prédictibles mais hautement variables entre années, en partie accumulées sous forme de réserve par les tamias. La seconde a lieu en été et est associée à des ressources acquises directement pendant la période de reproduction, non prédictibles mais plus diversifiées qu’au printemps.

Lors des années de faible disponibilité en ressources alimentaires, nous avons mis en évidence que la reproduction printanière (mais pas la reproduction estivale) est associée à un coût différé de la reproduction sur la survie hivernale. Nous avons également montré que les femelles se reproduisent très peu au printemps suivant un automne à faible disponibilité en ressources (avant l’hibernation) alors que l’investissement reproducteur en été apparaît plus régulier entre années et généralement plus faible qu’au printemps.

Nos résultats révèlent ainsi des patrons de reproduction contrastés entre saisons chez le tamia de Sibérie : une stratégie d’« *income breeding* » en été et une stratégie de « *capital breeding* » non-stricte au printemps, associées à des coûts différents. Ces résultats mettent en évidence l’influence de la prédictibilité des ressources à une saison donnée sur les processus démographiques et l’importance de la période d’hibernation sur les stratégies reproductives saisonnières.

Article II

Cost of reproduction and seasonal reproductive tactics in a hibernating rodent

Christie Le Cœur, Benoît Pisanu, Jean-Louis Chapuis, Alexandre Robert

Adresse :

Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France.

Keywords: cost of reproduction – survival – resource predictability - income and capital breeders - *Tamias sibiricus*

[en préparation]

Abstract

Energetic costs of reproduction are generally believed to depend on (1) the relative investments of organisms in their current reproduction, future reproduction and survival, (2) the resource availability, which determines the magnitude of demographic trade-offs, and (3) the predictability of resource availability, which is critically related to the ability of organisms to modulate their reproductive investment (e.g., reproduction skipping). Here we used multi-event modeling in a population of a small iteroparous and hibernating rodent, the Siberian chipmunk to investigate (1) the female reproductive investment in a given season from the lactation status as a function of resource availability, and (2) its subsequent survival and reproduction costs. Our study population was characterized by two breeding seasons per year, the first occurring in spring and relying on predictable but variable resources externally stored prior to hibernation, and the second occurring in summer and being subject to unpredictable but diversified resources acquired from the environment during reproduction.

In years with low resource availability, we found that spring reproduction (but not summer reproduction) was associated with a delayed cost on survival over the following winter. We also found that females skipped spring reproduction in years with low resource availability before hibernation, whereas summer reproduction investment was consistent across years, and generally lower than in spring. Overall, our results uncover contrasting patterns of reproduction between the two reproductive seasons in the Siberian chipmunk: a typical income breeding strategy in summer and a non-strict capital breeding strategy in spring, with different associated costs. These findings highlight the role of predictability in seasonal resource availability in demographic processes and the critical role of hibernation in shaping reproductive strategies.

Introduction

Because time and resource are limited for an organism, life history theory predicts that investment in current reproduction constrains the energy available for maintenance, leading to trade-offs with future reproduction or survival (Stearns 1992, Roff 2002), often referred to as reproduction cost (RC; Williams 1966). In addition to energetic expenditures, another important factor affecting RC are the risks taken by individuals (e.g., predation and parasitism; Magnhagen 1991, Deerenberg et al. 1997, Ghalambor and Martin 2001, Veasey et al. 2001) at the different stages of the breeding scheme (e.g., mate acquisition, copulation, offspring production and rearing). Both energy- and risk-based explanations to the RC generally postulate that the trade-offs between current reproduction and survival and/or future reproduction are primarily related to the reproductive input of organisms, and not to its outcome (although reproductive investment and success can be positively related). At a single population level, assessments of the RC have been conducted either empirically or experimentally (e.g., Neuhaus 2000, Koivula et al. 2003), using inter-individual comparisons of reproductive investment/decision (e.g., breeders vs. non-breeders, Tavecchia et al. 2005), reproductive success (McCleery et al. 1996) or both (Huber et al. 1999, Lambin and Yoccoz 2001, Robert et al. 2012).

Although RCs have been reported in a wide phylogenetic range of species (Linden and Møller 1989, Miles et al. 2000, Reznick et al. 2000, Zera and Harshman 2001, Obeso 2002, Creighton et al. 2009), several studies concluded to its absence in a wide range of iteroparous species (Hare and Murie 1992, Dudash and Fenster 1997, Cam et al. 1998, Bonnet et al. 2002, Descamps et al. 2009). RCs are expected to vary among species with distinct life history strategies because they represent a major component and potential constraint of reproductive strategies. Such interspecific variation has been theorized with respect to the fast-slow continuum of life history strategies (Promislow and Harvey 1990, Saether and Bakke 2000, Hamel et al. 2010). In short-lived species, individuals are predicted to allocate a high reproductive investment at each of their few reproductive occasions, while the probability of survival should be low and more variable. In contrast, long-lived organisms should maximize their survival. It has been shown, for instance in some long-lived vertebrates, that investment in reproduction in a given year is negatively affected by harsh environmental conditions in that year (Cubaynes et al. 2011, Robert et al. 2014), which has been interpreted as a strategy to maximize future survival. Consequently, survival costs of reproduction are more likely to occur in short-lived species than long-lived species, whereas trade-offs between current

breeding investment and future reproductive output should be more common in long-lived species (Hamel et al. 2010).

In many studies for which RCs were not detected, the expected trade-offs were substituted by a positive covariation among fitness components (Yoccoz et al. 2002, Mauck et al. 2004, Barbraud and Weimerskirch 2005, Beauplet et al. 2006, Sanz-Aguilar et al. 2008, Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009, Lescroël et al. 2009), resulting from demographic heterogeneity (Orzack et al. 2011, Cam et al. 2013). Within a population, individuals often display substantial heterogeneity in both phenotypic quality (e.g., variation in body mass, age or experience; Forslund and Part 1995, Cam and Monnat 2000) and performance (survival, reproduction; Cam et al. 2002, Wilson and Nussey 2010), leading to coexistence of differential associations between fitness components among individuals. Such demographic heterogeneity and RCs are not mutually exclusive (Wilson and Nussey 2010) and recent studies have shown that combinations and interactions of these processes are both shaping demographic components (Lescroël et al. 2009, Robert et al. 2012). The interactions observed between RC and demographic heterogeneity reflects the strong context dependence of RC, which may be age dependent (Forslund and Part 1995, Bouwhuis et al. 2012), and mediated by environmental conditions (Toïgo et al. 2002, Török et al. 2004). Under unfavorable environmental conditions (e.g., high population density, low resource availability, high predation pressure), RC is expected to be higher or to be only apparent in such conditions (Reznick 1985), when overall energetic expenses are high (e.g. Festa-Bianchet et al. 1998, Neuhaus 2000, Tavecchia et al. 2005, Nevoux et al. 2007).

In this study, we used a 11-year of mark-recapture dataset and multievent modeling to investigate the relationships between reproduction of females at different seasons (from lactating/non-lactating status) and subsequent survival and reproduction in a short-lived iteroparous rodent, the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*). This species is characterized by two annual breeding seasons (in spring and in summer) and a hibernation period in winter. Our bi-annual time scale design allowed us to study the seasonal reproductive investment separately and to distinguish between summer survival and overwinter survival. The two reproductive events per year also permitted to investigate potential delayed RC at an intra-annual scale.

Our study population provides an original framework to contrast intrinsic and environmental factors affecting the RC, as (1) the reproduction events occurring in spring vs. summer rely on

different energetic resource availabilities. Whereas a large variety of resources is available in summer (e.g., insects, fruits, herb seeds), spring reproduction relies mostly on fallen acorns in spring and probably of food hoarded by females before hibernation (Chapuis et al. 2009), which is highly variable between years (Le Coeur et al. 2015). Long-term monitoring suggests indeed that, at the population level, interannual variation in reproduction investment is much more variable in spring than in summer (see Supplementary material 1). (2) The adult female population is constituted of a mix of spring-born and summer-born females, allowing us to relate potential RCs with an explicit source of heterogeneity.

Consequently, based on the theoretical knowledge developed on RC, we predicted that (1) female chipmunks would allocate more energy to reproduction than survival, inducing potential cost of reproduction in survival rather than in future reproduction; (2) if female RC was primarily caused by an energetic trade-off, it would have been more pronounced during the season and the years with low resource availability.

Material and methods

Study species

The Siberian chipmunk *Tamias sibiricus* is a small, diurnal and ground-dwelling sciurid with solitary and sedentary habits (Kawamichi et al. 1987, Marmet et al. 2009). In France, animals imported from South Korea (Pisanu et al. 2013) have been sold in pet shops since the 1960s (Chapuis et al. 2009) and populations were observed as soon as a decade later in several suburban forests and urban parks, representing now a tenth established populations (Chapuis et al. 2009, Pisanu et al. 2013).

In France, chipmunks hibernate from September-October to March and can reproduce twice a year (Marmet et al. 2012). They use a single burrow to hibernate and several burrows during the year (B. Pisanu, Unpublished). This species exhibits a scramble competition mating system with a breeding period extending from late February until the first half of July with two peaks of births, one in the spring (i.e., mainly in April with juveniles emerging from their birth burrow from May to June) and the second in the summer (i.e., mainly in July with emergence from late August to September; Marmet et al. 2012). All juveniles were classified as either “spring-born” or “summer-born” juveniles (see below and Supplementary material 1). Regardless of the birth season, the large majority of individuals only become sexually mature in their second year of life (after their first hibernation). Adults weigh approximately 100g (no sexual dimorphism). Before entering hibernation (between August and October),

adults and juveniles store food (tree fruits, mainly *Quercus* spp., *Carpinus betulus* and *Prunus avium*) providing energy source during the hibernation period. In summer, the chipmunk diet is wide-ranging and mainly composed of insects (e.g. Coleoptera, Lepidoptera), fruits (e.g. cherry, hazelnuts, and blackberry) and herb seeds (Chapuis et al. 2009).

Study site and data collection

Our study site, a 14-ha area, was located at ‘La Faisanderie’ in the temperate Forest of Sénart (3200 ha; 48°39’N, 02°29’E), 22 km southeast of Paris, France. Throughout the study site, chipmunks were monthly live-trapped in baited Sherman traps during their activity period from March to October over the 2004-2014 period (see detailed trapping design in Supplementary material 1). At first capture, chipmunks were ear-tagged and implanted with a subcutaneous transponder chip (Marmet et al. 2009). At each trapping event, the date and trap location were recorded, as well as the chipmunk identity. Body mass, age (adult or juvenile, based on the date of capture and body mass), birth season (spring-born or summer-born individuals) and sex were also noted at the first capture of an individual in a trapping session. We monitored the lactation status of every female (i.e., lactating or non-lactating) captured within a trapping session, on the basis of size and color of the nipples indicating lactation activities. After being handled, the chipmunks were released at their point of capture.

Acorn availability (*Quercus robur* and *Q. petraea*) before hibernation is known to be mainly relevant for chipmunk survival over the hibernation period (Le Coeur et al. unpublished data). We defined two acorn availability levels: “low” and “high” to model the effect of resource availability on the covariation between lactation status and survival (see Supplementary material 2, Analysis 4).

Data used for analysis

To assess the effect of reproduction investment on survival pattern, we considered the capture histories of adult females only, over the 2004-2014 period. The few females reproducing in their birth year (two out of the 178 spring-born juveniles noted lactating during the summer reproduction in their year of birth) were not considered in the analysis. The sampling design was composed of 22 capture sessions (two intra-annual sessions over 10 years), resulting in 508 observations of 262 adult female chipmunks. Because the lactation periods of the breeding seasons spread out on several months and overlapped at the boundary of each season, we considered the peak percentage of lactating females for the spring and the summer

reproductive seasons (GAMM analysis, Supplementary material 1) to define two 2-month periods, April/May and August/September respectively, during which females were classified as lactating (L hereafter) or truly non-lactating (NL hereafter; i.e., the individuals captured at the boundaries of the lactation period were not accounted for). Females captured at least once within these spring and summer reproduction periods were assigned with the recorded lactation status. The time interval from April/May to August/September and August/September to April/May were referred to as “summer” and “winter” periods respectively. Females captured the year following their birth were classified as yearlings (YL hereafter) and females captured after their second hibernation period were classified as older females (OLD hereafter).

Multi-event and multi-state capture-recapture modeling

We analyzed the 262 individual capture histories, using multi-event and multistate capture-recapture models, with the program E-SURGE 1.8.9 (Pradel 2005, Choquet et al. 2009a). In the multistate framework, three basic types of parameters were estimated: the initial state probabilities (from Π -vector), the between-state transition probabilities (probabilities of transition between states and survival from Ψ -matrix and Φ -matrix respectively), and the event probabilities p (from B-matrix). Multi-event models extend the multistate models by considering that the state of an individual can be imperfectly determined when it is observed. In such models, the B-matrix is subdivided into two matrices, the P-matrix for recapture probabilities and D-matrix for probabilities to confirm the uncertain states when detected. We modeled the between-state transitions (Ψ) conditional on chipmunk survival (Φ).

To allow comparison of estimates between seasons, we specified unequal time-intervals between sampling occasions (expressed in months). Parameters were estimated simultaneously by standard maximum likelihood procedures and models were ranked using Akaike’s Information Criterion adjusted for small sample size (AICc; Burnham & Anderson 2002).

Reproductive investment and short-term survival (Analysis 1) - We first studied the effect of reproduction investment of females at each breeding season (spring and summer) on the following survival interval (summer and winter respectively), using a multi-event framework. Female chipmunks were marked as juveniles (>58%), adults or unknown age class and thus entered the dataset as adults at a varying age (i.e., YL, OLD or unknown adult age UNKN). To model age effects, age classes were defined as states. For each individual, we constructed

a multievent capture–recapture history, with the observation records ‘event’ referring to the combination of lactation status (NL or L) and age-classes (YL, OLD or UNKN) that carry uncertainty on the age class of an individual at a given sampling occasion. We began to model recapture, survival, and transitions processes by the following general model: Φ (from * bs * seas) Ψ (from * to * bs * seas) p (effort + seas * from * bs) Π (to) assuming for survival (Φ) and transition (Ψ) probabilities an effect of the current season (“seas”, summer or winter), of the birth season of individuals (“bs”) and the states (combination of lactation status and age), varying by state of departure, noted “from” for Φ and varying by state of departure and state of arrival, noted “from * to” for Ψ . In this model, the probability of recapture, p , varied according to the season, the birth season, the states of departure, and with an additive effect of the monitoring effort (i.e., groups of years for which the total number of capture days in the year differ, see Supplementary material 1), noted “effort.” The initial state vector Π was defined gathering the initial proportion of individuals in each state (“to”).

As a general approach, we started model selection by testing temporal, state and group effects and their interaction on p , then we used the most-parsimonious p model to model Ψ and finally Φ (the complete set of models tested are in Supplementary material 2).

Spring reproductive investment and delayed effect on winter survival (Analysis 2) – Here, we performed the same analysis as described above, but designed the multievent capture-recapture history to test specifically the potential delayed effect of spring reproductive investment on overwinter survival (rather than immediate, summer, survival). Lactation statuses were noted “NL1” for non-lactating in spring and “L1” for lactating in spring (details in Supplementary material 2).

Cumulative effect of spring and summer reproductive investments on winter survival (Analysis 3) - The third analysis consisted in evaluating the cumulative effect of females’ spring and summer reproductive investment on winter survival. Based on the two previous analyses, female survival was not significantly affected by age state and therefore this factor was not considered here to simplify the analysis design. We considered eight states based on spring and summer information. In this analysis, individuals captured in summer could be NL1-NL2 (non-lactating in spring, non-lactating in summer), NL1-L2 (non-lactating in spring, lactating in summer), and so on (details in Supplementary material 2).

Effect of the resource availability on survival, initial-state and between-state transition probabilities - Based on the three analysis designs previously described, we tested the effect of resource availability before hibernation (“low” or “high” years) on the following winter (year t) and summer (year $t+1$) survival Φ and transition probabilities between states Ψ as well as initial state probabilities Π (the complete set of models tested in Supplementary material 2).

Goodness of fit – A goodness-of-fit (GOF) test was performed using U-CARE version 2.3.2 (Choquet et al. 2009b) to check whether the general models of the three analyses fitted our data. Because there is currently no general procedure for GOF of general multievent models, we incorporated the effects observed when examining the goodness of fit of (i) the simplified multistate model with states related to the lactation status only (no age states and no uncertainty) and (ii) the CJS model (i.e., ‘not seen’ and ‘seen’) to our multi-event models. ‘Underdispersion’ was revealed ($c\text{-hat} < 1$) for the three general models tested. We thus choose to apply a variation inflation factor of 1 ($c\text{-hat} = 1$).

Results

Initial state, recapture probabilities and average survival patterns

The analysis of individual initial states indicated a high proportion of non-lactating females, which was more marked in spring-born yearling females (spring-born: 75% NL vs 22% L, $n=71$ and summer-born: 56% NL vs 37% L) and strongly varied between years (detailed analysis of initial states is presented in Supplementary material 2).

The value of recapture probability ranged between 0.59 (95% CI: 0.48 - 0.69) and 0.81 (95% CI: 0.50 - 0.95).

The averaged survival rates (monthly estimates) were high at both seasons ($S_{\text{summer}} = 0.91 \pm 0.02$, $S_{\text{winter}} = 0.92 \pm 0.01$). No survival differences between age classes and birth season groups were detected. Models including intra- and inter-annual variation in survival probabilities (time effect, i.e., year * season interaction) were consistently highly preferred (M20 vs M25 $\Delta_{\text{AICc}} = 23.94$).

Immediate and delayed effects of the reproductive investment on survival

With respect to the immediate effects of reproductive investment on survival, model selection revealed that the females lactating in spring (L1) had slightly lower summer survival than non-lactating females (NL1; see M26 and M27 in Table 1). In contrast, we found no evidence

of a negative effect of the summer reproductive investment on subsequent overwinter survival.

With respect to the delayed effects of reproductive investment, we found strong evidence of a negative effect of spring reproduction on the following winter survival (M67 vs M73 $\Delta\text{AICc} = 14.3$; Table 1). When considering the lactation status of females at both breeding seasons, the results revealed that the negative correlation between spring lactation and winter survival only occurred in females that did not reproduce in summer (Table 1, M78). These survival results are summarized in Fig. 1.

Table 1. Best model structures in each of the three stages of modelling survival and reproductive effort. Model selection is based on second-order Akaike's Information Criterion (AICc). Number of parameters (np), deviances, AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model (ΔAICc) were reported. The best structures for recapture (p), transition (Ψ) and initial states (Π) probabilities were assessed by previous model selection (see detailed results in main text and in Supplementary material 2).

Index	Survival models	np	AICc	ΔAICc	Deviance
Analysis 1 - Survival and reproductive effort					
20	Φ (time)	50	2253.65	0	2142.49
22	Φ (year * lactspring only)	61	2269.88	16.23	2130.92
24	Φ (year + lactspring only)	42	2272.14	18.49	2180.38
25	Φ (.)	30	2277.59	23.94	2213.69
26	Φ (lactspring 2parameters)	31	2278.28	24.63	2212.11
27	Φ (seas)	31	2279.65	26.00	2213.48
Analysis 2 - Survival and delay effect of spring reproductive effort					
65	Φ (time + L1vsNL1)	53	2201.05	0	2082.44
66	Φ (year + L1vsNL1 * seas)	44	2207.94	6.89	2111.39
67	Φ (L1vsNL1 * seas)	34	2221.70	20.65	2148.67
68	Φ (L1vsNL1 * seas + bs)	36	2225.43	24.38	2147.78
69	Φ (from * seas)	38	2230.35	29.30	2148.03
73	Φ (seas)	30	2236.00	34.95	2172.10
Analysis 3 - Survival and cumulative effect of spring and summer reproductive efforts					
78	Φ (L1NL2 vs others)	53	1964.18	0	1845.58
79	Φ (L1NL2 * bs vs others)	55	1967.76	3.58	1844.13
80	Φ (L1VSNL1 * seas)	58	1974.93	10.75	1843.69
81	Φ (seas)	50	1977.74	13.56	1866.58
82	Φ (from * seas)	62	1983.41	19.23	1841.85

Abbreviations are **year**=variation by year; **seas**= variation by season, **time**=variation by year*seas; **bs**=variation by birth season; **lactspring only**= variation by lactation status (L or NL) in spring on summer survival only (i.e., no effect of lactation status on winter survival); “.”=constant (no effect considered); **lactspring 2parameters** = effect of status ‘lactating’ in spring (L1) versus the group of non-lactating status in spring and non-lactating/lactating status in winter (NL1, L2, NL2); **L1vsNL1**=variation by the lactation status in spring only (i.e., lactating or non-lactating status in spring reproduction); **from**=variation by states of departure (i.e., NL; L1; NL1-NL2; NL1-L2; L1-NL2; L1-L2; Nocaptseas1). Forces rows in Φ matrix to differ; **L1NL2 vs others**=effect of the state L1NL2 versus other lactation states versus state nocaptseas1; * Interaction terms; + additive terms

Reproductive investment and between-state transition probabilities

The transition probabilities between states at each season were influenced by departure and arrival states (Supplementary material 2, M13). We showed that the reproductive investment in summer_(t) was high among yearlings, regardless of their reproductive investment in spring_(t) (Ψ_{L-NL} (95% CI) = 0.41(0.24 - 0.60) and Ψ_{NL-L} (95% CI) = 0.55 (0.42 - 0.67)), whereas older females generally participated to only one of the reproduction seasons in the year, in spring or in summer (Ψ_{L-NL} (95% CI) = 0.67 (0.46-0.84) and Ψ_{NL-L} (95% CI) = 0.66 (0.47-0.81); Fig. 2). Regarding overwinter transitions, the probability to be lactating in spring_(t+1) was related to the lactation status before hibernation for both age classes, with higher transition rates between states NL-NL and L-L than NL-L and L-NL ($\Psi_{L-L} \geq 0.67$ and $\Psi_{NL-NL} \geq 0.68$). Our results also suggested that the transition probabilities L-L and NL-NL were higher for summer-born females at both seasons than spring-born females. However, the transition LY-LOLD and NLY-NLOLD from summer_(t) to spring_(t+1) were comparable between spring-born and summer-born females (see Supplementary material 2, M13 vs M14, $\Delta_{AICc} = 0.17$).

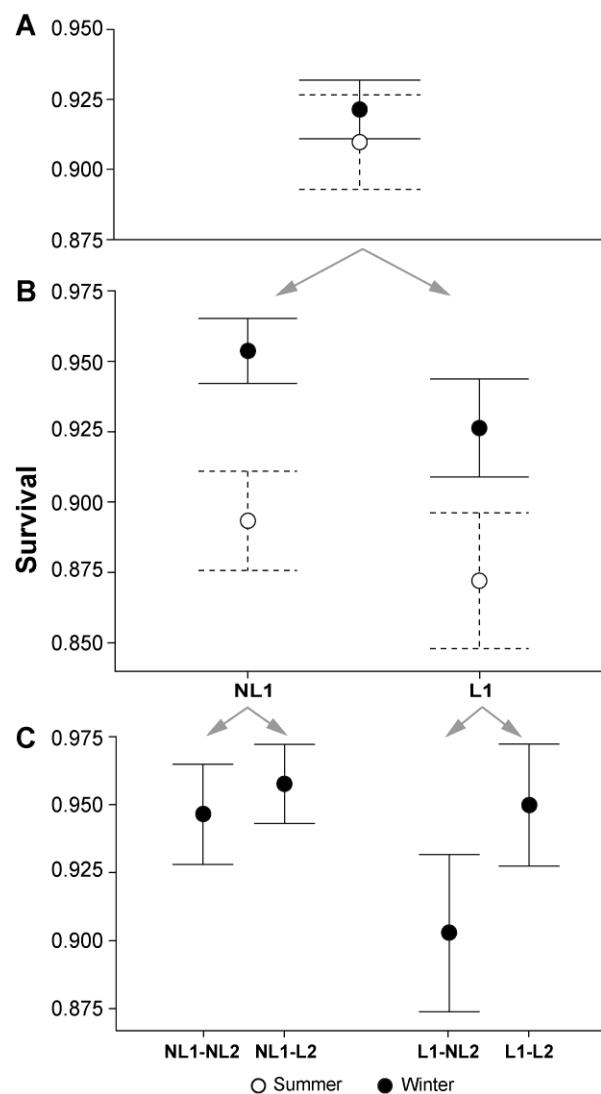


Figure 1. Seasonal variation in survival probabilities (monthly estimates) of adult female Siberian chipmunks (A) according to the reproductive investment in spring (B; NL1/L1) and the cumulative effect of spring and summer investments (NL1-NL2, NL1-L2, L1-NL2 and L1-L2) on winter survival (C). The summer and winter survival ($\pm SE$) were represented by white and black circles, respectively. The abbreviations are: NL1-NL2: non-lactating females in spring and in summer; NL1-L2: non-lactating females in spring, lactating in summer; L1-NL2 : lactating in spring, non-lactating in summer; and L1-L2: lactating females in spring and in summer. Survival estimates derived from M73, M67 and M82 (Table 1).

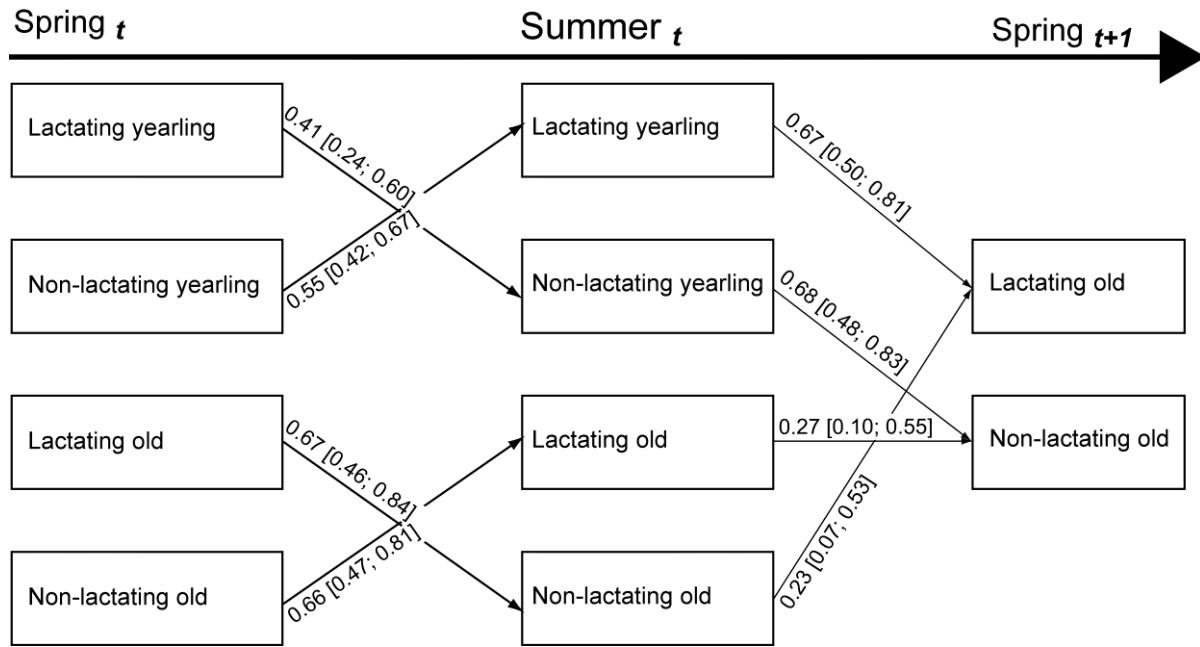


Figure 2. Estimates (95% confidence intervals in brackets) of state-transition probabilities between each breeding seasons (spring and summer reproduction events) from the multi-event framework of analysis 1. The between-states probabilities were estimated from Model 13 (Supplementary material 2). Some state-transition probabilities were not directly estimated in E-SURGE software but can be easily calculated from 1 minus the complementary state transition probabilities (e.g., the state-transition probabilities between lactating yearling in spring from lactating yearling in summer is equal to: 1 - the transition probabilities between lactating yearling in spring from non-lactating in summer, i.e., 1 - 0.41 = 0.59).

Resource availability on survival and between-state transition probabilities

The resource availability before hibernation (year t) strongly affected the survival and state-transition probabilities of female Siberian chipmunks during the winter (year t) and the next summer (year $t+1$; subsequent model indices correspond to models shown in Table 2). First, the delayed effect of reproductive investment in spring on the next winter's survival was observed only in years with low acorn availability (M113 and M121, Analyses 2 and 3). Additionally, we emphasized differences between age groups, revealing higher winter mortality in yearlings than in older females in 'low years' (M92, M93 and M111, Analyses 1 and 2). Second, in low years, most females were found non-lactating in Spring_{t+1} (NL1-OLD $_{\text{Spring}(t+1)}$ = 77%; M84) and tended to be non-lactating in Summer_{t+1} . The few lactating females in Spring_{t+1} (i.e., L1-OLD) survived less in Summer_{t+1} (M111).

In contrast, no age effect and delay effect of lactation were found in years with high resource availability. The 'high' years were characterized by higher winter and summer survival than 'low' years, regardless of age classes and lactation status, and by higher reproductive investment in the following year.

Table 2. Results of model selection using resource availability covariate to constrain survival probabilities of lactating/non-lactating female chipmunks. Model selection is based on second-order Akaike's Information Criterion (AICc). Number of parameters (np), deviances, AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model (Δ AICc) were reported. See the complete model selection in Supplementary material 2.

Index	Survival models	np	AICc	Δ AICc	Deviance
Fructification, survival and between-state transitions - Analysis 1					
<i>From Φ (seas)</i>					
83	Ψ (from * to * seas)	31	2279.65	0	2213.48
84	Ψ (from * to * (fructgoodseas 1_{t+1} + fructgoodseas 2_t) + to * (fructbadseas 1_{t+1} + fructbadseas 2_t))	39	2280.80	1.15	2196.14
<i>From Ψ (f.to * seas)</i>					
92	Φ [seas1 + fructbadseas 2_t * [age+bs] + fructgoodseas 2_t)	35	2253.12	0	2177.78
93	Φ (seas1 + fructbadseas 2_t * age + fructgoodseas 2_t)	33	2253.53	0.41	2182.79
94	Φ (seas1 + fructseas 2_t)	32	2254.69	1.57	2186.24
95	Φ (seas1 + fructbadseas 2_t * [age+lact] + fructgoodseas 2_t)	34	2254.93	1.81	2181.89
Fructification, survival and delay effect of reproductive effort - Analysis 2					
111	Φ (fructgoodseas 1_{t+1} + fructbadseas 1_{t+1} * (L1-OLD vs others) + fructgoodseas 2_t + fructbadseas 2_t * age)	50	2240.47	0	2129.31
112	Φ (fructgoodseas 1_{t+1} + fructbadseas 1_{t+1} * (L1-OLD vs others) + fructgoodseas 2_t + fructbadseas 2_t * [age+lact])	51	2241.09	0.62	2127.45
113	Φ (fructbadseas $1_{t+1}2_t$ * L1VSNL1 + fructgoodseas $1_{t+1}2_t$)	50	2242.20	1.73	2131.04
Fructification, survival and cumulative effect of spring and summer reproductive efforts - Analysis 3					
121	Φ (seas1 + fructseas 2_t + from)	57	1951.00	0	1822.31
123	Φ (seas1 + fructseas 2_t + (L1NL2 vs others) * bs)	65	1963.80	12.80	1814.38
124	Φ (L1NL2 vs others)	53	1964.18	13.18	1845.58

Abbreviations are **seas**= variation by season, **L1vsNL1**=variation by the lactation status in spring only (i.e., lactating or non-lactating status in spring reproduction); **from**=variation by state of departure. Forces rows in Φ matrix to differ; **f.to**= variation by states of departure and arrival. Forces rows and columns in Ψ matrix to differ; **fructgoodseas 2_t** and **fructbadseas 2_t** = effect of small ("bad") or large ("good") crop size before hibernation in year t on the transition probability in winter, the same year t (seas 2_t); **fructgoodseas 1_{t+1}** and **fructbadseas 1_{t+1}** = effect of small ("bad") or large ("good") crop size before hibernation in year t on the transition probability in summer (seas 1_{t+1}) the next year $t+1$; **seas1**= no effect of fructification on the transition probability in summer; **fructbadseas 1_{t+2} , and fructgoodseas 1_{t+2}** = effect of small ("bad") or large ("good") crop size before hibernation in year t respectively, on the transition probabilities seas 2_t and seas 1_{t+1} ; **L1-OLD vs others**= effect of the state L1-OLD versus other states (NL1/L1-YL, NL1-OLD) versus nocaptseas1; **fructseas 2_t** = effect of the resource availability (from the fructification index) before hibernation in year t on the transition probability in winter in the same year t ; **lact**=variation by lactation status (non-lactating/lactating); **age**=variation by age classes (YL or OLD); * Interaction terms; + additive terms

Discussion

According to life history theories, short-lived species have evolved a fast-life history strategy and show lower temporal variance in reproductive investment than long-lived species (Hamel et al. 2010). Unfavorable environmental conditions, such as food limitation, are expected to cause or to accentuate a decrease in survival in short-lived species.

Reproduction investment and costs in Siberian chipmunks

Here we investigated the co-variation patterns between survival and reproductive investment at a bi-annual time scale in a wild population of Siberian chipmunks. In line with the theoretical expectations, our results highlighted a reproduction cost (RC) on survival rather than on breeding investment and only in years with low resource availabilities. Studying the RC at a bi-annual time scale allowed us to underscore that reproductive investment in the season immediately preceding the onset of hibernation (i.e., summer reproduction) did not influence subsequent overwinter survival. In contrary, strong evidence of negative delayed effect of early reproductive investment (spring reproduction) on the following winter survival was detected in unfavorable years. More specifically, survival cost appeared to affect females that invested in spring but not in summer reproductions (i.e., L1-NL2), involving potential demographic heterogeneity (Cam et al. 2002, 2013, Steiner and Tuljapurkar 2012), as females lactating at both breeding seasons (i.e., L1-L2) did not suffer survival costs. We also showed that both yearlings and older females skipped spring reproduction in years following unfavorable resource availability before hibernation. Older females appeared to skip reproduction in the following summer as well, contrary to yearlings. Such reproduction skipping challenges theories predicting high and constant reproductive investment at each of the few reproductive events occurring in a short-lived species (Fuchs 1982, Wolff 1992, Pilastro et al. 2003, Hamel et al. 2010).

The variety of reproductive strategies and associated RCs has been mostly investigated through comparative approaches among species (Jönsson 1997, Hamel et al. 2010), or in the context of demographic heterogeneity (Acker et al. 2014), but rarely at an intra-annual level in the same species. We develop below, the idea that reproductive strategies change according to the breeding season of Siberian chipmunks, and postulate that this inter-seasonal variation in strategies is critically linked to the variation in resource predictability within the year.

Income versus capital breeders

In small mammals, the reproduction investment is mainly related to resource availability (Humphries et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Boutin et al. 2006, Lebl et al. 2011). Small mammals are generally considered as typical income breeders, meaning that individuals use the energy acquired during the reproductive period rather than stored energy (Stearns 1992, Jönsson 1997). An income breeder may adjust its food intake very precisely to changes in demands. In contrast, in capital breeders, which rely on stored resources prior to a

reproductive attempt (Stearns 1992, Jönsson 1997, Bonnet et al. 1998), the amount of resources is determined in advance (Jönsson 1997) and cannot be adjusted. The income *versus* capital dichotomy is critically linked with the predictability in resource availability for two main reasons: (i) the income strategy is considered optimal in predictable environments (Jönsson 1997) while the capital strategy is optimal in unpredictable resource conditions (Jönsson 1997, Stephens et al. 2014), (ii) the capital strategy can be considered as a means to improve resource predictability for reproduction (Jönsson 1997). High resource predictability should favor the adaptive adjustment of female reproductive investment to match the environmental conditions (Switzer 1993, Dall et al. 2005, Robert et al. 2014) so that individuals can avoid the important costs of reproduction by skipping reproduction during unfavorable years (Cubaynes et al. 2011) or inversely, highly investing when resource availability is high.

In many mammalian hibernators, reproduction commonly occurs immediately following the spring emergence (Humphries et al. 2003, Frick et al. 2010), involving that the energy available for individuals for spring reproduction is either associated to body-fat reserves and/or residual food hoarded in cache and burrow (Humphries et al. 2003), and with additional food remaining available in the habitat at the emergence.

In the Siberian chipmunk, the resources available for spring reproduction correspond to remaining energy-rich seeds (mainly acorns, also including hornbeam nuts: Chapuis et al. 2009), either stored by the female prior to the hibernation or still available on the ground. Acorn productions were highly variable among years during our study (Le Coeur et al. 2015). One consequence is that the amount of available energy to be stored by each female for spring reproduction was highly predictable, favoring in turn the adjustment of their investment.

Hibernation, predictability and speed of life history

The relationship between resource predictability and plasticity in reproduction investment of females was previously hypothesized in another Sciurid, the North American red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*), in which cones stored from the previous autumn corresponded to the food available during reproduction, but no adjustment was detected (Descamps et al. 2009, see also the study of Davis et al. 2005 in the long-lived Parasitic Jaegers *Stercorarius parasiticus*). In contrast, and in agreement with our results, reproduction skipping to cope unfavorable environmental conditions was previously observed in another small hibernator, the fat dormouse (*Glis glis*), in which high reproductive rate occurs in mast-seeding years

(beech seeds) whereas reproduction skipping is observed in years of mast failure (Pilastro et al. 2003). Such risky reproductive strategy can be compensated by an increase of survival in the non-reproductive years, which is suggested by the observation of survival rates in years of mast failure twice as high as in mast-seeding years, as well as higher life expectancy in dormouse populations facing seed masting than in other dormouse populations (Pilastro et al. 2003, Ruf et al. 2006, Lebl et al. 2011). In another pulse resource system, the eastern chipmunk (*Tamias striatus*), a small mammal hibernator, was found to anticipate seed masting events (American beech, *Fagus grandifolia*) by increasing reproductive effort prior to masts (autumn beech productions) and by skipping reproduction prior to and after complete mast failures (Bergeron et al. 2011). As an energy-saving strategy, hibernation can be associated with relatively slower life histories than non-hibernating mammals of similar size (Turbill et al. 2011, Ruf et al. 2012), due to potentially delayed reproduction (e.g., first reproduction after the first hibernation rather than during the year of birth) or/and longer longevity through increased survival during the winter food shortage. Such effects can also mitigate the theoretical expectation of high reproductive investment at each reproductive event in a short-lived species (Gaillard and Yoccoz 2003, Speakman 2008, Hamel et al. 2010).

Distinct breeding strategies across seasons?

Contrary to dormouses, Siberian chipmunks in Sénart have two reproduction seasons in the year. In comparison with spring, summer reproduction appears to be more stable among years but with generally lower investment, as the number of summer-born juveniles captured after emergence and the related number of lactating females are lower (Supplementary material 1). Resource availability for this second reproduction event is more wide-ranging (Chapuis et al. 2009). In our analysis, the reproductive investment in summer did not induce any winter survival cost whatever the resource availability before hibernation (i.e., mast year or not), which may indicate that individuals can compensate RC by acquiring resources during reproduction. This hypothesis is consistent with an income breeder strategy (i.e., the typical strategy in non-hibernating rodents), in which potential RCs may be masked due to the ability of breeders to compensate for increased energetic demands of reproduction (Koivula et al. 2003).

Overall, we uncover distinct breeding strategies across seasons in the Siberian chipmunk: a typical income breeding strategy in summer and a non-strict capital breeding strategy in

spring, with different carry-over effects and associated costs. These findings highlight the key roles of hibernation and predictability in seasonal resource availability in shaping reproductive strategies.

Acknowledgements We are thankful to the National Forests Office (Office National des Forêts, France) for financial support and for allowing fieldwork in the site ‘La Faisanderie’ (Forest of Sénart, France). This work was also funded by the Conseil Régional d’Île-de-France, the Conseil Départemental des Hauts-de-Seine and the Ministère de l’Ecologie, du Développement durable et de l’Energie (MEDDE). We are thankful to F. Bart, A. Bouiges, A. Bourgeois, N. Boyer, C. Huchery, C. Jérusalem, J. Marmet, M. Marsot and M. Roussel for their contribution in mark-recapture monitoring.

References

- Acker, P. et al. 2014. Heterogeneity of reproductive age increases the viability of semelparous populations. - *Funct. Ecol.* 28: 458–468.
- Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in Blue Petrels. - *Ecology* 86: 682–692.
- Beauplet, G. et al. 2006. Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: Evidence of senescence and individual quality. - *Oikos* 112: 430–441.
- Bergeron, P. et al. 2011. Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks. - *Ecology* 92: 2027–2034.
- Bonnet, X. et al. 1998. Capital versus income breeding : an ectothermic perspective. - *Oikos* 83: 333–342.
- Bonnet, X. et al. 2002. Reproduction in a typical capital breeder: costs, currencies, and complications in the aspic viper. - *Ecology* 83: 2124–2135.
- Boutin, S. et al. 2006. Anticipatory reproduction and population growth in seed predators. - *Science* (80-.). 314: 1928–1930.
- Bouwhuis, S. et al. 2012. The forms and fitness cost of senescence: age-specific recapture, survival, reproduction, and reproductive value in a wild bird population. - *Am. Nat.* 179: E15–E27.
- Burnham, K. and Anderson, D. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. - Springer Science & Business Media.
- Cam, E. and Monnat, J.-Y. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: The role of heterogeneity among age classes. - *J. Anim. Ecol.* 69: 380–394.
- Cam, E. et al. 1998. Are adult nonbreeders prudent parents? The Kittiwake model. - *Ecology* 79: 2917–2930.
- Cam, E. et al. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. - *Am. Nat.* 159: 96–105.

- Cam, E. et al. 2013. Looking for a needle in a haystack: inference about individual fitness components in a heterogeneous population. - *Oikos* 122: 739–753.
- Chapuis, J.-L. et al. 2009. Datasheet on *Tamias sibiricus*. CABI, Wellingford, UK (<http://www.cabi.org/isc/>).
- Choquet, R. et al. 2009a. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. - In: Modeling demographic processes in marked populations. Springer U. pp. 845–865.
- Choquet, R. et al. 2009b. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. - *Ecography* (Cop.). 32: 1071–1074.
- Creighton, J. C. et al. 2009. Cost of reproduction, resource quality, and terminal investment in a burying beetle. - *Am. Nat.* 174: 673–684.
- Cubaynes, S. et al. 2011. To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. - *Biol. Lett.* 7: 303–306.
- Dall, S. R. X. et al. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. - *Trends Ecol. Evol.* 20: 187–193.
- Deerenberg, C. et al. 1997. Reproductive effort decreases antibody responsiveness. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 264: 1021–1029.
- Descamps, S. et al. 2009. Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. - *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 276: 1129–1135.
- Dudash, M. R. and Fenster, C. B. 1997. Multiyear study of pollen limitation and cost of reproduction in the iteroparous *Silene virginica*. - *Ecology* 78: 484–493.
- Festa-Bianchet, M. et al. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. - *Am. Nat.* 152: 367–379.
- Forslund, P. and Part, T. 1995. Age and reproduction in birds - Hypotheses and tests. - *Trends Ecol. Evol.* 10: 374–378.
- Frick, W. F. et al. 2010. Influence of climate and reproductive timing on demography of little brown myotis *Myotis lucifugus*. - *J. Anim. Ecol.* 79: 128–36.
- Fuchs, S. 1982. Optimality of parental investment : the influence of nursing on reproductive success of mother and female young house mice. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 39–51.
- Gaillard, J.-M. and Yoccoz, N. G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? - *Ecology* 84: 3294–3306.
- Ghalambor, C. K. and Martin, T. E. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. - *Science* (80-.). 292: 494–497.
- Hamel, S. et al. 2009. Individual variation in reproductive costs of reproduction : high-quality females always do better. - *J. Anim. Ecol.* 78: 143–151.
- Hamel, S. et al. 2010. Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. - *Ecol. Lett.* 13: 915–35.
- Hare, J. F. and Murie, J. O. 1992. Manipulation of Litter Size Reveals No Cost of Reproduction in Columbian Ground-Squirrels. - *J. Mammal.* 73: 449–454.
- Huber, S. et al. 1999. Reproductive effort and costs of reproduction in female European ground squirrels. - *Oecologia* 121: 19–24.

- Humphries, M. M. et al. 2003. The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. - *Physiol. Biochem. Zool.* 76: 165–179.
- Jönsson, K. I. 1997. Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. - *Oikos* 78: 57–66.
- Kawamichi, M. et al. 1987. Social organization of solitary mammals. - In: *Animal societies: theories and facts*. Y. Ito, J. Japan Science Society press, Tokyo, pp. 173–188.
- Koivula, M. et al. 2003. Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in bank vole. - *Ecology* 84: 398–405.
- Lambin, X. and Yoccoz, N. G. 2001. Adaptive precocial reproduction in voles: Reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. - *J. Anim. Ecol.* 70: 191–200.
- Le Coeur, C. et al. 2015. Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. - *Behav. Ecol.* 26: 1285–1291.
- Lebl, K. et al. 2011. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. - *Ecography (Cop.)* 34: 683–692.
- Lescroël, A. et al. 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. - *J. Anim. Ecol.* 78: 798–806.
- Linden, M. and Møller, A. P. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. - *Trends Ecol. Evol.* 4: 367–371.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. - *Trends Ecol. Evol.* 6: 183–6.
- Marmet, J. et al. 2009. Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. - *Eur. J. Wildl. Res.* 55: 497–504.
- Marmet, J. et al. 2012. Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 1449–1457.
- Mauck, R. A. et al. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. - *Evolution (N. Y.)* 58: 880–885.
- McCleery, R. H. et al. 1996. Nest predation and delayed cost of reproduction in the great tit. - *J. Anim. Ecol.* 65: 96–104.
- Miles, D. B. et al. 2000. Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. - *Evolution (N. Y.)* 54: 1386–1395.
- Neuhaus, P. 2000. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spemophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 75–83.
- Nevoux, M. et al. 2007. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. - *J. Anim. Ecol.* 76: 159–167.
- Obeso, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. - *New Phytol.* 155: 321–348.
- Orzack, S. H. et al. 2011. Static and dynamic expression of life history traits in the northern fulmar *Fulmarus glacialis*. - *Oikos* 120: 369–380.
- Pilastro, A. et al. 2003. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. - *Ecology* 84: 1784–1792.

- Pisanu, B. et al. 2013. Narrow phylogeographic origin of five introduced populations of the Siberian chipmunk *Tamias* (*Eutamias*) *sibiricus* (Laxmann, 1769) (Rodentia: Sciuridae) established in France. - *Biol. Invasions* 15: 1201–1207.
- Pradel, R. 2005. Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. - *Biometrics* 61: 442–447.
- Promislow, D. E. L. and Harvey, P. H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. - *J. Zool.* 220: 417–437.
- Reznick, D. N. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. - *Oikos* 44: 257–267.
- Reznick, D. et al. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. - *Trends Ecol. Evol.* 15: 421–425.
- Robert, A. et al. 2012. The interaction between reproductive cost and individual quality is mediated by oceanic conditions in a long-lived bird. - *Ecology* 93: 1944–1952.
- Robert, A. et al. 2014. Nest fidelity is driven by multi-scale information in a long-lived seabird. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281: 20141692.
- Ruf, T. et al. 2006. High survival in poor years: life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. - *Ecology* 87: 372–381.
- Ruf, T. et al. 2012. Survival, Aging, and Life-History Tactics in Mammalian Hibernators. - In: Ruf, T. et al. (eds), *Living in a Seasonal World: Thermoregulatory and Metabolic Adaptations*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 123–132.
- Sæther, B.-E. and Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. - *Ecology* 81: 642–653.
- Sanz-Aguilar, A. et al. 2008. The cost of reproduction and experience-dependent vital rates in a small petrel. - *Ecology* 89: 3195–3203.
- Speakman, J. R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363: 375–398.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. - Oxford: Oxford University Press.
- Steiner, U. K. and Tuljapurkar, S. 2012. Neutral theory for life histories and individual variability in fitness components. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109: 4684–4689.
- Stephens, P. a. et al. 2014. Capital and income breeding: the role of food supply. - *Ecology* 95: 882–896.
- Switzer, P. V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. - *Evol. Ecol.* 7: 533–555.
- Tavecchia, G. et al. 2005. Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. - *J. Anim. Ecol.* 74: 201–213.
- Toïgo, C. et al. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. - *Ecoscience* 9: 427–433.
- Török, J. et al. 2004. Unpredictable Food Supply Modifies Costs of Reproduction and Hampers Individual Optimization. - *Oecologia* 141: 432–443.
- Turbill, C. et al. 2011. Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. - *Proc. Biol. Sci.* 278: 3355–63.

- Veasey, J. S. et al. 2001. A hidden cost of reproduction: the trade-offs between clutch size and escape take-off speed in female zebra finches. - *J. Anim. Ecol.* 70: 20–24.
- Weladji, R. b et al. 2008. Heterogeneity in individual quality override costs of reproduction in female reindeer. - *Oecologia* 156: 237–247.
- Williams, G. C. 1966. Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. - *Am. Nat.* 100: 687–690.
- Wilson, A. J. and Nussey, D. H. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. - *Trends Ecol. Evol.* 25: 207–214.
- Wolff, J. O. 1992. Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. - *Nature* 359: 409–410.
- Yoccoz, N. G. et al. 2002. Costs of reproduction in common eiders (*Somateria mollissima*): An assessment of relationships between reproductive effort and future survival and reproduction based on observational and experimental studies. - *J. Appl. Stat.* 29: 57–64.
- Zera, A. J. and Harshman, L. G. 2001. The physiology of life-history trade-offs in animals. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 95–126.

Supplementary material 1 – Temporal patterns of female reproductive effort in the introduced population of Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*), monitored since 2004 in ‘La Faisanderie’, Forest of Sénart, France

Siberian chipmunks can reproduce twice a year, in spring and in early summer. In our study, we monitored the lactation status of every adult female (i.e., lactating or non-lactating; $N_{females}=262$) captured within a trapping session, on the basis of size and color of the nipples indicating lactation activities.

To assess the effect of reproduction investment on survival pattern, we considered the capture histories of adult females only, over the 2004-2014 period. Because the lactation period of the breeding seasons spread out on several months and overlapped at the boundary of each season, we were based on the peak percentage of lactating females for the spring and the summer reproductive seasons (binomial GAMM analysis, Fig. 1.1) to define two 2-month periods, April/May and August/September respectively, during which the females were classified lactating (L hereafter) or truly non-lactating (NL hereafter; i.e., the individuals captured at the boundaries of the lactation period were not accounted for, Fig. 1.1 and Table 1.1). Females captured at least once among a 2-month period (referring to the spring or the summer reproduction) were assigned with the recorded lactation status.

The temporal pattern of reproductive investment was highly variable among years, with years in which reproduction occurs at one season only (spring or summer) or at both seasons with equal or different intensity (see Tables 1.1, 1.4 and Fig. 1.1). The same pattern was observed in annual numbers of spring-born and summer-born juveniles captured in their year of birth (Table 1.4).

Considering the fact that recapture probability is less than 1 and differ among sessions, the mean and the variance in spring reproductive investment of females are higher than in summer reproduction. For example, they skipped the spring reproduction in 2006, 2009, 2011 and 2013 whereas the population investment was high in spring 2012 and 2014 (Table 1.1). In summer, chipmunk reproduction appears to be more stable among years but involve a low or a medium reproductive investment.

According to the age of females, reproductive investment during the spring breeding event is consistently higher in older females (higher number and percentage of lactating older females than lactating yearlings; Table 1.2 and 1.3).

Figure 1.1 Temporal variation of the percentage of lactating females in the population (julian date since March 23th, 2004). Binomial GAMM fit: edf=55.42, p<0.001, R2-adjusted=0.33, intra-class coefficient for individual level random effect: 7.3%

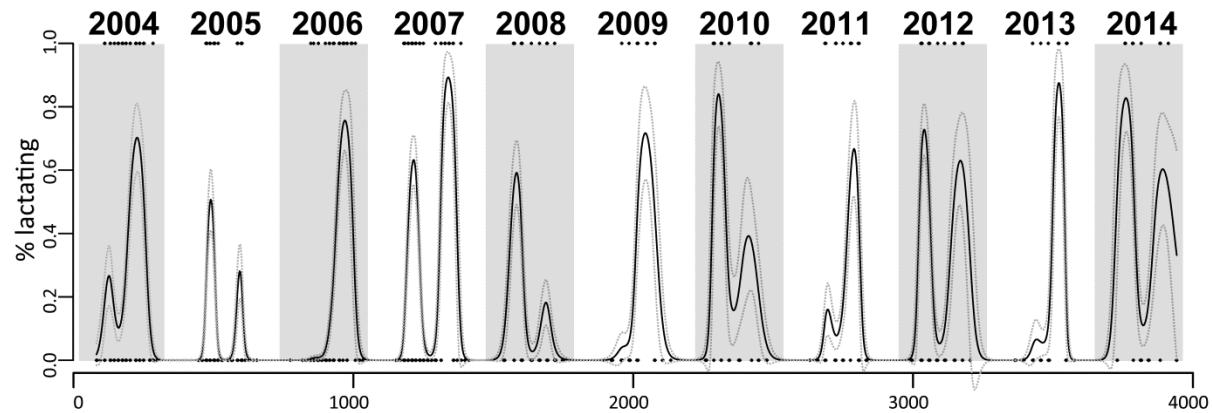


Table 1.1 Annual numbers of lactating (L) and non-lactating (NL) female chipmunks at both breeding seasons, i.e., in spring (April-May) and in summer (August-September) reproductions. The percentage of lactating females at each breeding event was also reported.

Year	Spring reproduction				Summer reproduction			
	NL	L	% lact	NL+L	NL	L	% lact	NL+L
2004	35	13	27	48	17	21	55	38
2005	89	38	30	127	48	14	23	62
2006	150	3	2	153	8	30	79	38
2007	49	53	52	102	4	12	75	16
2008	23	21	48	44	44	7	14	51
2009	19	1	5	20	3	7	70	10
2010	5	10	67	15	10	6	38	16
2011	37	5	12	42	6	10	63	16
2012	18	31	63	49	7	11	61	18
2013	20	1	5	21	6	8	57	14
2014	2	12	86	14	0	6	100	6

Table 1.2 Annual numbers of lactating (L) and non-lactating (NL) female chipmunks at both breeding seasons, i.e., in spring and in summer reproductions according to the age of females: yearlings (i.e., female captured the year after their year of birth, i.e., 1st year as adult), older females (i.e., >1 year as adult) and captured as adult with imprecise age ('unkn. age'). The percentages of lactating females at each breeding event and for each category of individuals were also reported.

Year	Spring reproduction (Apr-May)									Summer reproduction (Aug-Sep)								
	Yearlings			Older females			Unkn. age			Yearlings			Older females			Unkn. age		
	NL	L	%lact	NL	L	%lact	NL	L	%lact	NL	L	%lact	NL	L	%lact	NL	L	%lact
2004	8	2	20	*NA	NA	NA	27	11	29	2	5	71	*NA	NA	NA	15	16	52
2005	34	9	21	29	22	43	26	7	21	17	5	23	19	3	14	12	6	33
2006	65	0	0	67	3	4	18	0	0	2	12	86	6	13	68	0	5	100
2007	36	15	29	12	35	75	1	3	75	2	6	75	2	5	71	0	1	100
2008	13	10	44	6	10	63	4	1	20	19	2	10	16	4	20	9	1	10
2009	8	0	0	9	1	10	2	0	0	1	3	75	2	2	50	0	2	100
2010	2	3	60	1	4	80	2	3	60	4	3	43	4	2	33	2	1	33
2011	21	2	9	9	2	18	7	1	13	2	7	78	3	0	0	1	3	75
2012	8	12	60	6	11	65	4	8	67	5	3	38	0	5	100	2	3	60
2013	8	0	0	9	1	10	3	0	0	1	5	83	2	1	33	3	2	40
2014	1	1	50	0	7	100	1	4	80	0	1	100	0	2	100	0	3	100

*The capture-recapture monitoring started in 2003 with 19 days of captures, during which some individuals were marked. Captured as juveniles in 2003, chipmunks were considered as yearlings the next year, in 2004 whereas we were unable to age the other individuals (captured as adult with imprecise age in 2003).

Table 1.3 Total numbers of lactating (L) and non-lactating (NL) female chipmunks at both breeding seasons (in spring and summer) according to the age of adult females (1st year as adult, i.e., yearling; 2nd year, 3rd year, 4th year, 5th year as adult and adult with imprecise age 'Ad' and '>1st year' for females with imprecise age but older than yearlings) and their birth season (spring-born and summer-born females and 'unk' for unknown birth season when precise age is unknown)

		1st yr		2 nd yr		3 rd yr		4 th yr		5 th yr		>1 st yr		Ad		
		NL	Spr. born	Sum. born	Unkn.	Unkn.										
Spring repro.	NL	117	87	33	28	8	8	1	4	0	0	66	66	95		
	L	22	32	25	13	4	10	1	1	0	2	40	40	38		
Summer repro.	NL	18	37	7	10	7	3	1	1	0	0	25	25	44		
	L	33	19	8	13	1	1	0	3	0	0	11	11	43		

Table 1.4 Annual numbers of juvenile chipmunks, first captured during their year of birth according to the sex, birth season (spring- or summer-born juveniles).

Year	Monitoring effort (N. of capt. days)	Number of captured juveniles					
		Spring-born juveniles			Summer-born juveniles		
		♀	♂	♀+♂	♀	♂	♀+♂
2004	39	22	16	38	20	25	45
2005	64	46	57	103	18	12	30
2006	81	5	5	10	42	53	95
2007	83	57	63	120	32	48	80
2008	40	68	59	127	6	9	15
2009	45	0	0	0	22	28	50
2010	40	45	54	99	21	17	38
2011	40	10	9	19	30	27	57
2012	40	28	23	51	9	7	16
2013	40	0	4	4	7	0	7
2014	40	24	28	52	6	7	13

Population monitoring

In our study site ‘La Faisanderie’ (14 ha; 48°39’N, 02°29’E), a grid made of 80 geo-localized traps was used in 2004 and was surrounded by 24 extra traps during the subsequent years. Two monthly capture sessions were performed at 15-days intervals, each consisting of 3 and 2 consecutive trapping days in 2004 and 3 and 5 consecutive days between 2005 and 2007. From 2008 onward, only a 5-day long trapping session was carried out each month. Because yearly differences in trapping effort (i.e., total number of capture days in a year, see Table 1.4) biased estimates of recapture probability, we distinguished three groups of years in all analyses (2004, 2005-2007 and 2008-2014; noted ‘effort’ in the manuscript and Supplementary material 2).

Supplementary material 2 – Summary tables of model selection for each parameter of the three multi-state and multi-event analyses.

Analysis 1 - Reproductive investment and short-term survival of adult female Siberian chipmunks

Using a multi-event framework, we studied the influence of the reproductive investment (from lactation status) in spring and in summer breeding seasons on the following survival, during the ‘summer’ (Apr/May-Aug/Sep) and the ‘winter’ (Aug/Sep- Apr/May) intervals respectively. The framework consisted in 5 states and 7 events as listed below.

Summary tables of model selection results were presented for encounter (p), between-state transition (Ψ), survival (Φ) and initial state (Π) probabilities in the population of Siberian chipmunks introduced to Forest of Sénart, from the 11-year monitoring study (2004-2014; Tables 1, 2 and 3). Model selection is based on second-order Akaike’s Information Criterion (AICc).

5 STATES:

D=Dead
NL-YL= non-lactating yearling
L-YL = lactating yearling
NL-OLD= non-lactating older female
L-OLD= lactating older female

7 EVENTS:

0 = not captured
1 = captured non-lactating yearling
2 = captured lactating yearling
3 = captured non-lactating older female
4 = captured lactating older female
5 = captured non-lactating unknown age
6 = captured lactating unknown age

Table 1. Summary table of multi-event model selection results for encounter (p), between-state transition (Ψ) and survival (Φ) probabilities (Analysis 1). The number of parameters (np), AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model (ΔAICc) were reported. Best models occur in bold ($\Delta\text{AICc}<2$).

Step	Index	Models	AICc	ΔAIC_c	np	Deviance
<u>General model:</u> Φ (from * bs * seas) Ψ (from * to * bs * seas) p (effort + seas * from * bs) Π (to) D(from)						
Step 1	1	p (effort * seas + age)	2380.41	0	86	2172.87
Selection on p	2	p (effort * seas)	2380.94	0.53	85	2176.30
	3	p (effort * seas + lact)	2383.47	3.06	86	2175.93
	4	p (effort + seas + age)	2392.27	11.86	85	2187.63
	5	p (effort + seas)	2392.39	11.98	84	2190.63
	6	p (effort + seas * lact)	2394.56	14.15	86	2187.02
	7	p (effort + seas * age)	2395.17	14.76	86	2187.63
	8	p (effort + seas + from)	2396.33	15.92	87	2185.87
	9	p (effort + seas * bs)	2401.63	21.22	88	2188.24
	10	p (effort)	2402.78	22.37	83	2203.90

	11	p (effort + seas * from)	2403.07	22.66	90	2183.79
	12	p (effort + seas * from * bs)	2440.80	60.39	106	2172.23
Step 2	13	Ψ (from * to * seas)	2311.77	0	53	2193.16
Selection on Ψ	14	Ψ (from * to * seas + bs)	2311.94	0.17	55	2188.31
	15	Ψ (from * to * bs * seas)	2380.94	69.17	85	2176.30
	16	Ψ (from * to + seas)	2472.85	161.08	46	2371.47
	17	Ψ (from * to)	2483.68	171.91	45	2384.72
	18	Ψ (from * to * year)	2518.15	206.38	120	2203.11
	19	Ψ (from * to * time)	2576.81	265.04	174	2045.93
Step 3	20	Φ (time)	2253.65	0	50	2142.49
Selection on Φ	21	Φ (year)	2268.75	15.1	40	2181.72
	22	Φ (year * lactspring only)	2269.88	16.23	61	2130.92
	23	Φ (year+seas)	2271.04	17.39	41	2181.65
	24	Φ (year + lactspring only)	2272.14	18.49	42	2180.38
	25	Φ (.)	2277.59	23.94	30	2213.69
	26	Φ (lactspring 2parameters)	2278.28	24.63	31	2212.11
	27	Φ (seas)	2279.65	26	31	2213.48
	28	Φ (age)	2279.76	26.11	31	2213.59
	29	Φ (lact)	2279.85	26.2	31	2213.69
	30	Φ (lactspring only)	2280.56	26.91	32	2212.11
	31	Φ (bs)	2281.11	27.46	32	2212.66
	32	Φ (lactspring 2parameters + bs)	2281.77	28.12	31	2211.03
	33	Φ (lact + seas)	2281.88	28.23	32	2213.44
	34	Φ (lact + age)	2282.03	28.38	32	2213.58
	35	Φ (lact * seas)	2282.34	28.69	33	2211.60
	36	Φ (lact * bs)	2283.86	30.21	35	2208.52
	37	Φ (lact + age + seas)	2284.04	30.39	33	2213.30
	38	Φ (age * seas)	2284.05	30.4	33	2213.32
	39	Φ (from)	2284.30	30.65	33	2213.57
	40	Φ (lact * seas + age)	2284.61	30.96	34	2211.58
	41	Φ (bs * seas)	2287.45	33.8	35	2212.11
	42	Φ (seas + lact + bs + age)	2287.55	33.9	35	2212.21
	43	Φ (age * bs)	2287.63	33.98	35	2212.29
	44	Φ (year * seas * lact)	2288.63	34.98	71	2123.18
	45	Φ (from * seas)	2291.55	37.9	37	2211.57
	46	Φ (lact * bs * seas)	2292.75	39.1	41	2203.36
	47	Φ (from * bs)	2297.10	43.45	41	2207.71
	48	Φ (from * bs * seas)	2311.77	58.12	53	2193.16

Abbreviations are **year**=variation by year; **seas**= variation by season, **time**=variation by year*seas; **bs**=variation by birth season; **age**=variation by age classes (YL or OLD); **lact**=variation by lactation status (L or NL); “.”=constant (no effect considered); **lactspring only**= variation by lactation status (L or NL) in spring on summer survival only (i.e., no effect of lactation status on winter survival); **lactspring 2parameters** = effect of status ‘lactating’ in spring versus the group of non-lactating status in spring and non-lactating/lactating status in winter; **effort**=variation by monitoring effort (number of capture days in the year); **from**=variation by state of departure (i.e., age * lact interaction) or event. Forces rows in Φ and p matrices to differ; **to**= variation by state of arrival or of first encounter. Forces columns in Ψ matrix or Π vector to differ; **from * to** = variation by states of departure and arrival. Forces rows and columns in Ψ matrix to differ. * Interaction terms; + additive terms.

We performed additional model selections from slightly parameterized starting models (i) on Ψ , by testing specific hypotheses related to variation of transition probabilities by state of departure and/or state of arrival and (ii) on Π , by testing the effect of seasons, birth seasons and states (Table 2 and 3).

Table 2. Additional model selection on between-state transition probabilities (Ψ), testing the effect of state of departure (from) and/or state of arrival (to) on Ψ .

Step	Index	Models	AICc	ΔAIC_c	np	Deviance
Selection on Ψ	49	Ψ (from * to * seas)	2279.65	0	31	2213.48
from Φ_{seas} $\mathbf{P}_{\text{effort}} \times \text{seas}$	50	Ψ (to * seas)	2391.47	111.82	23	2343.19
Π_{to} \mathbf{D}_{from}	51	Ψ (from * seas)	2403.66	124.01	23	2355.38
	52	Ψ (seas)	2451.18	171.53	17	2415.93
	53	Ψ (from * to)	2458.01	178.36	23	2409.73
	54	Ψ (to)	2460.26	180.61	19	2420.70
	55	Ψ (from)	2465.27	185.62	19	2425.72

Abbreviations are **seas**= variation by season; **from *** **to**= variation by states of departure and arrival. Forces rows and columns in Ψ matrix to differ; **from**=variation by state of departure only. Forces rows in Ψ matrix to differ; **to**= variation by state of arrival. Forces columns in Ψ matrix to differ. * Interaction terms.

Table 3. Additional model selection on initial state probability (Π), testing the effect of season, chipmunk birth season and female initial states (to= NLyl, Lyl, NLold, Lold) on Π

Step	Index	Models	AICc	ΔAIC_c	np	Deviance
Selection on Π	56	Π (to * seas * bs)	2179.15	0	64	2032.37
from Φ_{time} $\Psi_{\text{f,to}* \text{seas}}$	57	Π (to * seas)	2252.19	73.04	53	2133.58
$\mathbf{P}_{\text{effort}} \times \text{seas}$ \mathbf{D}_{from}	58	Π (to)	2253.65	74.50	50	2142.49
	59	Π (to * year)	2271.77	92.62	80	2081.42
	60	Π (to * time)	2289.69	110.54	110	2008.17

Abbreviations are **year**=variation by year; **seas**=variation by season; **time**=variation by year*seas; **bs**=variation by birth season; **to**=variation by state of first encounter. Forces columns in Π vector to differ. * Interaction terms.

The maximum likelihood estimates (MLEs) for the initial state probabilities $\Pi(\text{to})$ refer to the proportion among the newly encountered individuals in each state (Pradel 2005). In our data set, more than 80% of the female chipmunks were first encounter in spring (April/May) and less than 7% entered the dataset as older females, due to high monitoring effort. Focusing on female yearlings at the spring occasion (Π (to * seas), M57), we found that 64% versus 30% of yearling females (the last 6% referred to older individuals) were non-lactating during the spring reproduction event. The high proportion of non-lactating females is more marked in spring-born yearling females (spring-born: 0.75% NL vs 0.22% L, n=71 and summer-born: 0.56% NL vs 0.37% L, n=60; M56) and strongly varies between years with a proportion of non-lactating females in spring close to unity in 2006, 2009, 2011 and 2013 ($n_{(NL+L)2006}=40$, $n_{(NL+L)2009}=12$, $n_{(NL+L)2011}=22$ and $n_{(NL+L)2013}=11$; M60).

Analysis 2 - Spring reproductive investment (NL1/L1) and delayed effect on winter survival

We evaluated the effect of spring reproductive investment (NL1/L1) of yearlings and older females on their summer and winter survival. We defined five states and 7 events in a multi-event framework (see below).

5 STATES:

D=Dead
NL1-YL= non-lactating in spring, yearling
L1-YL = lactating in spring, yearling
NL1-OLD= non-lactating in spring, older fem.
L1-OLD= lactating in spring, older female

7 EVENTS:

0 = not captured in spring or in summer
1 = capt. non-lactating in spring, yearling
2 = capt. lactating in spring, yearling
3 = capt. non-lact. in spring, older female
4 = capt. lactating in spring, older female
5 = capt. non-lact. in spring, unknown age
6 = capt. lact. in spring, unknown age
7 = not captured in spring

Because the states referred to the spring reproduction event only, (i) we did not considered the effect of states as predictor of p and (ii) the transition probabilities in summer were fixed as no transition between different states were possible (e.g., only the transition from NL1-YL to the same state NL1-YL is possible in summer). We considered the following model as the most general model: Φ (from * bs * seas) Ψ (from * to * bs * seas) p (effort * seas) Π (to).

Table 4. Testing for delay effect of spring lactation on winter survival probability. The summary of multi-event model selection results for encounter (p), between-state transition (Ψ) and survival (Φ) probabilities were described (Analysis 2). Model selection is based on second-order Akaike's Information Criterion (AICc). The number of parameters (np), AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model (ΔAICc) were reported. Best models occur in bold ($\Delta\text{AICc}<2$). We did not considered the effect of states as predictor of p and the transition probabilities in summer were fixed as no transition between states were possible.

Step	Index	Models	AICc	ΔAICc	np	Deviance
<u>General model</u> : Φ (from * bs * seas) Ψ (from * to * bs * seas) p (effort * seas) Π (to) D (from)						
Step 1	61	p (effort * seas)	2310.86	0	86	2103.31
Selection on p	62	p (effort + seas)	2320.43	9.57	85	2115.79
<u>Step 2</u>						
Step 2	63	Ψ (from * to * seas)	2258.93	0	58	2127.69
Selection on Ψ	64	Ψ (from * to * bs * seas)	2398.03	139.1	86	2190.48
<u>Step 3</u>						
Step 3	65	Φ (time + L1vsNL1)	2201.05	0	53	2082.44
Selection on Φ	66	Φ (year + L1vsNL1 * seas)	2207.94	6.89	44	2111.39
	67	Φ (L1vsNL1 * seas)	2221.70	20.65	34	2148.67
	68	Φ (L1vsNL1 * seas + bs)	2225.43	24.38	36	2147.78

69	Φ (from * seas)	2230.35	29.3	38	2148.03
70	Φ (L1vsNL1 + seas)	2231.31	30.26	32	2162.86
71	Φ (L1vsNL1.summer + winter)	2232.84	31.79	32	2164.40
72	Φ (L1vsNL1_J2only * seas)	2234.98	33.93	42	2143.21
73	Φ (seas)	2236.00	34.95	30	2172.10
74	Φ (L1vsNL1_J1only * seas)	2241.50	40.45	42	2149.73
75	Φ (L1vsNL1 * seas * bs)	2243.22	42.17	46	2141.84
76	Φ (from * bs * seas)	2258.93	57.88	58	2127.69
77	Φ (time * L1vsNL1)	2276.25	75.2	91	2054.00

Abbreviations are **year**=variation by year; **seas**= variation by season, **time**=variation by year*season; **bs**=variation by birth season; **L1vsNL1**=variation by the lactation status in spring only (i.e., lactating or non-lactating status in spring reproduction); **L1vsNL1_J1only** and **L1vsNL1_J2only** = variation by lactation status in season 1 on spring-born (J1) or summer-born (J2) females respectively; **effort**=variation by monitoring effort (number of capture days in the year) on p; **from**=variation by state of departure. Forces rows in Φ or Ψ matrices to differ; **from * to** = variation by states of departure and arrival. Forces rows and columns in Φ or Ψ matrices to differ; **summer and winter**=summer and winter survival intervals. * Interaction terms; + additive terms

Analysis 3 - Cumulative effect of spring (NL1/L1) and summer reproductive investments (NL2/L2) on winter survival

The third analysis consisted in evaluating the cumulative effect of reproductive investment of females in spring (NL1/L1) and in summer (NL2/L2) on winter survival. Based on the two previous analyses, we found that age states did not affect significantly the female survival and were thus not included in the models. Using a multi-state approach, we considered 8 events and 8 states to represent different combination of lactation status as described below.

8 STATES:

D=Dead
NL1= non-lactating in spring
L1= lactating in spring
NL1 NL2= non-lactating in spring, non-lact. in summer
NL1 L2= non-lactating in spring, lact. in summer
L1 NL2 = lactating in spring, non-lact. in summer
L1 L2 = lactating in spring, lact. in summer
Nocaptseas1 =not captured in spring

8 EVENTS:

0 = not capt. in spring or in summer
1 = capt. NL1
2 = capt. L1
3 = capt. NL1 NL2
4 = capt. NL1 L2
5 = capt. L1 NL2
6 = capt. L1 L2
7 = not captured in spring

We compared the general model considering state- and season-dependent survival rates (Φ (from * seas) Ψ (from * to * seas) $p(\text{effort} * \text{seas}) \Pi (\text{to})$) with sub-models in which survival was set to be equal regardless of the summer lactation status (Φ (L1vsNL1 * seas)) or set to be season-dependent only (Φ (seas)).

Table 5. Multi-state model selection results for survival (Φ) probabilities in Analysis 3. Based on the two previous analysis, each model presented in the result table was defined by [Ψ (from * to * seas) $p(\text{effort} * \text{seas}) \Pi (\text{to})$]. Model selection is based on second-order Akaike's Information Criterion (AICc). The number of parameters (np), AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model (ΔAICc) were reported. Best models occur in bold ($\Delta\text{AICc}<2$).

Models	Index	AICc	ΔAICc	np	Deviance
Φ (L1NL2 vs others)	78	1964.18	0	53	1845.58
Φ (L1NL2 * bs vs others)	79	1967.76	3.58	55	1844.13
Φ (L1VSNL1 * seas)	80	1974.93	10.75	58	1843.69
Φ (seas)	81	1977.74	13.56	50	1866.58
Φ (from * seas)	82	1983.41	19.23	62	1841.85

Abbreviations are **from**=variation by state of departure; **L1VSNL1**=variation by the lactation status in spring only; **L1NL2 vs others**=effect of the state L1NL2 versus other lactation states versus state nocaptseas1; **seas**=season (summer and winter intervals). * interaction terms

Analysis 4 - Influence of the resource availability before hibernation (years classified as “high” or “low” according to the oak fructification index) on the transition matrices (probability of transition between states conditional on survival)

The study area consisted of three main types of habitats: a 6-ha semi-open oak grove (herbaceous layer: 90%, shrubby layer: 5%, arboreal layer: 60% dominated by *Q. robur* and *Q. petraea*), a 6.5-ha closed oak-hornbeam grove (herbaceous layer: 10%, shrubby layer: 30%, arborescent layer: 90% dominated by *Q. robur*, *Q. petraea*, and *Carpinus betulus*), and a mix of grassland and buildings representing an additional 1.5 ha (Marmet et al. 2009).

Before entering hibernation (fall), adult and juvenile chipmunks stored food, mainly tree seeds dominated by acorns (*Quercus* spp., *Carpinus betulus*, *Prunus avium*). Acorn availability (*Quercus robur* and *Q.petraea*) before hibernation is known to be mainly relevant for chipmunk survival over the hibernation period (Le Coeur et al., unpublished data). From an ordinal mean acorn production index in nearby forests (south Paris Basin, Sécherie de la Joux, ONF, covering 2004-2013), which was related to resource availabilities in our study site (acorn index categories: 0: none or few acorns/small crop size, 1: medium and 2: large crop size;), we found that winter survival is significantly higher after mast years including medium or large seed production (threshold at fructification index 1). Based on this result, we defined two acorn availability levels in the main body of the article: “low” and “high” (low=index 0 and high= indexes 1 and 2) to model the effect of resource availability on the covariation between lactation status and survival.

Based on the three analysis design previously described (see below), we tested the effect of resource availability before hibernation (“low” or “high” years) on the following winter (year t) and summer (year $t+1$) survival Φ and transition probabilities between states Ψ as well as initial state probabilities Π .

Table 6. Testing for the effect of resource availability before hibernation on survival and between-state transition probabilities the following winter (year t) and summer (year $t+1$). Model selection is based on second-order Akaike’s Information Criterion (AICc). The number of parameters (np), AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model (ΔAICc) were reported. Best models occur in bold ($\Delta\text{AICc}<2$) and models without effect of resource availability occur in italic. Here, seas1 and seas2 referred to the summer and the winter intervals.

Index	Models	AICc	ΔAICc	np	Deviance
Analysis 1 – Fructification, survival and reproductive investment					
<u>Starting model:</u> Φ (seas) Ψ (from * to * seas) p (effort * seas) Π (to) D (from)					
83	Ψ (from * to * seas)	2279.65	0	31	2213.48

84	Ψ (from * to * (fructgoodseas1 _{t+1} + fructgoodseas2 _t) + to * (fructbadseas1 _{t+1} + fructbadseas2 _t))	2280.80	1.15	39	2196.14
85	Ψ (from * to * [seas1 + fructgoodseas2 _t] + to * fructbadseas2 _t)	2284.22	4.57	35	2208.88
86	Ψ (from * to * (seas1 + fructseas2 _t))	2289.44	9.79	39	2204.77
87	Ψ (from * to * (fructseas1 _{t+1} + fructseas2 _t))	2293.30	13.65	47	2189.49
88	Ψ (from * to * seas1 + to * fructseas2 _t)	2326.20	46.55	31	2260.03
89	Ψ (from * to * fructseas1 _{t+1} + to * fructseas2 _t)	2327.61	47.96	39	2242.94
90	Ψ (to * [fructseas1 _{t+1} + fructseas2 _t])	2389.85	110.20	31	2323.68
91	Ψ (to * [seas1 + fructseas2 _t])	2394.65	115.00	27	2337.50
92	Φ [seas1 + fructbadseas2 _t * [age+bs] + fructgoodseas2 _t)	2253.12	0	35	2177.78
93	Φ (seas1 + fructbadseas2 _t * age + fructgoodseas2 _t)	2253.53	0.41	33	2182.79
94	Φ (seas1 + fructseas2 _t)	2254.69	1.57	32	2186.24
95	Φ (seas1 + fructbadseas2 _t * [age+lact] + fructgoodseas2 _t)	2254.93	1.81	34	2181.89
96	Φ (seas1 + fructbadseas2 _t * [age+lact+bs] + fructgoodseas2 _t)	2255.29	2.17	36	2177.64
97	Φ (fructbadseas1 _{t+1} * lact + fructgoodseas1 _{t+1} + fructbadseas2 _t * age + fructgoodseas2 _t)	2255.59	2.47	35	2180.25
98	Φ (fructseas1 _{t+1} + fructbadseas2 _t * age + fructgoodseas2 _t)	2255.78	2.66	34	2182.75
99	Φ (seas1 + fructseas2 _t + lact)	2256.26	3.14	33	2185.53
100	Φ (seas1 + fructseas2 _t + age)	2256.76	3.64	33	2186.03
101	Φ (fructseas1 _{t+1} + fructbadseas2 _t * [age+lact] + fructgoodseas2 _t)	2257.02	3.90	35	2181.68
102	Φ (fructbadseas1 _{t+1} * [age+lact] + fructgoodseas1 _{t+1} + fructbadseas2 _t * age + fructgoodseas2 _t)	2257.42	4.30	36	2179.77
103	Φ (seas1 + fructseas2 _t * age)	2257.59	4.47	35	2182.25
104	Φ (fructseas1 _{t+1} * lact + fructbadseas2 _t * [age+lact] + fructgoodseas2 _t)	2259.73	6.61	37	2179.74
105	Φ ([seas1 + fructseas2 _t] * lact)	2260.85	7.73	35	2185.52
	Φ (seas1 + fructseas2 _t * [sage+bs])	2264.28	11.16	42	2172.51
106	Φ ([seas1 + fructseas2 _t] * from)	2269.83	16.71	41	2180.44
107	Φ (fructbadseas1 _{t+1} + (fructgoodseas1 _{t+1} and fructseas2 _t) * lact)	2276.80	23.68	33	2206.07
108	Φ (seas)	2279.65	26.53	31	2213.48
109	Φ ([seas2 + fructseas1 _{t+1}] * .lact)	2280.19	27.07	35	2204.86
110	Φ (lact * seas)	2282.34	29.22	33	2211.60

Analysis 2 – Fructification, survival and delay effect of spring reproductive investment

Starting model : Φ (seas) Ψ (from * to * seas) p (effort * seas) Π (to) D (from)

111	Φ (fructgoodseas1 _{t+1} + fructbadseas1 _{t+1} * (L1-OLD vs others) + fructgoodseas2 _t + fructbadseas2 _t * age)	2240.47	0	50	2129.31
112	Φ (fructgoodseas1 _{t+1} + fructbadseas1 _{t+1} * (L1-OLD vs others) + fructgoodseas2 _t + fructbadseas2 _t * [age+lact])	2241.09	0.62	51	2127.45
113	Φ (fructbadseas1 _{t+1} 2 _t * L1VSNL1 + fructgoodseas1 _{t+1} 2 _t)	2242.20	1.73	50	2131.04
114	Φ (fructseas1 _{t+1} 2 _t * L1VSNL1)	2243.25	2.78	54	2122.14
115	Φ (fructgoodseas1 _{t+1} + fructbadseas1 _{t+1} * (L1-OLD vs others) + fructgoodseas2 _t + fructbadseas2 _t * from)	2244.53	4.06	52	2128.42
116	Φ (fructgoodseas1 _{t+1} + fructbadseas1 _{t+1} * from + fructgoodseas2 _t + fructbadseas2 _t * from)	2247.28	6.81	54	2126.16
117	Φ (fructbadseas1 _{t+1} 2 _t * from + fructgoodseas1 _{t+1} 2 _t)	2249.43	8.96	54	2128.31

118	$\Phi(L1vsNL1.seas)$	2254.70	14.23	48	2148.45
119	$\Phi(\text{fructseas1}_{t+1}\text{2}_t * \text{from})$	2257.27	16.80	62	2115.72
120	$\Phi(seas)$	2259.81	19.34	44	2163.26

Analysis 3 – Fructification, Φ , Π and cumulative effect of spring and summer reproductive investments
Starting model : $\Phi(L1NL2 \text{ vs others}) \Psi(\text{from} * \text{to} * \text{seas}) p(\text{effort} * \text{seas}) \Pi(\text{to}) D(\text{from})$

121	$\Phi(seas1 + \text{fructseas2}_t + \text{from})$	1951.00	0	57	1822.31
122	$\Phi(seas1 + \text{fructdensseas2}_t + \text{from})$	1952.41	1.41	58	1821.17
123	$\Phi(seas1 + \text{fructseas2}_t + (L1NL2 \text{ vs others}) * \text{bs})$	1963.80	12.80	65	1814.38
124	$\Phi(L1NL2 \text{ vs others})$	1964.18	13.18	53	1845.58
125	$\Phi(seas1 + \text{fructseas2}_t * L1VSNL1)$	1964.88	13.88	63	1820.72
126	$\Phi(seas1 + \text{fructseas2}_t * [L1NL2 \text{ vs others}])$	1967.33	16.33	63	1823.17
127	$\Phi(\text{fructseas1}_{t+1} + \text{seas2} + \text{from})$	1969.83	18.83	57	1841.14
128	$\Phi([\text{fructseas1}_{t+1} + \text{from}] + [\text{frucseas2}_t + \text{bs} * \text{from}])$	1971.69	20.69	68	1814.31
129	$\Phi(\text{fructdensavrseas1}_{t+1} + \text{seas2} + \text{from})$	1971.34	20.34	59	1837.54
130	$\Phi(\text{fructseas1}_{t+1} + \text{seas2} + \text{from} + \text{bs})$	1973.92	22.92	59	1840.12
131	$\Phi(seas1 + \text{fructseas2}_t + \text{from} * \text{bs})$	1975.38	24.38	71	1809.94
132	$\Phi(seas1 + \text{fructdensseas2}_t + \text{from} * \text{bs})$	1976.08	25.08	72	1807.92
133	$\Phi(\text{fructseas1}_{t+1} + \text{seas2})$	1979.09	28.09	51	1865.46
134	$\Phi(seas1 + \text{fructseas2}_t * \text{from})$	1979.36	28.36	69	1819.31
135	$\Phi(\text{fructseas1}_{t+1} + \text{seas2} + \text{from} * \text{bs})$	1995.03	44.03	71	1829.58
136	$\Phi(\text{fructseas1}_{t+1} * \text{from} + \text{seas2})$	1995.38	44.38	69	1835.33
137	$\Phi(seas1 + \text{fructseas2}_t * \text{from} * \text{bs})$	2085.35	134.35	111	1800.56
138	$\Phi(\text{fructseas1}_{t+1} * \text{from} * \text{bs} + \text{seas2})$	2105.98	154.98	111	1821.19

Starting model : $\Phi(L1NL2 \text{ vs others}) \Psi(\text{from} * \text{to} * \text{seas}) p(\text{effort} * \text{seas}) \Pi(\text{to}) D(\text{from})$

139	$\Pi(\text{to} * \text{fructseas1})$	1721.38	0	65	1571.96
140	$\Pi(\text{to} * \text{seas})$	1724.99	3.61	59	1591.19
141	$\Pi(\text{to} * \text{bs} * \text{seas})$	1785.34	63.96	83	1586.45
142	$\Pi(\text{to} * \text{bs} * \text{fructseas1})$	1820.49	99.11	101	1567.74
143	$\Pi(\text{to} * \text{bs})$	1972.60	251.22	65	1823.19
144	$\Pi(\text{to})$	1964.18	242.80	53	1845.58

Abbreviations are **from** * **to** = variation by states of departure and arrival. Forces rows and columns in Ψ matrix to differ; **to**= variation by state of arrival or event. Forces columns in Φ or Ψ matrices to differ; **seas**=variation by season; **fructgoodseas2_t** and **fructbadseas2_t**= effect of small (“bad”) or large (“good”) crop size before hibernation in year t on the transition probability in winter, the same year t (seas2_t); **fructgoodseas1_{t+1}** and **fructbadseas1_{t+1}** = effect of small (“bad”) or large (“good”) crop size before hibernation in year t on the transition probability in summer (seas1_{t+1}) the next year $t+1$; **seas1**= no effect of fructification on the transition probability in summer; **seas2**= no effect of fructification on the transition probability in winter; **fructseas1_{t+1}** = effect of the resource availability (from the fructification index) before hibernation in year t on the transition probability in summer (seas1) the next year $t+1$; and **fructseas2_t**= effect of the resource availability (from the fructification index) before hibernation in year t on the transition probability in winter in the same year t ; **lact**=variation by lactation status (non-lactating/lactating); **fructseas1_{t+1}2_t**= effect of the resource availability (from the fructification index) before hibernation in year t on the transition probability in winter (seas2_t) and summer (seas1_{t+1}) the next year $t+1$; **fructbadseas1_{t+1}2_t** and **fructgoodseas1_{t+1}2_t** = effect of small (“bad”) or large (“good”) crop size before hibernation in year t respectively, on the transition probabilities seas2_t and seas1_{t+1}; **L1VSNL1**=variation by the lactation status in spring only; **L1NL2 vs others**=effect of the state L1NL2 versus other lactation states versus state nocaptseas1; **L1-OLD vs others**= effect of the state L1-OLD versus other states (NL1/L1-YL, NL1-OLD) versus nocaptseas1; * Interaction terms; + additive terms

Discussion

Au travers de cette étude, nous avons mis en évidence l'existence d'un coût de l'investissement reproducteur au printemps sur la survie hivernale des femelles (plus particulièrement les jeunes adultes), les années de faible disponibilité en ressources trophiques seulement (Fig. 14). Ce coût est associé à un investissement reproducteur quasi nul au printemps suivant. Bien que calculé sur un faible nombre de femelles ayant survécu à l'hiver dans ces conditions et s'étant reproduit au printemps l'année suivante ($t+1$), la survie estivale_(t+1) et l'investissement reproducteur à la saison suivante semblent faibles également. Nous développons dans l'article l'hypothèse selon laquelle les patrons saisonniers de la reproduction seraient liés à des stratégies de reproduction distinctes (*income breeder* versus *capital breeder* non strict), influencées par la prédictibilité et la variabilité des ressources disponibles pour la reproduction. Nous discutons plus particulièrement l'ensemble de ces points dans la discussion générale de la thèse.

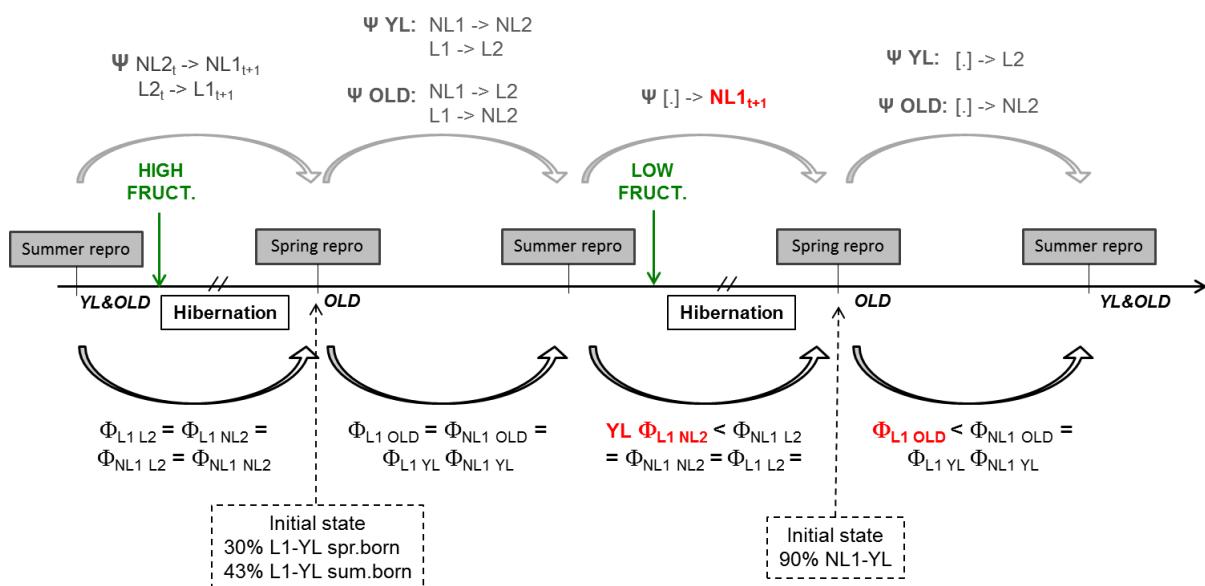


Figure 14 Synthèse des principaux résultats issus des analyses de survie effectuées à partir de modèles multi-événements. Les probabilités de survie (flèches noires) et de transitions entre états (flèches grises) sont indiquées pour chaque intervalle de temps entre saisons de reproduction et selon les années de fortes (HIGH FRUCT.) ou de faibles (LOW FRUCT.) productions de glands à l'automne. La proportion de femelles dans leur première année en tant qu'adulte (YL) notées allaitantes ou non allaitantes à leur première capture au printemps (L1 ou NL1) est indiquée dans les rectangles hachurés. Sont notés en rouge les coûts de la reproduction en termes de survie et d'investissement reproducteur futur. Notations : Φ =probabilité de survie estivale ou hivernale; Ψ = probabilité de transition entre états reproducteurs; L1/NL1= femelles allaitantes/non allaitantes au printemps ; L2/NL2= femelles allaitantes/non allaitantes en été; YL=femelles dans leur première année en tant qu'adultes ; OLD=femelles plus âgées (≥ 2 ans en tant qu'adulte) ; [.] : probabilités de transition ne dépendant que de l'état reproducteur d'arrivée.

Ces différences entre investissement reproducteur et survie hivernale lors de mauvaises conditions environnementales semblent également liées à des différences de qualité

individuelle au sein de la population. En effet, les femelles s'étant reproduit une seule fois au printemps (notées L1-NL2) subissent un coût sur leur survie hivernale lorsque les conditions en ressources sont peu favorables alors que des femelles ayant investi à la fois aux deux évènements de reproduction ces mêmes années ont une meilleure survie. Les modèles pourraient ainsi être améliorés en tenant compte de différentes classes d'hétérogénéité (Gimenez & Choquet 2010; Péron et al. 2010) dans la population afin de tester l'hypothèse d'hétérogénéité individuelle dans le jeu de données et d'étudier, en conséquence, les patrons de covariation intra-annuels entre survie et investissement reproducteur selon les classes d'hétérogénéité considérées.

Chapitre III.

Trait de tempérament et pressions de sélection fluctuantes

Préambule

Largement étudiées dans les domaines de la psychologie et de la physiologie humaines ("Big Five"; Gosling & John 1999; Gosling 2001; Gosling et al. 2003; Nettle & Penke 2010), les variations de comportement interindividuelles ont longtemps été négligées dans les travaux en écologie et évolution (Réale et al. 2007). Suite aux premiers travaux réalisés par Huntingford (1976), mettant en évidence des différences individuelles de comportements d'exploration, d'anti préation et d'agressivité chez des épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), comprendre et caractériser le tempérament ont suscité un intérêt grandissant dans la communauté scientifique et ce, depuis un peu plus d'une quinzaine d'années (Wilson et al. 1994; Dall et al. 2004; Sih et al. 2004; Dingemanse & Réale 2005). Par définition, le tempérament ou personnalité correspond aux différences comportementales interindividuelles, persistantes dans le temps et/ou entre contextes différents (Réale, 2007).

Cinq grandes catégories de personnalité animale récemment proposées par Réale et al. (2007) semblent largement adoptées dans les études ayant trait au tempérament animal (Carter et al. 2013) : l'audace (mesure de témérité dans des situations risquées), l'exploration (dans une situation nouvelle), l'activité générale des individus, l'agressivité (relations antagonistes entre congénères) et la socialité.

Plusieurs études mettent en évidence le caractère héritable des traits de tempérament (Réale et al. 2007) ainsi qu'un lien entre un trait ou la covariation entre plusieurs traits et les composantes de la fitness (Smith & Blumstein 2008). Comprendre comment les variations de personnalité soumises ainsi à sélection se maintiennent au sein des populations en milieu naturel fait l'objet de plusieurs hypothèses. L'une d'entre elle suggère que l'hétérogénéité spatiale et/ou temporelle de l'environnement peut engendrer des pressions de sélection fluctuantes, favorisant le maintien de la variation des traits de tempérament dans la population.

Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à tester l'hypothèse de pressions de sélection fluctuantes sur un trait de tempérament, la « capturabilité » ou « trappabilité » (propension des tamias à entrer dans les pièges, *trappability*) au sein de la population de tamias de Sibérie présente en Forêt de Sénart. Nous avons étudié l'influence de la forte variabilité interannuelle des ressources alimentaires présentes à l'automne sur une des composantes de la valeur sélective des individus, leur succès reproducteur annuel.

Depuis 2006, un prélèvement de poils (pour en extraire l'ADN) a été effectué pour chaque tamia lors de leur première capture (marquage). Ceci a permis d'établir les relations de parenté entre les individus (avec un seuil de confiance de 80%) et de calculer par la suite le succès reproducteur annuel des mâles et des femelles (nombre de jeunes assignés à chaque parent). Le nombre moyen de jeunes assignés à un parent (mâles et femelles) le long de la série temporelle 2006-2012 considérée dans l'analyse est de 2. L'ARS moyen varie selon le sexe et les années considérées (Fig. 15).

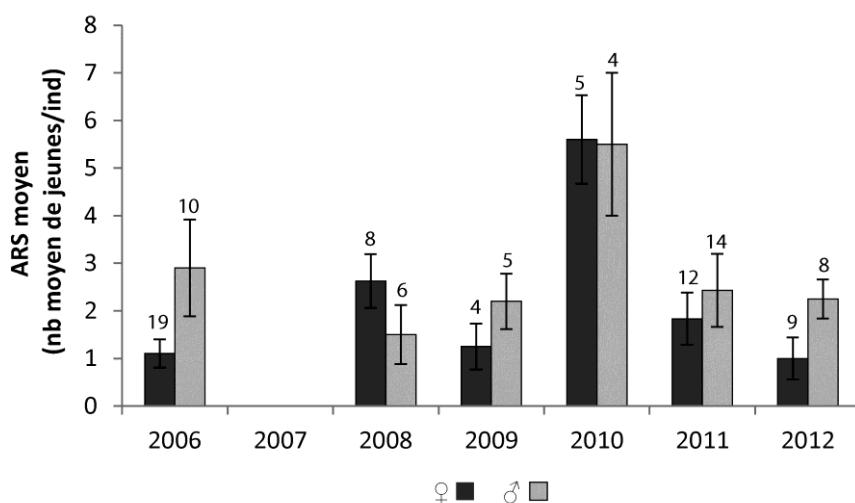


Figure 15 Succès reproducteur annuel moyen (ARS moyen) dans la population de tamias de Sibérie en fonction du sexe des parents. Le nombre de mâles et de femelles considérés pour l'analyse effectuée dans ce chapitre (i.e., individus dont l'ARS et l'indice de « capturabilité » sont disponibles) est indiqué au-dessus de chaque moyenne. Les données d'ARS sont manquantes en 2007

Au cours de ce chapitre, nous nous sommes attachés à (i) étudier si la mesure de « capturabilité » pouvait être considérée comme un trait de tempérament (est-elle consistante au sein des individus et variable entre individus de la population ?), opposant les individus au tempérament timide à ceux plus audacieux (hardiesse, mesure de « boldness ») et (ii) à tester si les pressions de sélection fluctuantes liées à la variabilité des ressources à l'automne pouvaient expliquer le maintien de la variation des traits de tempérament au sein de la population de tamias.

Résumé

Chez de nombreuses espèces animales, les individus présentent une répétabilité de leurs comportements au cours du temps ou entre contextes différents, définissant des traits de personnalité. Une relation générale existerait entre la personnalité et la valeur sélective («*fitness*») des individus dans les populations sauvages, questionnant l'origine du maintien d'une telle variation comportementale. Une sélection fluctuante associée à un environnement hétérogène pourrait contribuer à un tel maintien, mais sa caractérisation dans des populations sauvages a rarement été effectuée.

Au cours d'une étude portant sur 6 années, nous avons étudié la relation entre un trait de la personnalité des individus, « la capturabilité », et une composante de leur fitness, le succès reproducteur annuel («*Annual reproductive success*» ARS), dans une population de tamias de Sibérie (*Tamias sibiricus*) soumise à des variations annuelles importantes des disponibilités trophiques. Nous avons estimé la « capturabilité » - c'est-à-dire la propension des tamias à entrer dans des pièges (lors de sessions de capture-marquage-recapture) et nous avons montré qu'elle était reproductible d'une année sur l'autre, définissant ainsi un trait de personnalité d' « audace » dans la population. Les données génétiques ont été utilisées pour estimer les liens de parenté dans la population, et ainsi déterminer les ARS.

Nous avons constaté que les tamias tendant à se faire systématiquement plus piéger que d'autres avaient un ARS plus élevé lors des années de faibles ressources trophiques, et plus faible lors des années où la disponibilité en nourriture est abondante. Nos résultats semblent conforter l'hypothèse selon laquelle une sélection fluctuante au cours du temps permettrait de maintenir la variation de l'audace dans la population étudiée.

Article III

Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population

Christie Le Cœur¹, Martin Thibault^{1,2}, Benoit Pisanu¹, Sophie Thibault², Jean-Louis Chapuis¹,
Emmanuelle Baudry²

Adresses

¹ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France.

² Université Paris Sud, Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution, UMR 8079 – Université Paris-Sud/CNRS/AgroParisTech, 91405 Orsay Cedex, France

Keywords: boldness - capture-mark-recapture - fluctuating selection – personality - *Tamias sibiricus* - trappability

[Publié dans *Behavioral Ecology*]

Original Article

Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population

Christie Le Cœur,^{a,b,*} Martin Thibault^{a,b,*} Benoît Pisanu,^b Sophie Thibault,^a Jean-Louis Chapuis,^b and Emmanuelle Baudry^a

^aUniversité Paris-Sud, Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution, UMR 8079—Université Paris-Sud/CNRS/AgroParisTech, 91405 Orsay Cedex, France and ^bCentre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Received 3 October 2014; revised 4 May 2015; accepted 11 May 2015; Advance Access publication 5 June 2015.

Over the past decade, it has been recognized that in many animal species, individuals present consistent behavioral differences across time and/or contexts, thus defining personality traits. A general relationship seems to exist between personality and fitness in wild populations, which raises the question as to how variation in personality is maintained in the presence of selection. Fluctuating selection associated with a heterogeneous environment could contribute to maintaining personality variation, but its presence in wild populations has rarely been tested. In this 6-year study, we investigated the relationship between individual personality differences and 1 component of fitness, annual reproductive success (ARS), in a population of Siberian chipmunk *Tamias sibiricus* that experiences considerable annual variations in food availability. We estimated trappability—the propensity of chipmunks to enter traps—using capture–mark–recapture data, and we showed that it was repeatable over a 1-year interval. Genetic data were used to estimate parentage and thus ARS. Assuming that trappability is an indicator of boldness, we found that bolder chipmunks had higher ARS in years with low food availability, whereas lower ARS in years with high food availability. Temporally fluctuating selection therefore probably contributes to maintaining variation in boldness in the study population.

Key words: boldness, capture–mark–recapture, fluctuating selection, personality evolution, *Tamias sibiricus*, trappability.

INTRODUCTION

Over the past decade, it has been recognized that in many animal species, individuals of the same sex, age, and size present consistent behavioral differences across time and/or contexts, thus defining personality traits (Wolf and Weissing 2010). Personality traits have been described using many terms, although Réale et al. (2007) divided them into 5 categories: activity, shyness-boldness (response to potentially risky situations), exploration (response to novel situations), aggressiveness, and sociability. This framework has since been widely adopted within animal personality studies (Carter et al. 2013). Personality variation has been shown in many species to have an additive genetic basis, that is, to be heritable (reviewed by Réale et al. 2007). Furthermore, a general relationship seems to exist between personality and fitness in wild populations (reviewed by Smith and Blumstein 2008). In this context, selection for the most advantageous trait value would be expected to remove

personality variation. One of the main questions currently being asked by behavioral ecologists regarding animal personality is thus how variation in personality is maintained in wild populations (Carter et al. 2013).

As with other animal characteristics, like for example morphology, 2 types of non-mutually exclusive mechanisms could explain the maintenance of variation in the presence of selection. A first possibility is mutation-selection balance (Zhang and Hill 2005). If, when averaged across environments, there is an optimal value of a personality trait, then selection will tend to eliminate alleles that do not predispose to this optimum, thus decreasing genetic variation. However, new mutations constantly arise in the population, in turn restoring variation. In this case, personality variation is the result of the equilibrium between selection and mutation, and it is not adaptive: personality trait values that differ from the optimum are selected against. The second possibility is that personality variation is adaptive, meaning that selection actively maintains rather than diminishes variation, that is, some form of balancing selection is acting. Various mechanisms may be involved here. Variation in personality trait values can be maintained by selection that 1) favors rarer trait values (i.e., negative frequency-dependent selection),

Address correspondence to E. Baudry, E-mail: emmanuelle.baudry@u-psud.fr

*These authors contributed equally to this work.

2) involves trade-offs among different components of fitness, 3) is balanced by opposing indirect selection on a correlated trait (correlated selection), and 4) fluctuates over time or space (fluctuating selection) (e.g., Verweij et al. 2012).

To date, studies on the evolution of animal personality have focussed on the latter explanation, adaptive personality differences. A recent synthetic analysis of phenotypic selection in wild populations (Kingsolver et al. 2012) showed little evidence of trade-offs among different components of fitness or for correlated selection (except for size), but instead suggested that fluctuating selection is relatively common (but see Morrissey and Hadfield 2012). So far, only a handful of studies have tested the occurrence of temporally or spatially heterogeneous selective pressures in the wild (Dingemanse et al. 2004; Quinn et al. 2009; Bergeron et al. 2013).

In this study, we investigated the link between individual personality differences in boldness and 1 component of fitness, reproductive success, in a population of Siberian chipmunk *Tamias sibiricus barberi*, introduced into a suburban forest near Paris, France (the relationship between boldness and survival was not examined in this study). This population provides an interesting model to test the presence of temporally fluctuating selection because 1) personality variation in exploration-activity and boldness was documented in a previous study (Boyer et al. 2010), and 2) the animals under study experience large yearly fluctuations in one of their main food sources, namely acorns from 2 dominant oak species, *Quercus petraea* and *Q. robur* (e.g., Crawley and Long 1995), present on our study site. In this 6-year study, we used capture–mark–recapture data to estimate the propensity of chipmunks to enter traps (i.e., trappability), often taken as an index of boldness in chipmunks (Boyer et al. 2010; Montiglio et al. 2012), with its repeatability being verified between years. We used genetic data to estimate annual reproductive success (ARS), and tested whether the relationship between trappability and ARS varied between years according to the level of acorn availability.

MATERIALS AND METHODS

Study species and site

The Siberian chipmunk is a diurnal ground squirrel native to Eurasia with solitary and sedentary habits (Obolenskaya et al. 2009). Adults weigh approximately 100 g (no sexual dimorphism). They use burrows to hibernate and reproduce (Chapuis et al. 2011). From an age of 8 months, female chipmunks can enter estrus once per year in Japan (late April–early May; Kawamichi and Kawamichi 1993) or twice per year in France

(in March and in June; Chapuis et al. 2011). The period of estrus lasts 1–2 day(s) during which a female utters distinctive estrous calls (Blake 1992). Several males aggregate near the female and pursue her; the female will then mate with 1 or several males (Kawamichi et al. 1987). Juveniles are born after a gestation period of about 1 month and remain in the nest at least another month (Chapuis et al. 2011). Young begin their dispersal shortly after their emergence from the nest (Marmet et al. 2009).

In France, animals imported from South Korea (Pisanu et al. 2013) have been sold in pet shops since the 1960s (Chapuis et al. 2011). Siberian chipmunk populations were observed a decade later in several suburban forests and urban parks (Chapuis et al. 2011). Our study site was a 14-ha area located in the Forest of Sénart (3200-ha; 48°39'N, 02°29'E), situated 22 km southeast of Paris, where the largest known French population of Siberian chipmunks is found (Pisanu et al. 2013). Two main types of habitat are found within the study site: a semi-open oak grove (6.0 ha; herbaceous layer: 90%, shrubby layer: 5%, arboreal layer: 60% dominated by *Q. robur* and *Q. petraea*) and a closed oak-hornbeam grove (6.5 ha; herbaceous layer: 10%, shrubby layer: 30%, arborescent layer: 90% dominated by *Q. robur*, *Q. petraea*, and *Carpinus betulus*), with grassland and buildings representing an additional 1.5 ha (Marmet et al. 2009, 2012).

Acorn availability is known to be mainly relevant for chipmunk reproduction just after hibernation (Kawamichi 1980). From 2008 to 2012, spring acorn availability was estimated between late February and early March by counting the acorns on random sample surfaces under about 30 oaks across the study site. Two acorn availability levels were defined: “low” or “high,” respectively, correspond to less or more than the average acorn spring biomass of 402.2 g acorn/m² (Table 1; Supplementary Material I). Because acorn availability was not estimated in 2006 at the study site, we used Office National des Forêts (ONF) data on acorn production in nearby forests (Conche J, ONF, unpublished data) to determine acorn availability in 2006 (Supplementary Material I).

Live trapping, habitat, and periphery indices

The chipmunk population has been monitored since 2005 using the capture–mark–recapture technique with 104 geolocalized Sherman live traps distributed on a grid throughout the study site (Marmet et al. 2009, 2012). Five traps placed in highly anthropized areas (lawn and buildings) were excluded from the present analysis. Among the remaining traps, 47 were placed in the semi-open oak grove and 52 in the closed oak-hornbeam grove.

Table 1

Annual spring biomass of acorns, number of young included in parentage analyses, mean trappability, and mean ARS of adult Siberian chipmunks in La Faisanderie, Forest of Sénart, between 2006 and 2012

Year	Acorn availability		Chipmunks		
	Spring		Young	Adult	n
Year	biomass (low/high)		Number analysed		
2006	Low		106		29
2008	High		143		14
2009	Low		50		9
2010	High		138		9
2011	Low		76		26
2012	High		72		17
				Trappability	ARS

Between 2005 and 2012, monthly trapping sessions of 5 consecutive days were set during the chipmunk active period from March to October. Traps were opened and baited (sunflower seeds and peanut butter) in the morning, checked and provisioned as necessary 3–4 times per day, and then closed at the end of the afternoon. At first capture, chipmunks were sexed and tagged (PIT-tag and numbered ear ring; Marmet et al. 2009). The trap locations were recorded with each trapping event, as were chipmunk identity, sex, and age (adult or juvenile, based on the date of capture and body mass; see (Marmet et al. 2009, 2012)). After being handled, chipmunks were released at their capture point.

For each chipmunk, a quantitative periphery index was calculated as the percentage of captures in the outermost traps of the trapping grid. The individuals for which more than 25% of the trapping events occurred in the peripheral line of traps were not included in the analyses. For each chipmunk, we also defined a habitat index. As the vast majority of animals were captured in only a semi-open or closed habitat, this habitat index was coded as a qualitative variable with 2 categories: semi-open or closed.

Trappability

Boldness is most commonly defined as an individual's response to a risky situation (Réale et al. 2007). Trappability—the propensity to enter baited traps—reflects individual differences in the willingness to accept the risk associated with trapping in order to obtain a food reward; it may therefore be considered as an index of boldness (e.g., Montiglio et al. 2012). Trappability was calculated as the total number of trapping events that occurred during the three 5-day sessions in April, May, and June, a 3-month period during which all individuals are out of hibernation. We only calculated the trappability of animals known to be alive during the entire 3-month period, that is, the animals that were recaptured at least once after this period. Because lactating females usually spend more time in their burrow during the month of May, the reproductive status of the females (but not those of the males) might affect their trappability estimate. However, the fact that we did not detect any sex differences in trappability nor a significant interaction between sex and trappability on ARS (see Results) suggests that this potential confounding effect is probably small in our study population.

Genetic methods, parentage analyses, and ARS index

Parentage inferences based on 10 polymorphic microsatellite loci were used to estimate the ARS (defined as the genetically detected number of offspring of an individual) of 63 adults in the population in 2006 (Marmet et al. 2012). An identical procedure was used to estimate the ARS of adults in the population between 2007 and 2012, although the microsatellite set was partially changed (see below).

In short, since 2006, a hair sample was taken from each newly trapped chipmunk, and stored in 95% ethanol. DNA was extracted from approximately 20 hairs per individual using a NucleoSpin® Tissue Kit (Machery-Nagel) following the manufacturer's protocol. We then amplified 10 microsatellites labelled with fluorescent dyes in polymerase chain reactions (PCR) in standard conditions (see Supplementary Material II). We kept the 6 most polymorphic loci from the study of Marmet et al. (2012) and added 4 loci chosen for their high level of polymorphism (Schulte-Hostedde et al. 2000; Anderson et al. 2007; Peters et al. 2007; see Supplementary Material II). PCR products were

analysed using an ABI 3700 capillary DNA sequencer (Applied Biosystems) at the Plateforme Gentyane (UMR INRA 1095). The size of the microsatellite alleles was calculated using Genemapper software (Applied Biosystems).

Following the procedure described in Marmet et al. (2012), we used the program CERVUS (Kalinowski et al. 2007) to identify parent-offspring trios where possible. Briefly, CERVUS uses a likelihood-based approach to assign parentage, combined with the simulation of parentage analysis to determine the confidence of parentage assignments (see Supplementary Material III for details). Using this approach, parent-pair assignment analyses were conducted for all juveniles of the population using strict (95%) and relaxed (80%) levels of statistical confidence. When a parent pair could not be assigned with at least the confidence level of 80%, we assigned maternity or paternity alone using the same method. We then used the parentage inferences to estimate the ARS of all adults, defined as their genetically detected number of offspring in a given year.

Data analysis

Consistency of individual trappability (Réale et al. 2007) was estimated from a set of 46 individuals for which we could ascertain the number of capture events from April to June (see “Trappability” above) in at least 2 consecutive years between 2005 and 2012 ($n = 101$ observations). We estimated the repeatability of an individual's number of trapping events using a linear mixed model (Dingemanse and Dochtermann 2013) based on the log-transformed response variable (Nakagawa and Schielzeth 2010). The dataset used to perform the analysis and the R function used to calculate the mean-adjusted repeatability and obtain bootstrapped confidence intervals (CIs) are shown in Supplementary Material IV. The periphery index was included as a fixed covariate in the model in order to take into account the reduced number of capture events for individuals living at the edge of the trapping grid (Boyer et al. 2010). Availability in food may influence the space use behavior of rodents according to sex (e.g., Stradiotto et al. 2009; Tioli et al. 2009), hence their capture probability. Therefore, sex, habitat, and years with high or low levels of acorn in spring were added as fixed effects in the model. The repeatability of individual trapping events was estimated by adding the identity of chipmunks as a random intercept in the model (Boyer et al. 2010). We also added year as a random intercept to capture any extra-variation of trappability due to temporally related factors.

The relationships among ARS, acorn availability, and trappability were investigated on a set of 95 individuals ($n = 104$ observations; Table 1) marked between 2006 and 2012 for which we could estimate both trappability and ARS. Owing to a DNA conservation problem, we were not able to estimate ARS in 2007. The dataset thus covers the years 2006 and 2008–2012. The relationships among ARS and habitat, sex, acorn availability, and trappability along with all 2-way interactions were investigated using a Poisson-log generalized linear mixed model (Bolker et al. 2009), which included the identity of chipmunks as a random effect. We also added acorn availability in spring as random intercept to capture any extra-variation of ARS due to temporally related factors associated with these years. The periphery index was also included in this analysis. We performed a model selection using a dredging procedure selecting and averaging all models that are within 2 AICc units of the most parsimonious model (i.e., the lowest AICc). The dataset used to perform the analysis is shown in Supplementary Material V.

Mixed models were run using the package “lme4” v.1.1-7 (Bates et al. 2014) and the correctness of the error variance was graphically checked (Zuur et al. 2010). The continuous explanatory variables were scaled prior to analyses (Scheiplzeth 2010). Evidence threshold was set at the 98% level for CIs following Johnson (2013). Parameter estimates and their CIs were calculated from 3000 parametric bootstrap simulations. All analyses were performed in R 3.1.2 (R Core Team 2014).

To test whether the strength and direction of selection on trappability varied according to acorn availability level, we calculated linear selection gradients (Lande and Arnold 1983) by regressing the relative ARS on the standardized trappability, for low and high acorn availability years. Estimates and standard errors were generated using a “delete-one” jackknifing technique from simple regressions (Crawley 2007). The method is inspired from the Jackknifed linear regression function described in the Supplementary Material of Marmet et al. (2012), which was here adapted to a linear mixed model that incorporates a random intercept for chipmunks’ identity while also controlling for random year intercept. We used the variable specification described in McGlothlin et al. (2010), relative fitness (here ARS_i/mean [ARS]) correlated to standardized trait values (i.e., centered to zero mean and unit variance). The R-code for the Jackknife procedure used to calculate the standardized linear selection gradient is shown in Supplementary Material VI.

RESULTS

Trappability

Based on the 46 adults for which we could ascertain the number of capture events from April to June in at least 2 consecutive years (30 ♀ and 16 ♂ trapped on average 2.1 ± 0.1 and 2.3 ± 0.1 consecutive years, respectively; $n = 101$ observations; Supplementary Material IV). All results are presented as “mean \pm mean standard error”), we found that trappability did not significantly differ between males and females (Table 2). The average trappability was 9 ± 1 ($n = 67$) and 7 ± 1 ($n = 34$) for ♀ and ♂, respectively. The average trappability was not significantly different between low acorn availability years (9 ± 1 ; $n = 46$) and high acorn availability years (8 ± 1 ; $n = 55$; Table 2). Trappability was negatively influenced by periphery. We found that the trappability of chipmunks was repeatable between years (mean estimated adjusted repeatability = 30%, 98% CI = 2–53%; Table 2).

Table 2

Parameter estimates of the linear mixed model investigating the repeatability of chipmunks trappability

Sources of variation	Estimates (98% CI)
Random effects	
$\sigma_{\alpha(\text{individual level})}$	0.56 [0.36; 0.78]
$\sigma_{\epsilon(\text{Year})}$	0.37 [0.05; 0.75]
$\sigma_{\epsilon'(\text{Residual})}$	0.50 [0.38; 0.62]
Repeatability [$\sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_{\epsilon}^2 + \sigma_{\epsilon'}^2)$]	0.30 [0.02; 0.53]
Fixed effects	
Intercept	1.64 [1.01; 2.82]
Periphery	-0.22 [-0.43; -0.01]
Sex _[Male]	-0.29 [-0.77; 0.20]
Acorn _[High]	-0.31 [-1.02; 0.39]
Habitat _[Open]	0.48 [0.00; 0.96]

Significant effects in bold.

Relationships between ARS, acorn availability, trappability, and selection gradients

A total of 585 young could be assigned to a parent, allowing us to obtain a set of adults for which both ARS and trappability were estimated ($n = 104$ observations for 95 adults; Table 1). The average ARS was 1.9 ± 0.3 ($n = 57$) for ♀ and 2.6 ± 0.4 ($n = 47$) for ♂ when averaged across the 6 years of the study.

ARS was not influenced by the chipmunks’ degree of periphery, habitat, sex, or trappability (Table 3). Among the 2-ways interactions, only the interaction of trappability and acorn availability had a significant effect on ARS. In the years with low acorn availability, chipmunks with higher trappability had a higher ARS, whereas the opposite was true in the years with high acorn availability (Table 3; Figure 1). Additionally, from selection gradients analysis, we found significant positive directional selection on trappability in the years with low acorn availability ($\beta_{\text{low}} = +0.27 \pm 0.01$; $P < 0.001$); whereas in the years with high acorn availability we found significant negative directional selection ($\beta_{\text{high}} = -0.30 \pm 0.04$; $P < 0.001$).

DISCUSSION

We found that the adult Siberian chipmunks of the study population differed consistently in their propensity to enter traps, often taken as an index of boldness (Boyer et al. 2010; Patterson and Schulte-Hostedde 2011; Montiglio et al. 2012). We also showed that the variation in trappability was associated with a variation in 1 component of fitness, ARS, but that the direction of this association fluctuated between years according to food availability. We shall now discuss the use of trappability as an index of boldness, the relationship between trappability and ARS, and finally, the implication of fluctuating selection on trappability.

Trappability as an index of boldness

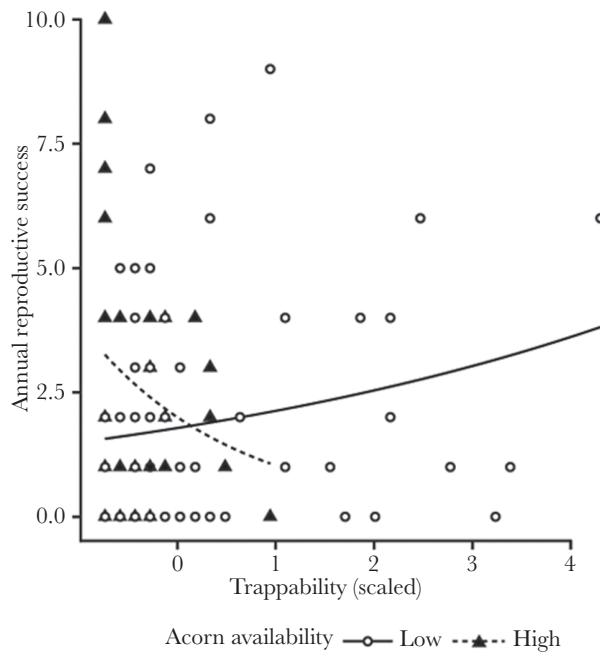
Presently, in behavioral ecology studies on wild rodents, personality traits are estimated in 2 ways: individual patterns of behavior are recorded either in response to standardized experimental stimuli or in the natural environment of the animals (Carter et al. 2013). For wild chipmunks, previous studies have used open-field or bag tests as standardised environments to estimate exploration/activity and docility, respectively (Patterson and Schulte-Hostedde 2011; Montiglio et al. 2012; Bergeron et al. 2013). Behavioral recording in the natural environment often relies on trapping data, with trappability being taken as an index of boldness and trap diversity as an index of space use (Boyer et al. 2010; Patterson and Schulte-Hostedde 2011; Montiglio et al. 2012). Both types of methods have advantages and drawbacks. An experimental setting usually allows for quicker, easier, and more standardized measurements, but probably produces indices with less ecological validity (Réale et al. 2007); the reverse is true for behavioral recordings in the natural environment. A recent study by Dammhahn and Almelung (2012) showed that in a population of wild lemurs, boldness measured in an experimental context (novel object test) was correlated with risk-taking in a foraging task in nature, suggesting that both types of methods can be reliably used to estimate personality traits in wild animals.

We confirmed that trappability—the propensity to enter baited traps—is substantially repeatable between years in Siberian chipmunks, and hence it can be considered a personality trait (Boyer et al. 2010). As the average lifespan for adult chipmunks in this population is about 1–2 years (Le Coeur C, unpublished data), the

Table 3

Details of the model selection and parameter estimates of the generalized linear mixed model investigating the variation in ARS of Siberian chipmunks in Sénart

Model's sources of variation	Selection				Parameter Estimates (98% CI)
	K	-LL	AICc	w _i	
Full model					
Periphery + (acorn + habitat + trappability + sex) ²	14	198.4	429.52	—	
Selected and averaged models					
Acorn + trappability + sex + acorn:trappability + sex:trappability	8	200.1	417.61	0.53	
Acorn + trappability + sex + habitat + acorn:trappability + sex:trappability	9	199.6	419.17	0.24	
Acorn + habitat + trappability + sex + acorn:trappability + sex:trappability + acorn:habitat	10	198.5	419.33	0.23	
Random effects					
σ _{ID}					0.64 [0.44; 0.95]
σ _{ACORN}					<0.01 [-0.06; 0.04]
Fixed effects					
Intercept					0.10 [-0.37; 0.56]
Acorn _(High)					0.03 [-0.67; 0.75]
Trappability					-0.04 [-0.40; 0.37]
Sex _(Male)					0.42 [-0.06; 0.89]
Habitat _(Open)					-0.07 [-0.71; 0.57]
Acorn _(Good) :trappability					-0.84 [-1.73; -0.02]
Sex _(Male) :trappability					0.43 [-0.05; 0.89]
Acorn _(Good) :habitat _(Open)					0.56 [-0.32; 1.41]

**Figure 1**

Relationship between the ARS of adult Siberian chipmunks and their trappability according to the level of acorn availability.

fact that trappability is repeatable after 1 year means that it is stable over most of the chipmunks' lifetime. Such long-term stability of a personality trait has already been demonstrated in a closely related species: eastern chipmunks show a tendency toward exploration that is repeatable after 1 year (Montiglio et al. 2012).

Relationship between boldness, food availability, and ARS

We found that boldness significantly influenced ARS in our study population. Such a relationship between a personality trait and

fitness component has already been described on several occasions in wild populations (see Smith and Blumstein 2008, for a review). In the eastern chipmunk, Patterson and Schulte-Hostedde (2011) showed that bolder males had more offspring when controlling for endoparasite load. In the same species, Bergeron et al. (2013) recently found a strong disruptive viability selection on adult exploration behavior. Individuals with low or high exploration scores were almost twice as likely to survive over a 6-month period compared with individuals with intermediate scores. Personality traits therefore seem to be strongly correlated with fitness in chipmunks.

In years with low acorn availability, we found that chipmunks with higher trappability tended to have a higher ARS. Several explanations, not mutually exclusive, can be proposed to explain this pattern. First, as described in several fish and mammal species (Biro and Stamps 2008), bolder chipmunks can be more efficient in acquiring resources. A higher food intake could then translate into better body condition and subsequently higher reproductive success. Additionally, bolder males may be more dominant or use a larger home range, thus increasing their access to females and consequently their reproductive success (Marmet et al. 2012). If this was the case, and because this effect does not apply to females, we would have expected to detect a significant interaction between trappability and sex in terms of ARS. This, however, was not the case (Table 3), although it is possible that we did not detect such an interaction because of our relatively limited sample size.

On the contrary, in years with high acorn availability, chipmunks with higher trappability had lower ARS. This may suggest that being bolder is costly for animals and that when this cost is not offset by a benefit—for example higher resource acquisition during low acorn availability years—then bold animals are worse off than shyer ones. At the study site, during the high resource years, acorn density is so high that food is probably available almost without restriction to all animals when they come out of hibernation, meaning that the better ability to acquire food is probably not advantageous in these circumstances. There are at least 2 hypotheses, again not mutually exclusive, that may explain why boldness could be costly in chipmunks. First, bolder

chipmunks seem to have a higher parasite load (Patterson and Schulte-Hostedde 2011), perhaps due to more frequent encounters with parasites or to the immunosuppressive effects of endocrine-related factors (e.g., Pisanu et al. 2010). Second, in several species, boldness is associated with a higher basal metabolic rate (Biro and Stamps 2010, which could translate into higher basic costs of living for bolder animals.

Fluctuating selection on boldness

One of the main questions currently being asked by behavioral ecologists regarding animal personality is how variation in personality can be retained in wild populations in the presence of selection (Carter et al. 2013). If personality variation is adaptive, it can be maintained by fluctuating selection, negative frequency-dependent selection, trade-offs among different components of fitness, and correlated selection. Of course, these mechanisms are not mutually exclusive, and several can simultaneously occur in a given population.

In our study, bolder chipmunks had a higher ARS in years with low resource availability, whereas the reverse was true in years with high resource availability. If we suppose that boldness mostly influence resource acquisition abilities (Van Noordwijk and de Jong 1986), that is, if bold animal are able to acquire more resource than shyer ones when resource are scarce (Biro and Stamps 2008), then in low resource years, bold animals should in average be in better condition and have both higher ARS and survival than shyer one. In such a case, selection on boldness would be temporally fluctuating in our study population. Note however that survival data, which are currently not available in our study population, would be needed to confirm this hypothesis.

Surprisingly, Bergeron et al. (2013) recently studied a population of eastern chipmunks subjected to similarly strong variations in food availability, but they found no evidence of temporally fluctuating viability selection on adult exploration behavior. Instead, they found strong disruptive viability selection on this behavior, possibly caused by negative frequency dependent selection, though independent of seasonal variations. The discrepancy with our study could be due to the fact that boldness and exploration may not usually be subjected to the same selective regime. Smith and Blumstein (2008) conducted a meta-analysis of published studies reporting fitness consequences on personality to identify general trends across species. They observed that whereas bolder individuals usually had a markedly increased reproductive success, particularly in males (but incurred a survival cost), there was no relationship between exploration and reproductive success, and only a small, positive effect of exploration on survival, suggesting that different mechanisms may be responsible for the maintenance of variation in different personality traits.

To our knowledge, temporally fluctuating selection on a personality trait has only been described to date for exploration in the great tit, *Parus major*. Dingemanse et al. (2004) showed that in a Dutch population, exploration behavior was related to annual adult survival, but with opposite effects for males and females, and reversed between years. Quinn et al. (2009) showed that in a population from the United Kingdom, the same personality trait was related to lifetime reproductive success, but not survival, through temporally and spatially heterogeneous selection. Our study adds a second example, suggesting that fluctuating selection could commonly contribute to maintain personality variation in wild populations, although further studies would evidently be needed to confirm this hypothesis.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary material can be found at <http://www.behco.oxfordjournals.org/>.

FUNDING

We thank the National Forests Office (ONF, France) for financial support and for allowing fieldwork in the site “La Faisanderie” (Forest of Séhart, France). This work was also funded by the Conseil Régional d’Île-de-France, the Conseil Général des Hauts-de-Seine, and the Ministère de l’Ecologie, du Développement durable et de l’Energie (MEDDE).

We are thankful to J. Marmet for her contribution in mark-recapture monitoring from 2005 to 2007. We wish to thank two anonymous referees for their thoughtful comments that improved the manuscript.

Handling editor: Alison Bell

REFERENCES

- Anderson SJ, Fike JA, Dharmarajan G, Rhodes OE. 2007. Characterization of 12 polymorphic microsatellite loci for eastern chipmunks (*Tamias striatus*). Mol Ecol Notes. 7:513–515.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. 2014. *_lme4*: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7 [cited 20 February 2015]. Available from: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bergeron P, Montiglio PO, Réale D, Humphries MM, Gimenez O, Garant D. 2013. Disruptive viability selection on adult exploratory behaviour in eastern chipmunks. J Evol Biol. 26:766–774.
- Blake BH. 1992. Estrous calls in captive Asian chipmunks, *Tamias sibiricus*. J Mammal. 73:597–603.
- Biro PA, Stamps JA. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? Trends Ecol Evol. 23:361–368.
- Biro PA, Stamps JA. 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? Trends Ecol Evol. 25:653–659.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MH, White JS. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends Ecol Evol. 24:127–135.
- Boyer N, Réale D, Marmet J, Pisanu B, Chapuis JL. 2010. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*). J Anim Ecol. 79:538–547.
- Carter AJ, Feeney WE, Marshall HH, Cowlishaw G, Heinsohn R. 2013. Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? Biol Rev Camb Philos Soc. 88:465–475.
- Chapuis JL, Obolenskaya EV, Pisanu B, Lissovsky AA. 2011. Datasheet on *Tamias sibiricus*. Wallingford (UK): CAB International, Invasive Species Compendium [cited 2014 October 3]. Available from: <http://www.cabi.org/isc>.
- Crawley MJ. 2007. The R book. Chichester (UK): Wiley.
- Crawley M, Long C. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. J Ecol. 83:683–696.
- Dammhahn M, Almelung L. 2012. Is risk taking during foraging a personality trait? A field test for cross-context consistency in boldness. Anim Behav. 84:1131–1139.
- Dingemanse NJ, Dochtermann NA. 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. J Anim Ecol. 82:39–54.
- Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Tinbergen JM. 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. Proc Biol Sci. 271:847–852.
- Johnson VE. 2013. Revised standards for statistical evidence. Proc Natl Acad Sci USA. 110:19313–19317.
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. Mol Ecol. 16:1099–1106.
- Kawamichi M. 1980. Food, food hoarding and seasonal changes of *Siberian chipmunks*. Jpn J Ecol. 30:211–220.
- Kawamichi T, Kawamichi M, Kishimoto R. 1987. Social organization of solitary mammals. In: Ito Y, Brown JL, Kikkawa J, editors. Animal

- societies: theories and facts. Tokyo (Japan): Japan Science Society Press. p. 173–188.
- Kawamichi T, Kawamichi M. 1993. Gestation period and litter size of Siberian chipmunk *Eutamias sibiricus* in Hokkaido, northern Japan. *J Mamm Soc Jpn.* 18:105–109.
- Kingsolver JG, Diamond SE, Siepielski AM, Carlson SM. 2012. Synthetic analyses of phenotypic selection in natural populations: lessons, limitations and future directions. *Evol Ecol.* 26:1101–1118.
- Lande R, Arnold SJ. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution.* 37:1210–1226.
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis JL. 2009. Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. *Eur J Wildl Res.* 55:497–504.
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L, Jacob G, Baudry E. 2012. Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. *Behav Ecol Sociobiol.* 66:1449–1457.
- McGlothlin JW, Whittaker DJ, Schrock SE, Gerlach NM, Jawor JM, Snajdr EA, Ketterson ED. 2010. Natural selection on testosterone production in a wild songbird population. *Am Nat.* 175:687–701.
- Montiglio PO, Garant D, Pelletier F, Réale D. 2012. Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim Behav.* 84:1071–1079.
- Morrissey MB, Hadfield JD. 2012. Directional selection in temporally replicated studies is remarkably consistent. *Evolution.* 66:435–442.
- Nakagawa S, Schielzeth H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol Rev.* 85:935–956.
- Obolenskaya EV, Lee MY, Dokuchaev NE, Oshida T, Lee MS, Lee H, Lissovsky AA. 2009. Diversity of Palaearctic chipmunks (*Tamias, Sciuridae*). *Mammalia.* 73:281–298.
- Patterson LD, Schulte-Hostedde AI. 2011. Behavioural correlates of parasitism and reproductive success in male eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim Behav.* 81:1129–1137.
- Peters MB, Glenn JL, Svete P, Hagen C, Tsusko OV, Decoursey P, Lieutenant-Gosselin M, Garant D, Glenn TC. 2007. Development and characterization of microsatellite loci in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Mol Ecol Notes.* 7:877–879.
- Pisanu B, Marsot M, Marmet J, Chapuis JL, Réale D, Vourc'h G. 2010. Introduced Siberian chipmunks are more heavily infested by ixodid ticks than are native bank voles in a suburban forest in France. *Int J Parasitol.* 40:1277–1283.
- Pisanu B, Obolenskaya EV, Baudry E, Lissovsky AA, Chapuis JL. 2013. Narrow phylogeographic origin of five introduced populations of the Siberian chipmunk *Tamias (Eutamias) sibiricus* (Laxmann, 1769) (Rodentia: Sciuridae) established in France. *Biol Invasions.* 15:1201–1207.
- Quinn JL, Patrick SC, Bouwhuis S, Wilkin TA, Sheldon BC. 2009. Heterogeneous selection on a heritable temperament trait in a variable environment. *J Anim Ecol.* 78:1203–1215.
- R Core Team. (2014). R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing [cited 2014 October 31]. Available from: <http://www.R-project.org/>.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev Camb Philos Soc.* 82:291–318.
- Schielzeth H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods Ecol Evol.* 1:103–113.
- Schulte-Hostedde AI, Gibbs HL, Millar JS. 2000. Microsatellite DNA loci suitable for parentage analysis in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*). *Mol Ecol.* 9:2180–2181.
- Smith BR, Blumstein DT. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav Ecol.* 19:448–455.
- Stradiotto A, Cagnacci F, Delahay R, Tioli S, Nieder L, Rizzoli A. 2009. Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *J Mammal.* 90:704–714.
- Tioli S, Cagnacci F, Stradiotto A, Rizzoli A. 2009. Edge effect on density estimates of a radiotracked population of Yellow-Necked Mice. *J Wildl Manage.* 73:184–190.
- Van Noordwijk AJ, de Jong G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am Nat.* 128:137–142.
- Verweij K, Yang J, Lahti J, Veijola J. 2012. Variation in human personality: testing evolutionary models by estimating heritability due to common causal variants and investigating the effect of distant inbreeding. *Evolution.* 66:3238–3251.
- Wolf M, Weissing FJ. 2010. An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 365:3959–3968.
- Zhang XS, Hill WG. 2005. Genetic variability under mutation selection balance. *Trends Ecol Evol.* 20:468–470.
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol.* 1:3–14.

Supplementary Material I: Acorn availability

Acorn availability is known to be mainly relevant for chipmunk reproduction after hibernation (e.g., Kawamichi 1980). Therefore, the availability of acorns of the two oak species present on our study site (*Quercus robur* and *Q. petraea*) was estimated between late February and early March from 2007 to 2012 under 33 to 34 mature oaks (i.e., tree with basal area > 0.50 cm at 1.50 m height) across the study site, by counting and weighing acorns on random sample surfaces of 0.4 to 1.0 m². This allowed us to estimate an averaged spring acorn biomass, expressed in g/m² (Table S1). Two acorn availability levels were defined: ‘low’ or ‘high’ respectively correspond to less or more than the average acorn spring biomass of 402.2 g acorn/m².

Due to the lack of data on acorn biomass at our study site prior to 2007, we used French National Forest Office data (J. Conche, Sécherie de la Joux, unpublished data) to determine an index of acorn availability in 2006. In this dataset, the acorn crop in a forest located approximately 20 km southeast of the Forest of Sénart was estimated by directly observing the trees just before autumnal seed fall and then dividing the data into three categories (0: no or almost no acorns; 1: small acorn crop; 2: large acorn crop). These levels were compared with the acorn spring biomass at our study site between 2007 and 2012 to determine whether the French National Forest Office data could be used to estimate the acorn availability for our site in 2006. (Table S1).

In the Forest of Sénart, between 2007 and 2012, spring acorn biomass showed a high annual variation, ranging from no acorns in 2009 to 911 g/m² in 2010 (Table S1). The estimated autumnal acorn crop evaluated in the adjacent forest corresponded well to the observed fluctuation in acorn biomass at our study site (Table S1), allowing us to estimate that acorn availability was low in 2006 at our site.

Table S1. Annual levels of the previous autumn acorn crop in a forest located to the south-east of Sénart (J. Conche, ONF, unpublished data) between 2006 and 2012, and early spring acorn biomass in the Forest of Sénart since 2007

	Adjacent south-eastern forest	Forest of Sénart			
Year	Previous autumn acorn crop level* **	Acorn numbers per m ²	Mass per acorn(g)	Acorn spring biomass (g/m ²)	Index of acorn availability
2006	0	No data	No data	No data	Low (estimated)
2007	1	7 ± 2	2.0 ± 0.1	14	Low
2008	2	195 ± 21	3.3 ± 0.1	643	High
2009	0	0	-	0	Low
2010	2	294 ± 27	3.1 ± 0.1	911	High
2011	0	~1	1.0 ± 0.2	~1	Low
2012	2	264 ± 22	3.2 ± 0.1	844	High

* 0: no or almost no acorns; 1: small acorn crop; 2: large acorn crop

** As we estimated acorn availability in February-March, whereas the French National Forest Office (ONF) dataset comprises estimates made shortly after acorn production in autumn, we used the 2005 ONF value as our 2006 point, and so on

References

- Kawamichi, M. 1980 Food, food hoarding and seasonal changes of Siberian chipmunks. *Jpn J. Ecol.* **30**, 211–220.

Supplementary Material II: List of the 10 microsatellites used to perform parentage analysis

Locus Name	Reference	Espèce	Type	Sequence	Motif
Chip14sib	1	<i>Tamias striatus</i>	F	5' GTT TGT GTT GGG GAT GTG TA 3'	(AAAG)15
			R	5' CTC TTT AGC TGG GTC TAT AT 3'	
Chip205(sib)	1	<i>Tamias striatus</i>	F	5' GTT TGA CTG GCT GTA AAA ACT GT 3'	(TCCC)3 ... (TCCT)13
			R	5' TCC AGC AAT GTA AGA GAA C 3'	
Chip31sib	1	<i>Tamias striatus</i>	F	5' CAA ACA GGA AAA AGA CAC 3'	(GTTT)7
			R	5' GTT TAC CCT CTT TGA TCT TAT AC 3'	
EuAm108(sib)	2	<i>Tamias amoenus</i>	F	5' TCC CAA CAA CCT CTC TTG ATG 3'	(GT)10
			R	5' AAC TTG AAA ATT TTC TTC TGG GC 3'	
EuAm138	2	<i>Tamias amoenus</i>	F	5' AAT GTA TGC TAG AGT GCC CAC C 3'	(AC)19
			R	5' TTT TCT AGA GAC ACA AAA ATT TAG CA 3'	
EuAm35	2	<i>Tamias amoenus</i>	F	5' ATC CGT TTA GTC TGT TAT GTC TCA 3'	(TG)12
			R	5' TTT AAT CTA AAG GAC AAC AAT TGC 3'	
Each10	3	<i>Tamias striatus</i>	F	5' GCA TTT ACA AGT GAA ATG ATG ACT G 3'	(GT)12
			R	5' CAC ATA GAA ACA GGG ACA ATG G 3'	
Each12	3	<i>Tamias striatus</i>	F	5' TCC AGC ACA ATT AAC ATT AGG C 3'	(GT)12
			R	5' CTT CAA CAG ACA CTG GAT CTG C 3'	
Each3	3	<i>Tamias striatus</i>	F	5' TGG TGA AAG ATC AGG CTG AAG 3'	(AC)17
			R	5' CAG TGC CCT GAA ATT CTT TAT TTG 3'	
Each9	3	<i>Tamias striatus</i>	F	5' CCA CAA TCA GAC TCA CAT TCG 3'	(TC)17
			R	5' CAT GAG ATA AGC AGC ATC TGG 3'	

References

1. Peters, M. B., Glenn, J. L., Svetec, P., Hagen, C., Tsyusko, O. V., Decoursey, P., Lieutenant-Gosselin, M., Garant, D. & Glenn, T. C. 2007 Development and characterization of microsatellite loci in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Mol. Ecol. Notes* **7**, 877–879
2. Schulte-Hostedde, A. I., Gibbs, H. L. & Millar, J. S. 2000 Microsatellite DNA loci suitable for parentage analysis in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*). *Mol. Ecol.* **9**, 2180–2181
3. Anderson, S. J., Fike, J. A., Dharmarajan, G. & Rhodes, O. E. 2007 Characterization of 12 polymorphic microsatellite loci for eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Mol. Ecol. Notes* **7**, 513–515

Supplementary Material III: Parentage analyses with CERVUS

Parentage was assessed using a likelihood-based approach with the program CERVUS 3.0 (Kalinowski et al. 2007; Marshall 2001). For each offspring, the program calculates the relative likelihood of parentage (LOD scores) of all possible parent pairs, thus allowing to determine which is the most likely parent pair. Using allele frequency data from the population, the program then runs a simulation to estimate the critical LOD score value necessary for assignment at greater than 95% or 80% confidence levels. We used the following simulation parameters: 10 000 cycles, a proportion of missing values of 2% (value inferred from the data) and we assumed that 80% of the parents were sampled. A duplicate genotyping performed on 96 individuals showed a typing error rate of 0.1 %. To account for other possible types of errors (null alleles at low frequency or mutations), we assumed a conservative error rate of 2.0 % in the final genotypes. When a parent pair could not be assigned with at least the confidence level of 80%, we assigned maternity or paternity alone using the same method. When parentage could not be assigned at the 80 % confidence level, it can be due to young having been born from a non-resident adult or from a never-captured resident adult or because the young was born outside our study site but dispersed into it.

Supplementary Material IV: Repeatability of trappability**i) Dataset used for testing the repeatability of trappability**

ID: identity of chipmunk

yr: year

trappy: trapability

ext: periphery index

barx, bary: coordinates of the barycentre of the geolocalised trap

ID	yr	trappy	ext	barx	bary	ID	yr	trapy	ext	barx	bary
F91	2005	7	0.00	611621	2406503	M7906	2007	2	0.00	611644	2406257
F136	2005	4	0.75	611732	2406245	F8173	2007	6	0.00	611554	2406666
F141	2005	11	0.00	611598	2406354	F8824	2007	43	0.00	611687	2406298
F305	2005	20	0.00	611562	2406372	M8938	2007	12	0.00	611581	2406301
F606	2005	3	0.67	611529	2406331	F9133	2007	17	0.71	611704	2406586
F1395	2005	8	0.50	611581	2406727	M9555	2007	2	1.00	611728	2406239
F4668	2005	3	0.33	611740	2406283	M9907	2007	14	0.79	611516	2406674
F6334	2005	3	0.00	611629	2406297	F10111	2007	14	0.29	611693	2406265
F7049	2005	15	0.00	611567	2406665	M4256	2008	2	0.00	611840	2406328
F7518	2005	6	0.00	611618	2406309	F4668	2008	5	0.00	611730	2406298
F91	2006	20	0.00	611626	2406486	F6843	2008	2	0.00	611581	2406325
F136	2006	8	0.88	611741	2406240	F8173	2008	5	0.20	611557	2406704
F141	2006	21	0.00	611607	2406373	F8824	2008	12	0.00	611662	2406295
F305	2006	29	0.00	611554	2406381	M8938	2008	2	0.00	611590	2406302
F484	2006	28	0.18	611732	2406280	F10111	2008	3	0.00	611702	2406272
F606	2006	8	0.50	611534	2406364	F2104	2009	12	0.67	611511	2406644
M719	2006	8	0.00	611695	2406371	F2330	2009	5	1.00	611510	2406334
F1395	2006	19	0.47	611597	2406713	M4256	2009	2	0.00	611838	2406344
F2998	2006	2	1.00	611523	2406264	F10168	2009	2	1.00	611517	2406286
F4668	2006	4	0.00	611723	2406300	F10467	2009	11	0.00	611598	2406304
F4737	2006	3	0.00	611571	2406297	F10481	2009	2	1.00	611535	2406741
F5068	2006	7	0.00	611618	2406289	F2104	2010	4	1.00	611509	2406698
M5842	2006	4	0.50	611848	2406285	M5727	2010	2	0.50	611534	2406712
M6154	2006	6	0.33	611649	2406646	M10279	2010	6	0.17	611540	2406569
F6334	2006	2	0.00	611579	2406346	F10467	2010	2	0.00	611595	2406285
M6336	2006	23	0.04	611672	2406295	F10481	2010	2	0.50	611567	2406738
F6369	2006	3	1.00	611519	2406278	M1988	2011	2	0.50	611702	2406253
F7035	2006	14	0.00	611613	2406431	F2330	2011	3	1.00	611506	2406364
F7049	2006	16	0.00	611566	2406683	F2354	2011	5	0.00	611720	2406477
F7518	2006	7	0.00	611582	2406355	M4059	2011	2	0.50	611514	2406605
M7751	2006	6	0.67	611779	2406249	F4396	2011	5	0.00	611524	2406481
M7906	2006	7	0.29	611646	2406258	F4613	2011	2	0.50	611514	2406605
F8824	2006	25	0.00	611671	2406299	M5727	2011	3	0.67	611534	2406670
M8938	2006	12	0.08	611572	2406320	F5975	2011	3	0.00	611572	2406368
F9133	2006	18	0.39	611699	2406580	M6821	2011	2	0.00	611515	2406528
M9555	2006	3	0.67	611699	2406245	M7250	2011	4	0.00	611588	2406331
M9907	2006	35	0.60	611524	2406661	F10168	2011	3	1.00	611523	2406264
F484	2007	5	0.60	611736	2406249	M10279	2011	17	0.06	611537	2406544
M719	2007	5	0.00	611694	2406353	F10481	2011	4	0.75	611541	2406736
F1395	2007	30	0.27	611577	2406722	M1988	2012	2	1.00	611731	2406235
F2104	2007	3	1.00	611501	2406639	F2354	2012	5	0.40	611731	2406543
F2998	2007	2	1.00	611523	2406264	M4059	2012	5	1.00	611536	2406732
F4668	2007	4	0.00	611723	2406285	F4396	2012	9	0.00	611516	2406510
F4737	2007	2	0.00	611581	2406325	F4613	2012	2	0.00	611519	2406544
F5068	2007	17	0.00	611623	2406298	F5975	2012	2	0.00	611556	2406367
M5842	2007	2	0.50	611860	2406304	M6821	2012	5	0.20	611519	2406505
M6154	2007	3	0.33	611699	2406582	M7250	2012	2	0.00	611558	2406345
M6336	2007	14	0.14	611725	2406304	F10168	2012	3	1.00	611523	2406264
F6369	2007	2	1.00	611517	2406286	M10279	2012	10	0.90	611543	2406552
F7035	2007	14	0.00	611621	2406417						
F7518	2007	27	0.00	611590	2406340						
M7751	2007	2	0.50	611784	2406251						

ii) Calculation of the adjusted repeatability

We wrote a function in R to calculate the mean adjusted repeatability and obtain bootstrapped confidence intervals using the lme4 package:

```
### adjusted repeatability for a single random intercept level in a LMM
AdjRLMM <- function(.) {
  sID <- sigma(.)
  sigma = sID
  sRES = unname(sID * getME(., "theta")[[1]])
  sIDHAB = unname(sID * getME(., "theta")[[2]])
  sigmaRES = (sigma+sIDHAB)
  betas = unname(getME(., "beta"))
  Rlinear <- (sRES*sRES) / ((sRES*sRES)+((sigma+sIDHAB)*(sigma+sIDHAB)))
  c(sigmaID = sRES, sigmaRES = sigmaRES, Rlinear = Rlinear, betas = betas)
}

### bootstrapping the repeatability (3000 simulations)
adjustRLin <- bootMer(modLMM6, AdjRLMM, nsim = 3000, .progress="txt")
### extract confidence intervals at alpha 0.05, 0.02, and 0.005
bCID <- boot.ci(adjustRLin, index=1, type=c("norm"), conf=c(0.95, 0.98, 0.995))
```

Helpful references

- Bolker, B. M. (2008). *Ecological models and data in R*. Princeton University Press.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM 2009 Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, NewYork
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS 2010 A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Meth. Ecol. Evol.* **1**, 3–14
- Zuur AF, Ieno EN, Saveliev AA 2012 Zero Inflated Models and Generalized Linear Mixed Models with R. Highland Statistics Ltd., Newburgh, UK
- Zuur AF, Hilbe JM, Ieno EN 2013 A Beginner’s Guide to GLM and GLMM with R. Highland Statistics Ltd., Newburgh, UK

Supplementary Material V: Dataset used to investigate the relationships among annual reproductive success, acorn availability, and trappability

ID: identity of chipmunk; **sx:** sex; **yr:** year; **hab:** habitat (O: semi-open; F: closed); **trappy:** trappability index; **ars:** annual reproductive success; **ext:** periphery index; **barx & bary:** spatial coordinates of the barycentre formed by the polygon in which a chipmunk was trapped

ID	sx	yr	hab	dispo	trappy	ars	ext	barx	bary	ID	sx	yr	hab	dispo	trappy	ars	ext	barx	bary
F10308	F	2009	F	bad	7	0	0	611587	2406300	M1558	M	2006	F	bad	4	0	0	611563	2406367
F10467	F	2009	F	bad	11	2	0	611598	2406304	M1714	M	2012	O	good	5	1	0	611612	2406426
F10467	F	2010	F	good	2	8	0	611595	2406285	M1988	M	2011	F	bad	2	0	0.5	611702	2406253
F10481	F	2010	O	good	2	6	0.5	611567	2406738	M2059b	M	2011	F	bad	9	6	0.22	611560	2406348
F10481	F	2011	O	bad	4	1	0.75	611541	2406736	M236	M	2011	O	bad	10	0	0.7	611712	2406577
F1332	F	2008	O	good	3	4	0	611600	2406421	M2442	M	2011	O	bad	5	7	0.2	611753	2406494
F1395	F	2006	O	bad	19	4	0.47	611597	2406713	M2554	M	2009	O	bad	5	3	0.6	611536	2406673
F141	F	2006	F	bad	21	2	0	611607	2406373	M2754	M	2012	O	good	3	1	0.67	611518	2406640
F143	F	2008	F	good	2	2	0	611745	2406324	M2851	M	2010	O	good	2	4	0.5	611746	2406531
F1597	F	2012	F	good	10	1	0.1	611558	2406378	M2866	M	2008	O	good	3	0	0	611542	2406547
F1645	F	2006	F	bad	7	0	0	611704	2406390	M3623	M	2012	F	good	9	3	0	611595	2406382
F1752	F	2011	F	bad	5	5	0.4	611796	2406421	M377	M	2009	F	bad	4	1	0.25	611650	2406264
F1790	F	2008	O	good	8	4	0	611554	2406550	M4059	M	2011	O	bad	2	0	0.5	611514	2406605
F1905	F	2012	O	good	13	0	0	611554	2406548	M4256	M	2008	F	good	2	1	0	611840	2406328
F1907	F	2006	O	bad	7	1	0.14	611718	2406531	M4553	M	2006	F	bad	2	1	0	611838	2406344
F1940	F	2011	F	bad	4	5	0	611603	2406279	M4553	M	2009	F	bad	2	1	0	611601	2406263
F2127	F	2008	F	good	2	2	0	611612	2406295	F220	F	2008	F	good	2	0	0.11	611663	2406278
F2142	F	2006	F	bad	4	0	0	611824	2406346	F2354	F	2011	O	bad	5	4	0	611593	2406367
F220	F	2008	F	good	2	0	0	611812	2406345	F2354	F	2012	O	good	5	4	0	611572	2406699
F2354	F	2011	O	bad	5	1	0	611720	2406477	F305	F	2006	F	bad	2	10	0.5	611534	2406712
F2354	F	2012	O	good	5	4	0.4	611731	2406543	F3882	F	2012	O	good	5	0	0.67	611534	2406670
F305	F	2006	F	bad	29	1	0	611554	2406381	F3957	F	2006	F	bad	3	2	0.33	611601	2406374
F3882	F	2012	O	good	5	5	0	611625	2406401	F3966	F	2010	O	good	2	2	0	611597	2406292
F3957	F	2006	F	bad	4	1	0.5	611788	2406446	F4078	F	2008	O	good	3	0	0	611783	2406415
F3966	F	2010	O	good	2	4	0.5	611509	2406590	F4198	F	2012	F	good	2	0	0.33	611649	2406646
F4078	F	2008	O	good	2	4	0	611555	2406636	F4613	F	2011	O	bad	3	6	0.04	611672	2406295
F4198	F	2012	F	good	4	1	0	611595	2406274	F4668	F	2006	F	bad	23	6	0.2	611543	2406401
F4613	F	2011	O	bad	2	0	0.5	611514	2406605	F4668	F	2008	F	good	5	3	0.67	611735	2406538
F4668	F	2006	F	bad	4	1	0	611723	2406300	F4737	F	2006	F	bad	6	2	0	611588	2406331
F4668	F	2008	F	good	5	4	0	611730	2406298	F4737	F	2011	F	bad	4	1	0	611558	2406345
F4737	F	2006	F	bad	3	0	0	611571	2406297	F4804	F	2011	O	bad	6	0	0.33	611649	2406646
F4804	F	2011	O	bad	5	0	0.4	611584	2406700	F484	F	2006	F	bad	2	2	0	611798	2406350
F484	F	2006	F	bad	28	0	0.18	611732	2406280	F4885	F	2010	O	good	6	0	0.67	611779	2406249
F4885	F	2010	O	good	5	3	0	611686	2406483	F4973	F	2008	O	good	9	3	0.67	611735	2406538
F4973	F	2008	O	good	3	1	0	611535	2406600	F5068	F	2006	F	bad	21	4	0.19	611675	2406508
F5068	F	2006	F	bad	7	3	0	611618	2406289	F5122	F	2009	F	bad	21	4	0.5	611514	2406646
F5122	F	2009	F	bad	4	1	0.5	611614	2406243	F5274	F	2010	O	good	2	2	0.22	611579	2406334
F5274	F	2010	O	good	2	7	0	611545	2406702	F565	F	2006	F	bad	22	4	0.19	611627	2406300
F565	F	2006	F	bad	8	0	0.5	611635	2406246	F5975	F	2011	F	bad	3	5	0	611627	2406671
F5975	F	2012	F	good	2	2	0	611556	2406367	F6334	F	2006	F	bad	13	9	0.38	611586	24066245
F6334	F	2006	F	bad	2	1	0	611579	2406346	F6820	F	2009	F	bad	3	2	0.67	611699	2406661
F6820	F	2009	F	bad	2	2	0.5	611784	2406251	F7035	F	2006	O	bad	35	6	0.6	611524	2406661
F7035	F	2006	O	bad	14	4	0	611613	2406431	F7305	F	2011	F	bad	14	6	0.5	611545	2406299
F7305	F	2011	F	bad	6	4	0.5	611545	2406299	F7540	F	2011	F	bad	14	2	0.67	611881	2406330
F7540	F	2011	F	bad	3	2	0.67	611881	2406330	F7675	F	2006	O	bad	14	1	0	611579	2406555
F7675	F	2006	O	bad	14	1	0	611579	2406555	F7722	F	2006	F	bad	14	1	0.25	611587	2406269
F7722	F	2006	F	bad	4	1	0.25	611587	2406269	F793	F	2012	O	good	3	0	0.67	611534	2406721
F793	F	2012	O	good	3	0	0.67	611534	2406721	F8310	F	2011	F	bad	4	2	0.75	611799	2406242
F8310	F	2011	F	bad	4	2	0.75	611799	2406242	F8748	F	2011	O	bad	5	2	0.6	611512	2406669
F8748	F	2011	O	bad	5	2	0.6	611512	2406669	F8824	F	2006	F	bad	25	1	0	611671	2406299
F8824	F	2006	F	bad	25	1	0	611671	2406299	F9089	F	2011	F	bad	3	0	0	611622	2406351
F9089	F	2011	F	bad	3	0	0	611622	2406351	F91	F	2006	O	bad	20	0	0	611626	2406486
F91	F	2006	O	bad	20	0	0	611626	2406486	F9133	F	2006	O	bad	18	0	0.39	611699	2406580
F9133	F	2006	O	bad	4	0	0	611597	2406374	F9292	F	2012	F	good	4	1	0	611574	2406346
F9292	F	2012	F	good	6	1	0	611574	2406346	F9524	F	2012	F	good	6	1	0.17	611540	2406569
F9524	F	2012	F	good	6	4	0.17	611540	2406569	M10279	M	2010	O	good	6	4	0.17	611540	2406569
M10279	M	2010	O	good	6	4	0.17	611540	2406569	M10279	M	2011	O	bad	17	1	0.06	611537	2406544
M10279	M	2011	O	bad	17	1	0.06	611537	2406544	M10401	M	2011	O	bad	8	1	0.75	611516	2406673
M10401	M	2011	O	bad	8	1	0.75	611516	2406673	M10407	M	2008	F	good	6	2	0	611593	2406359
M10407	M	2008	F	good	6	2	0	611593	2406359	M1056	M	2008	F	good	3	0	0	611725	2406319
M1056	M	2008	F	good	3	0	0	611725	2406319	M1168	M	2012	F	good	6	1	0	611598	2406368

Supplementary Material VI: R-code for the Jackknife procedure used to calculate the standardized linear selection gradient (adapted from Marmet et al. 2012)

```
#####
## Linear selection coefficient - controlled for intra-individual and 'intra-year'
## effect
#####
##tablo=read.table("variables130913MartssperiphSSM.txt", sep="\t", h=T)
##Adapted from Marmet et al 2012 ; see also McGlohtlin et al. 2010
nr<-nrow(tablo)
nr
jackkslr <- list(nr)
for (i in 1:nr) {
  jackkslr [[i]] <- lmer(ars~mean(ars)-1+scale(trapy):dispo+(1|yr)+(1|ID), data=
  tablo[-i, ])
}
##Store coefficients of the ith linear regressions
coeff.matrix <- matrix(0, nrow = nr, ncol = 2)
for (i in 1: nr) {
  coeff.matrix[i, ] <- (jackkslr[[i]]@beta)
}
colnames(coeff.matrix) <- c("bad", "good")
##Create a table of the i coefficients
seltab=data.frame(round(coeff.matrix, 2))
print(seltab)
##Calculate the averaged coefficient, corresponding to the selection gradient and
##its standard deviation
mean(seltab$"bad"); sd(seltab$"bad")
mean(seltab$"good"); sd(seltab$"good")
> mean(seltab$"bad"); sd(seltab$"bad")
[1] 0.2666346
[1] 0.01187398
> mean(seltab$"good"); sd(seltab$"good")
[1] -0.2999038
[1] 0.03551275
```


Discussion

Cette étude avait pour objectif d'étudier l'influence de l'hétérogénéité temporelle environnementale (ressources trophiques disponibles avant l'hibernation) sur la relation entre traits de tempérament et succès reproducteur annuel (« *Annual reproductive success* », ARS).

Nous montrons des différences marquées entre adultes dans leur propension à entrer dans les pièges (« capturabilité », « *trappability* »). Ces différences interindividuelles étant persistantes dans le temps, ce résultat nous permet de distinguer des différences de tempérament au sein de la population, opposant des individus plus audacieux à ceux plus timides. Ainsi, la capturabilité des individus peut être utilisée comme un indice de trait de tempérament dans cette population. Ces résultats confortent ceux effectués dans la population à partir des données collectées en 2005-2006 par Boyer et al. (2010).

Ces variations de tempérament sont associées aux variations de l'un des composants majeurs de la valeur sélective, l'ARS. Le sens de cette relation fluctue selon les années en fonction des ressources disponibles. Ainsi, dans cette étude, nous montrons que les individus les plus audacieux sont également ceux ayant un fort ARS lors des années de faibles ressources disponibles. A l'inverse, lors de fortes disponibilités en ressources alimentaires, les individus avec un indice fort de capturabilité ont un ARS plus faible.

Ces résultats suggèrent ainsi que l'abondance variable des ressources en fonction des années peut être responsable des effets différentiels de la personnalité sur le succès reproducteur annuel des individus. Ceci conforterait le rôle des pressions de sélection fluctuantes comme mécanisme d'explication du maintien de la variation intra-populationnelle des traits de personnalité.

Pour appuyer ces résultats, nous souhaiterions étudier la relation entre audace et survie en fonction des variations annuelles des disponibilités trophiques. Une relation similaire à celle observée entre audace et ARS permettrait de conforter l'hypothèse de pressions de sélection fluctuantes au sein de cette population.

Aux regards des deux précédents chapitres, il serait également possible d'étudier l'influence du tempérament comme source d'hétérogénéité individuelle sur les patrons intra-annuels de covariation entre reproduction et survie.

Chapitre IV.

Caractérisation du phénomène de

« *masting* » chez les chênes

pédonculés et sessiles en France

Introduction

Dans les chapitres précédents, nous avons mis en évidence une forte influence de la disponibilité en glands à l'automne selon les années sur les patrons de variation et de covariation entre traits de tempérament, reproduction et survie chez le tamia de Sibérie, consommateur des fruits des chênes.

Le suivi individuel (fructification à l'automne et biomasse en glands au sol au printemps) de chênes pédonculés (*Q. robur*) et sessiles (*Q. petraea*) sur notre site d'étude (Faisanderie, Forêt de Sénart) a permis de montrer l'existence : i) d'une forte variabilité interannuelle dans la production de glands par les deux espèces, ii) d'une synchronisation de la reproduction entre individus de la population. Ainsi, certaines années, la grande majorité des arbres vont produire peu ou pas de glands, alors que d'autres années la plupart d'entre eux en produiront de grandes quantités. Ce phénomène de reproduction, très variable suivant les années et synchronisé entre individus, dit phénomène de « **masting** », est observé chez de nombreuses espèces végétales pérennes, et a été particulièrement étudié chez les chênes *Quercus* spp. (Kelly 1994; Koenig & Knops 2000, 2014; Kelly & Sork 2002; Koenig et al. 2003; Liebhold et al. 2004).

A. Facteurs ultimes

D'un point de vue évolutif, ce phénomène peut être vu comme une stratégie favorisant le succès reproducteur des arbres. Afin d'expliquer l'existence du *masting* chez de nombreuses espèces végétales, deux hypothèses principales ont été développées (facteurs ultimes ; Kelly & Sork, 2002; Kelly & Sullivan, 1997; Moreira et al., 2014; Nilsson & Wästljung, 1987; Schnurr et al., 2002; Silverstow, 1980) :

1. l'hypothèse de saturation des consommateurs de graines maximisant la survie des fruits (« *predation satiation* ») : les années où la production de glands est faible ou nulle vont maintenir la population de consommateurs à de faibles effectifs, tandis que les années de forte production, les consommateurs de glands seront saturés et ne prélèveront qu'une petite partie des fruits disponibles (Fig. 16) ;
2. l'hypothèse selon laquelle les espèces, principalement anémophiles, ont un meilleur succès de pollinisation en synchronisant leur effort de floraison (« *pollination efficiency* »).

De nombreux travaux ont mis en évidence une influence du *masting* sur la dynamique de population de consommateurs de fruits et de graines (Elkinton et al. 1996; McShea 2000; Schnurr et al. 2002; Montiglio et al. 2014), et plus largement sur les réseaux trophiques et

l'écosystème. Par exemple, il a été observé des effets en cascade entre phénomène de *masting*, consommateurs, ectoparasitisme et risques liés à la borréliose de Lyme (Jones et al. 1998; Ostfeld & Keesing 2000; Ostfeld et al. 2001, 2006; Schaub et al. 2005).

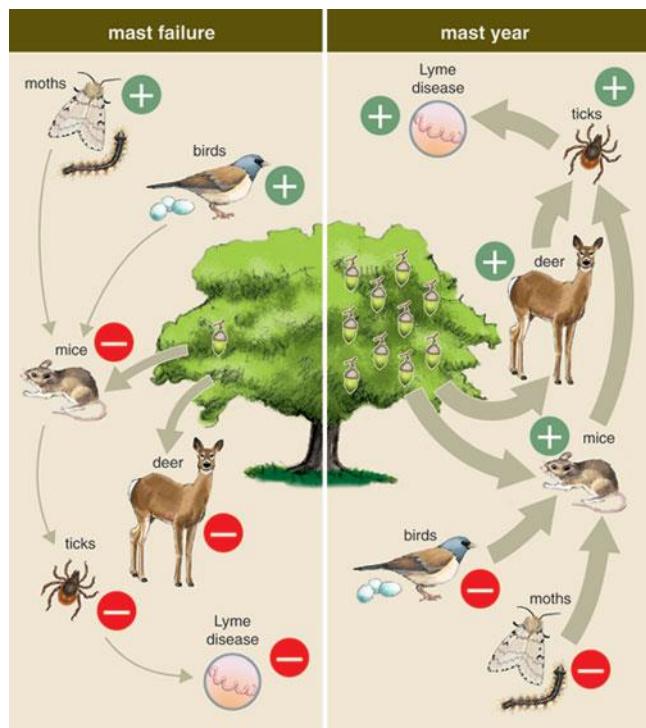


Figure 16 Représentation schématique des interactions écologiques entre espèces et des effets en cascade sur la chaîne trophique (prédateurs-proies-parasites), liés au phénomène de *masting*, dans un modèle de forêt de feuillus. Les flèches, d'épaisseurs variables, reflètent les flux d'énergie entre espèces (oiseaux nicheurs, rongeurs, ongulés, insectes, tiques) influençant positivement (+) ou négativement (-) les populations à l'année $t+1$ (prédateur-proie) ou $t+2$ (parasitisme-maladie de Lyme), selon les années t de forte (à droite) ou de faible (gauche) production de glands. (Koenig & Knops 2005).

B. Facteurs proximaux

Comprendre comment le phénomène de synchronie spatiale et temporelle des productions de fruits s'effectue est une question suscitant un grand intérêt dans la communauté scientifique et qui est encore largement débattue. L'étude du phénomène de *masting* sur divers taxons et dans différentes régions géographiques a permis de mettre en lumière une influence des conditions climatiques sur la variabilité interannuelle de la production de fruits, cette influence variant selon le système étudié (Sork et al. 1993; Koenig et al. 1996; Kelly & Sork 2002; Kelly et al. 2013; Pearse et al. 2014). Par exemple, il a été observé que les températures moyennes au printemps (cas du chêne blanc de Californie *Quercus lobata*, Fig. 17 - Koenig et al., 2015, 1996), ou celles de l'été précédent un épisode de *masting* (cas de 18 espèces de cinq genres en Nouvelle-Zélande, Schaub et al. 2002), ou encore les patrons saisonniers de précipitations (cas du chêne vert *Quercus ilex*, en forêt méditerranéenne, Pérez-Ramos et al., 2010) pouvaient contribuer au phénomène de *masting*.

Bien que la corrélation entre conditions environnementales et production de fruits ait été observée dans de nombreux cas, la compréhension des mécanismes sous-jacents fait encore l'objet d'hypothèses, détaillées dans Pearse et al., 2014.

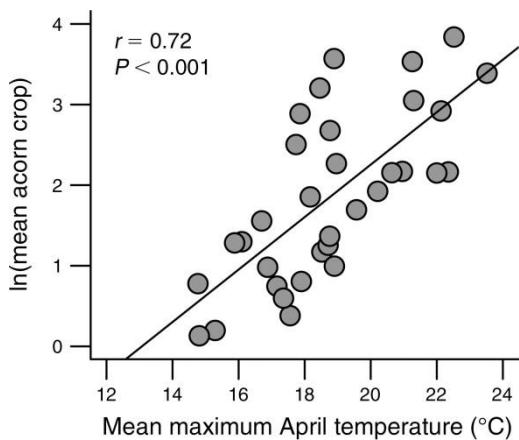


Figure 17 Corrélation positive entre températures maximales moyennes en avril et production de glands à l'automne (log-transformé) sur 84 chênes blancs *Quercus lobata*, suivis individuellement pendant 33 ans (1980-2012), situés dans la « Hasting Natural History Reservation », chaînon Santa Lucia, sur la côte californienne, Etats-Unis (Figure issue de Koenig et al., 2015).

La première d'entre elles fait référence aux conditions climatiques comme facteur proximal de la variabilité temporelle des productions de fruits (« *the weather as a proximate driver* »), les conditions climatiques intervenant directement sur le processus de reproduction des arbres (en influençant la floraison, la pollinisation et/ou la maturation). Sur cette base, Koenig et al. (2015) proposent l'hypothèse de synchronisation phénologique (« *the phenological synchrony hypothesis* ») selon laquelle des températures printanières moyennes élevées déclenchaient une synchronisation du processus de floraison entre chênes, avec en conséquence une forte production de glands à l'automne de la même année (Fig. 18).

La seconde hypothèse fait référence aux conditions climatiques comme signal environnemental perçu par les individus sur une large échelle spatiale (« *the weather as a cue* » ; Kelly & Sork, 2002; Kelly et al., 2013), leur permettant de bénéficier des avantages adaptatifs d'une reproduction synchronisée. Ceci dans l'hypothèse où se reproduire les années de mast à l'échelle populationnelle serait avantageux pour les individus.

En s'appuyant sur l'idée que le *masting* présente un avantage adaptatif (i.e., un fort effort reproducteur ponctuel serait plus efficace qu'un effort reproducteur régulier mais plus faible), ces deux hypothèses sont complémentaires à celles liées à la saturation des consommateurs et à l'efficacité de pollinisation, développées précédemment.

A partir de 26 suivis sur le long terme de 15 espèces présentes en Nouvelle-Zélande, Kelly et al. (2013) ont développé et testé l'hypothèse selon laquelle la différence de températures (ΔT) entre une saison de croissance (t-1) et la suivante (t), serait un signal fort de synchronisation des productions de fruits à l'année t. En accord avec l'hypothèse liée à la limitation des

ressources (i.e., la température l'année précédente peut, à travers les effets sur la production de glands à l'année t-1, affecter la disponibilité des ressources pour l'année t), il a été déjà montré que les températures de l'année t-1 associées aux températures à l'année t pouvaient être de bons indicateurs des productions de fruits.

Pearse et al. (2014) ont testé l'effet de ΔT sur la production de glands de *Q. lobata* en confrontant l'hypothèse développée par Kelly et al. (2013) à une nouvelle hypothèse selon laquelle ΔT ne serait pas qu'un signal arbitraire, mais serait lié aux mécanismes proximaux induisant le *masting* (modèle schématisé et expliqué en Fig. 19).

Ainsi, la question des facteurs proximaux au phénomène de *masting* est une question très actuelle, pour laquelle la communauté scientifique s'accorde à dire que les conditions climatiques influencent les productions de fruits, mais diverge encore sur les hypothèses liées aux processus sous-jacents.

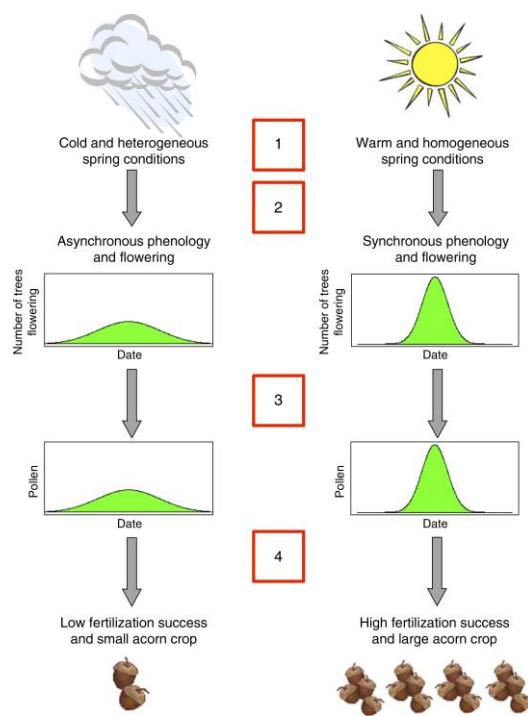


Figure 18 Illustration de l'hypothèse de synchronisation phénologique (« *the phenological synchrony hypothesis* ») développée par Koenig et al. (2015) sur une population de chênes blancs de Californie.
 Un printemps froid et humide (à gauche) serait corrélé à des conditions micro-climatiques spatialement hétérogènes, une floraison et un débourrement asynchrones, induisant généralement une plus faible quantité de pollen disponible, un plus faible taux de fertilisation et, par conséquent, une plus faible production de glands. À l'inverse, un printemps chaud et sec (à droite) serait corrélé à des conditions micro-climatiques plus homogènes, à une synchronisation du débourrement et de la floraison, augmentant la disponibilité en pollen, favorisant ainsi la fertilisation et donc, une plus forte production de glands.

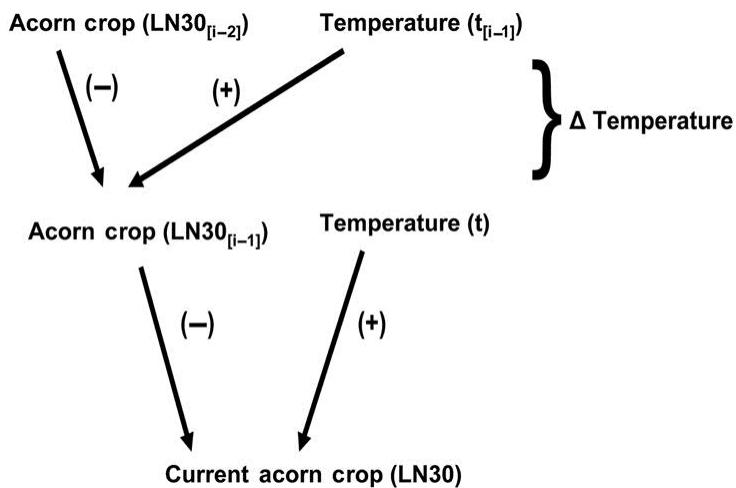


Figure 19 Schéma conceptuel illustrant les relations attendues entre conditions climatiques (températures ici), productions de glands à l'année t et aux années précédentes ($t-1$ et $t-2$), proposé par Pearse et al., 2014.

De nombreuses études ont montré l'existence d'une corrélation positive entre un climat saisonnier chaud (printemps ou été) et la production de graines/fruits, probablement en raison de l'influence des conditions climatiques sur la pollinisation ou le développement et la maturation des graines. De même, la limitation des ressources pour une année donnée (« *resource-limitation hypothesis* »), due à une forte production de fruits l'année précédente a souvent été montrée comme affectant la production de fruits chez différentes espèces. En associant l'hypothèse développée par Kelly et al. (2013) selon laquelle la différence de températures entre les années (ΔT) serait un bon indicateur de la production de fruits, Pearse et al. (2014) proposent que cet effet du delta de température (ΔT) soit dû aux effets directs des conditions climatiques récentes (année t) et aux conditions climatiques de l'année précédente ($t-1$) par l'intermédiaire des productions de fruits à $t-1$. En alternative, ΔT peut agir comme un signal pour les espèces, indépendamment des processus développés ci-dessus (hypothèse de Kelly et al., 2013).

C. Synchronie spatiale

Outre la dimension temporelle (souvent estimée via le coefficient de variation interannuelle [CV] dans les productions de fruits/graines à l'échelle d'une population), le phénomène de masting se caractérise également par de la synchronie spatiale intra et inter populationnelle, pouvant s'étendre dans certains cas sur plusieurs centaines de kilomètres (Fig. 20 et 21 ; Koenig & Knops 1998, 2013; Liebhold et al. 2004). Les deux hypothèses principales proposées pour expliquer ce phénomène de synchronisation à larges échelles géographiques ne sont pas mutuellement exclusives (puisque les processus sont probablement interdépendants), et font référence aux facteurs environnementaux (« *the Moran effect* ») et à la dépendance mutuelle des individus en termes de dispersion du pollen chez les espèces allogames (« *pollen coupling* »). L'observation d'une synchronie spatiale simultanée entre différentes espèces (Schauber et al. 2002; Koenig & Knops 2013) semble conforter plus particulièrement l'hypothèse selon laquelle les conditions climatiques, étant elles-mêmes spatialement autocorrélées, sont à l'origine du phénomène de *masting*.

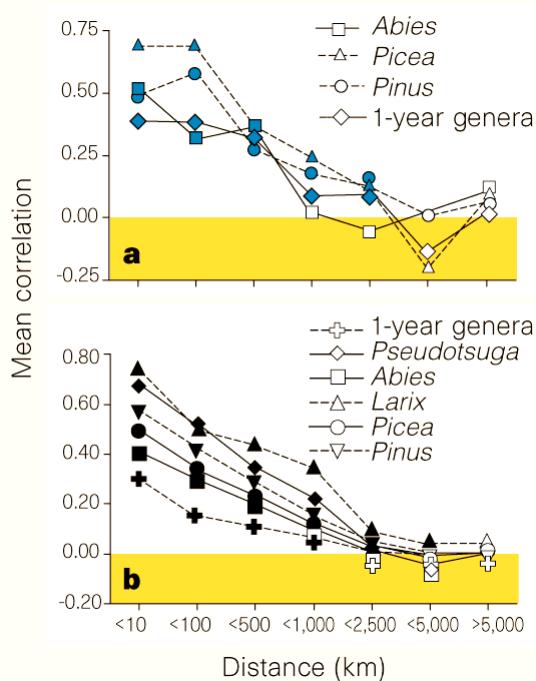


Figure 21 Synchronie spatiale (a) des productions annuelles de graines ou de cônes et (b) de la croissance moyenne annuelle des cernes chez différents genres et espèces de conifères de l'hémisphère nord (Koenig & Knops 1998)

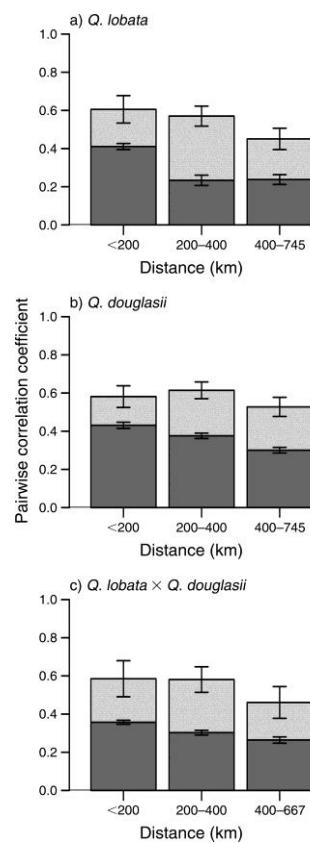


Figure 20 Exemple de synchronie spatiale intra- et interspécifique chez le chêne blanc de Californie (*Quercus lobata*) et le chêne de Douglas (*Q. douglasii*). En gris clair : analyse effectuée à l'échelle du site ; en gris foncé : analyse à l'échelle des individus (Koenig & Knops 2013)

D. Contexte et objectifs de l'étude

Le *masting* a été principalement étudié jusqu'alors à partir de suivis temporels d'espèces localisées en Australasie, en Amérique du Nord et en Europe, avec plus de 50% des études réalisées aux Etats-Unis et en Finlande (Kelly & Sork 2002).

Très peu d'informations sont disponibles en Europe de l'Ouest, sous un climat tempéré (mais voir les travaux effectués en Espagne et en Angleterre, détaillés dans Kelly & Sork 2002, Supplementary materials et les travaux plus récents de Pérez-Ramos et al. 2014). A notre connaissance, seul le *masting* du chêne vert (*Quercus ilex*) a été étudié en France, sur le site expérimental de Puéchabon, en région méditerranéenne (Pérez-Ramos et al. 2010).

Le chêne sessile (*Q. petraea*) et le chêne pédonculé (*Q. robur*) couvrent pourtant la plus grande partie de la surface forestière d'Europe et constituent les essences les plus communes des forêts métropolitaines françaises, correspondant également aux essences dominantes sur notre site d'étude du tamia de Sibérie (Forêt de Sénart, Essonne, France). A partir de 30 suivis

temporels répartis en France, sur les sites du Réseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers (RENECOFOR), nous avons cherché à caractériser le phénomène de *masting* chez ces deux espèces de chênes en s'intéressant aux deux composantes du phénomène : la variabilité temporelle et la synchronie spatiale des productions de fruits.

Plus particulièrement, nous avons analysé (i) la variabilité temporelle des productions de glands à l'échelle des sites étudiés, (ii) la corrélation entre facteurs climatiques et *masting*, en testant les hypothèses liées à l'influence des conditions climatiques au printemps sur la production de glands, et enfin (iii) l'existence d'une synchronie spatiale inter sites à l'échelle de la France.

Matériels et méthodes

Phénologie et facteurs climatiques

Le réseau RENECOFOR, mis en place par l'Office National des Forêts en 1992, constitue la partie française d'un ensemble de sites permanents de suivi des écosystèmes forestiers d'Europe, 34 pays étant concernés (RENECOFOR, ONF). En France, 102 sites font l'objet de ce suivi, chaque site correspondant à une placette d'une surface de 2 hectares, référencée selon son essence principale et le numéro du département. Des informations relatives à la phénologie des essences principales (date de débourrement, chutes de litières : feuilles, branches, fruits) ont été relevées annuellement sur chaque site.

A partir de ces données, nous avons travaillé sur les trente parcelles faisant référence à des peuplements dont l'essence principale est le chêne pédonculé (noté 2 + n° du département), le chêne sessile (noté 3 + n° du département), ou à des peuplements mixtes, en proportions égales de chênes sessile et pédonculés (noté 1 + n° du département ; Fig. 22). Des données de biomasse en glands au sol (kg.ha^{-1}) ont été enregistrées en moyenne sur 15 années consécutives (min : 13 ans – max : 17 ans) entre 1993 et 2009.

Les indices bioclimatiques ont été calculés à partir de la ré-analyse climatique SAFRAN. SAFRAN est un système d'analyse fournissant différentes variables climatiques de surface (température, humidité relative, rayonnement, précipitation, vitesse du vent) homogénéisées et continue sur un domaine couvrant l'ensemble de la France métropolitaine (Vidal et al. 2010). Les variables produites par SAFRAN ont une résolution temporelle horaire et une résolution spatiale de $8 \times 8 \text{ km}^2$. Le système d'analyse repose sur deux principes : (i) l'interpolation de variables climatiques modélisées à large échelle (issue du modèle Arpege de Météo-France p.ex.) et (ii) la correction de ces variables modélisées par des observations de surface issues

des stations Météo-France. Dans cette étude, nous avons utilisé la température et les précipitations pour construire une série d'indices climatiques pour chaque station et chaque année (Tab. 1). L'altitude de la station RENECOFOR peut être différente de celle du point SAFRAN au centre de la maille de 8x8km². Ceci implique qu'il est nécessaire de corriger les températures issues de SAFRAN pour prendre en compte le refroidissement de l'air avec la diminution de la pression atmosphérique. Nous avons donc appliqué un gradient thermique vertical de 0.06°C tous les 100 m aux données journalières de température avant de construire les indices.

Les variables climatiques ont été sélectionnées selon leur pertinence biologique. Elles incluent notamment les conditions climatiques au printemps et plus spécifiquement, en avril, mois de floraison (à partir des variables énumérées dans le Tableau 1).

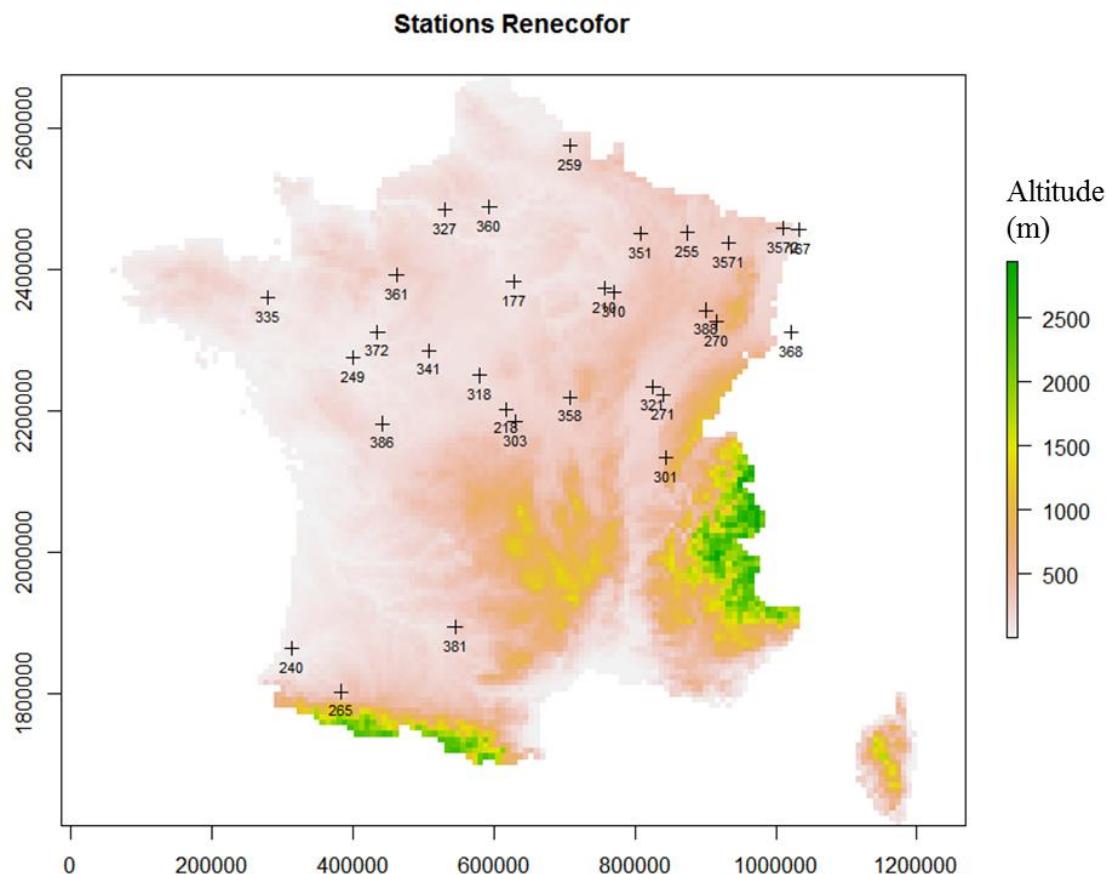


Figure 22 Répartition géographique des sites d'observation des écosystèmes forestiers, codés en fonction de leur essence principale (1 : peuplements mixtes avec des proportions égales de chênes sessiles et pédonculés ; 2 : chênes pédonculés et 3 : chênes sessiles), et du département où il est situé (e.g., 372 : parcelle composée majoritairement de chênes sessiles et localisée dans la Sarthe, 72). En ordonnée et en abscisse : latitude et longitude en mètres selon le système de projection Lambert 2 étendu.

Variabilité temporelle et facteurs climatiques

La variabilité temporelle des productions annuelles de glands a été quantifiée à partir du coefficient de variation des productions moyennes annuelles de fruits par peuplement ($CV_{peupl.} = \text{écart-type}/\text{moyenne}$; Kelly 1994; Buonaccorsi et al. 2003).

Les données (15 années de suivis sur 30 sites) ne permettant pas de réaliser des modèles linéaires à effets mixtes (sur paramétrage des modèles), nous avons étudié la relation entre variables explicatives (variables climatiques) et production de glands (log-transformée), en analysant (i) les patrons d'auto corrélation au sein de la série temporelle de production de glands ; (ii) la covariation entre variables explicatives (variables climatiques, Tab. 1) et production de glands à partir du coefficient de corrélation de Pearson (*Auto- et Cross-correlation Functions* - ACF et CCF respectivement) sur l'ensemble des données (sites confondus) ; et enfin (iii) la production de glands en fonction des variables sélectionnées en fonction des ACF et en tenant compte de l'effet « site », à partir d'arbres de régression (ou arbres de décision). Afin de définir le bon nombre de nœuds et donc le bon paramètre de complexité, dix validations croisées sont paramétrées par défaut (implémentation avec la fonction ‘rpart’, package rpart, logiciel R, R core team 2015). Cependant, du fait de l'instabilité des validations croisées, nous avons utilisé la moyenne des résultats issus de 20 répétitions de 10 validations croisées (Venables & Ripley 2002).

Tableau 1 Variables climatiques issues de la base de données SAFRAN, testées en tant que covariables explicatives des productions de glands.

Variables	Description	Unités
TempM1_M12	Températures mensuelles moyennes (janv. à déc.)	°C
RainM1_M12	Précipitations mensuelles moyennes (janv. à déc.)	mm
MTX1_12	Températures journalières max moyenne par mois (janv. à déc.)	°C
MTN1_12	Températures journalières min moyenne par mois (janv. à déc.)	°C
NFrostMin1_12	Nombre mensuel de jours pour lesquels MTN <0°C (janv. à déc.)	Jours
NFrostMean1_12	Nombre mensuel de jours de gel, i.e. MTX <0°C (janv. à déc.)	Jours
TempM4lag	Températures moyennes en avril de l'année $t-1$	°C
DeltaTempM4	Delta de températures moyennes en avril entre les années $t-1$ et t	°C
DeltaMTX4	Delta de températures max. moyennes en avril entre les années $t-1$ et t	
Tseas_spring	Températures moyennes printanières (mars, avril, mai)	°C
Tseas_summer	Températures moyennes estivales (juin, juillet, août)	°C
Tseas_fall	Températures moyennes automnales (sept., oct., nov.)	°C
Tseas_winter	Températures moyennes hivernales (déc, janv., fév.)	°C
Rainseas_spring	Précipitations moyennes printanières (mars, avril, mai)	mm
Rainseas_summer	Précipitations moyennes estivales (juin, juillet, août)	mm
Rainseas_fall	Précipitations moyennes automnales (sept., oct., nov.)	mm
Rainseas_winter	Précipitations moyennes hivernales (déc, janv., fév.)	mm

Variabilité spatiales et facteurs climatiques

Afin de tester et de caractériser la synchronie spatiale des productions de glands entre sites à l'échelle de la France (quel que soit le site, sites à dominance *Q. robur*, *Q. petraea* ou composés des deux essences) ainsi que le rôle des conditions climatiques sur ces patrons spatiaux, nous avons tout d'abord effectué des corrélogrammes spatiaux estimant au mieux la covariance dans les productions de glands à différentes échelles de distance (classes discrètes de distances ou variable continue *via* les fonctions ‘correlog’ et ‘spline.correlog’, respectivement package ncf, logiciel R ; Bjørnstad & Grenfell 2001). Puis nous avons réalisé des analyses spatiales multivariées basées sur l'indice de Moran (fonction ‘multispati’, package ade4).

Trois étapes composent l'analyse : caractérisation (1) des patrons spatiaux des productions de glands, (2) des patrons spatiaux *prédis* par la température moyenne maximale en avril MTX4 (variable choisie en s'appuyant sur les résultats des arbres de régression) et (3) des patrons spatiaux *corrigés* par la température MTX4.

La fonction multispati utilise un quadruplet (X, Q, D, L) dont les dimensions se définissent par l'association d'une pondération de voisinage (graphe de voisinage, L) à un schéma de dualité (X, Q, D) : X correspondant au tableau de données (ici, les sites en lignes, et les productions annuelles en glands en colonnes), Q à une pondération de ses colonnes et D à une pondération de ses lignes (Dray et al. 2008). Dans cette étude, le schéma de dualité correspond respectivement (1) à une analyse en composantes principales (ACP) des productions de fruits, (2) à une ACP sur variable instrumentale, ici TMX4 (dit également ACP d'ordination sous contraintes), et (3) à une ACP effectuée sur les résidus du tableau à expliquer (i.e., la série temporelle de productions de fruits) une fois tenu compte de la variable instrumentale (i.e., TMX4).

L'échantillonnage étant éclaté (notamment dans le sud-ouest de la France, Fig. 22), nous avons appliqué le graphe de Gabriel comme graphe de voisinage pour l'ensemble des analyses (Fig. 23).

Le graphe de Gabriel se définit comme suit : étant donné un ensemble S de n points dans un plan, deux points P et Q ∈ S sont connectés par une arête dans le graphe de Gabriel de S (i.e., sont considérés voisins) si et seulement si le disque ayant le segment PQ

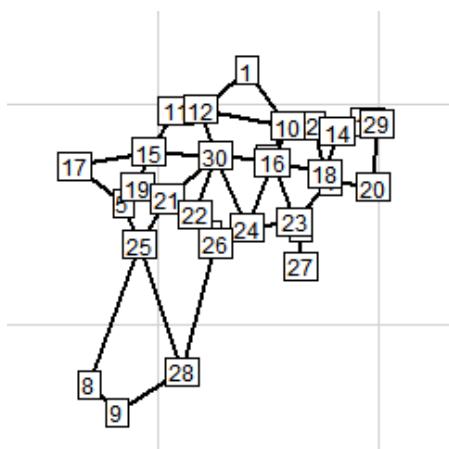


Figure 23 Graphe de Gabriel (graphe de voisinage) appliqué aux 30 sites RENECOFOR de productions de fruits des chênes sessiles et pédonculés

comme diamètre ne contient aucun autre point de S.

Résultats

Variabilité temporelle et facteurs climatiques

Le coefficient de variation des productions moyennes annuelles de fruits par peuplement est élevé ($CV_{peupl. moy.} = 1,52$; Tab. 2), indiquant une forte variabilité interannuelle dans les productions de fruits au sein de chaque peuplement.

Tableau 2 Coefficients de variation moyens des productions annuelles en glands par type d'essences principales présentes sur les sites.

Essences principales	Nb de sites étudiés	Nb moyen d'années de suivi	Moyenne CV [min - max]
C. pédonculé	9	15	1,63 [1,12-2,47]
C. sessile	19	15	1,49 [0,98-2,06]
C. sess. et péd.	2	16	1,3 [0,91-1,64]
Total	30	15	1,52 [0,91-2,47]

A partir des ACF et CCF effectuées sur les séries temporelles de fructification et de covariables climatiques, nous mettons en évidence (i) une absence d'autocorrélation au sein de la série temporelle de fructification, (ii) des corrélations positives entre la variable d'intérêt et différentes conditions climatiques, essentiellement liées aux températures moyennes et maximales en avril et aux ΔT associés (Fig. 24 et 25). N'observant pas d'autocorrélation temporelle entre t et t-1 au sein des séries temporelles liées à la température en avril, nous avons créé des arbres de décision en associant les effets décalés de la température en avril à l'année t-1 (lag-1) et à l'année t. Un fort effet du site associé à des effets seuils de la température moyenne en avril des années t et t-1 (seuil à 11°C pour les températures aux deux pas de temps ; Fig. 26) ainsi qu'à la température moyenne maximale en avril de l'année t (effet seuil à 16°C) ont été mis en évidence.

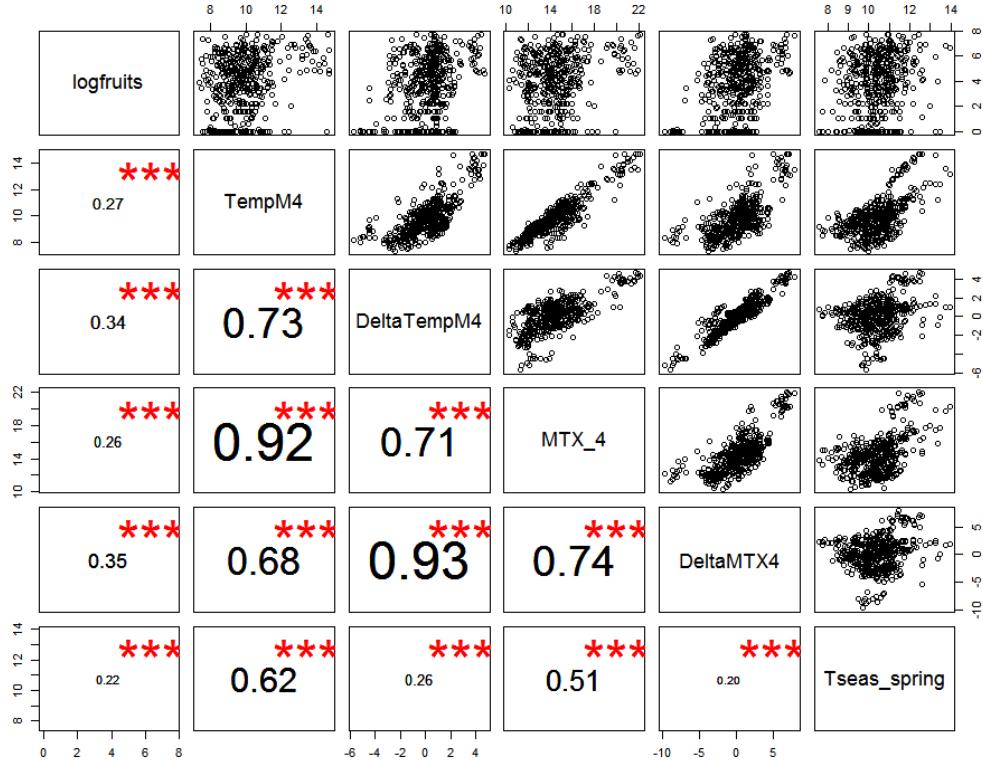


Figure 24 Corrélations et coefficients de corrélation entre variables climatiques printanières et production de glands (tous sites confondus), la taille de police reflétant la valeur absolue du coefficient de corrélation, i.e., la force de la relation. Logfruits : production de glands (log-transformée). TempM4 : Températures moyennes au mois d'avril ; Delta TempM4 : Delta de températures moyennes en avril entre années $t-1$ et t ; MTX_4 : Températures maximales moyennes en avril ; DeltaTX4 : delta de températures maximales moyennes en avril entre les années t et $t-1$; Tseas_spring : températures moyennes printanières

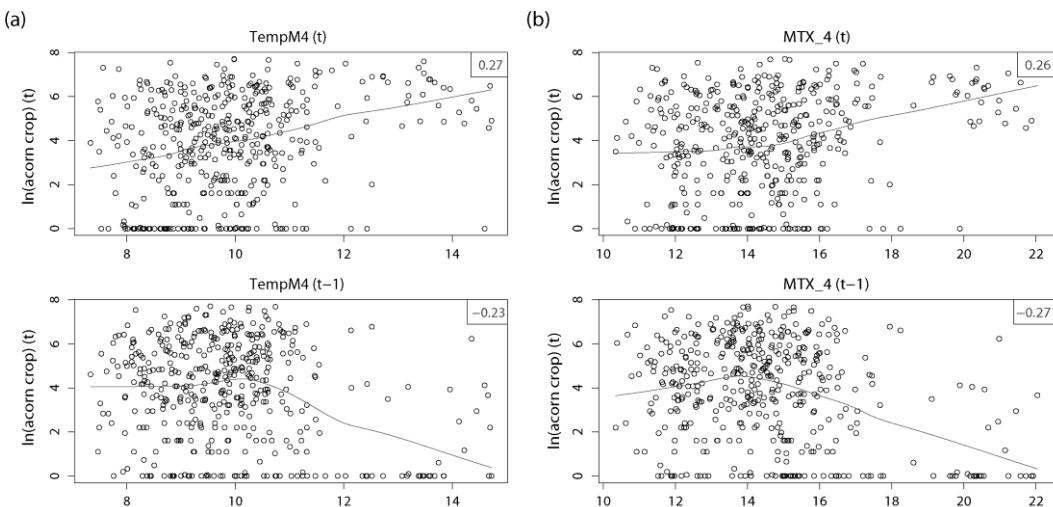


Figure 25 (a) Corrélation croisée (CCF) entre production de fruits (log transformée) à l'automne de l'année t et les températures moyennes en avril « TempM4 » de cette même année (en haut) et celles de l'année précédente $t-1$ (en bas). **(b)** CCF entre production de fruits (log transformée) à l'année t et les températures moyennes maximales en avril « MTX_4 » de cette même année (en haut) et celles de l'année précédente $t-1$ (en bas).

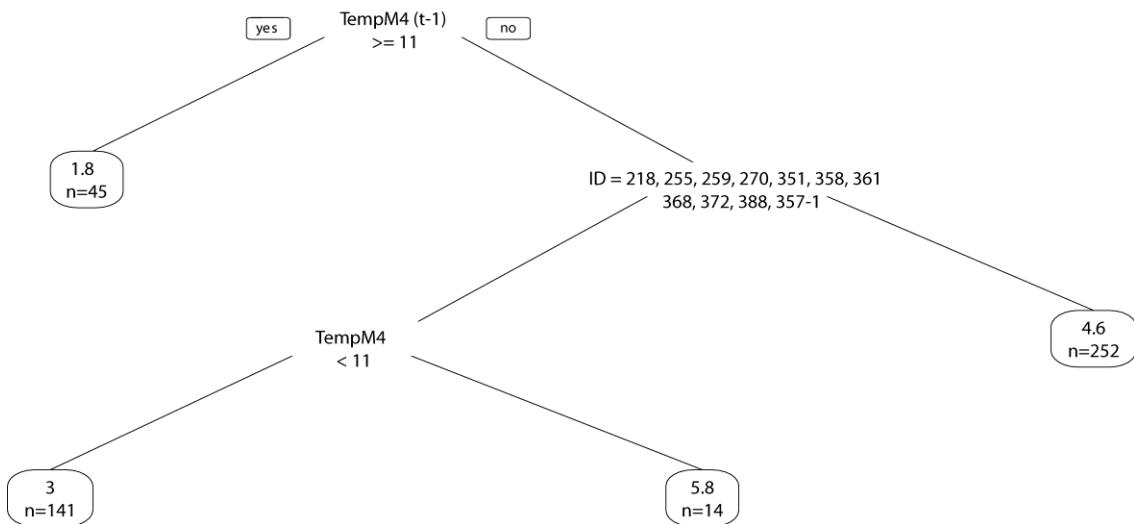


Figure 26 Arbre de décision correspondant au modèle de régression de la production de glands (log-transformée) en fonction du site (« ID »), des températures moyenne en avril de l'année « TempM4 » et celles de l'année précédente « TempM4 (t-1) ». Chaque nœud représente une question et chaque feuille est étiquetée par la décision associée (valeur de production de glands log-transformée) et par le nombre de données de production de glands affectées à la feuille.

Synchronie spatiale et facteurs climatiques

Les corréogrammes spatiaux des productions de fruits des chênes mettent en évidence une autocorrélation spatiale positive sur une large échelle spatiale, allant jusqu'à 200 km (Fig. 27). Les autocorrélations spatiales sont nulles en moyenne à partir de 200 km (des patrons similaires sont observés à partir des corréogrammes spatiaux de CV_{peupl}; Appendice A1).

L'histogramme des valeurs propres et les résultats issus de l'analyse spatiale multivariée de la série temporelle de productions de glands (ACP sous contrainte spatiale ; Fig. 28), mettent en évidence la présence d'autocorrélation spatiale positive associée aux deux premiers axes positifs des valeurs propres. L'indice de Moran pour ces deux axes est élevé (0,465 et 0,414 respectivement). La représentation cartographique maximisant cet indice révèle une structure spatiale discriminant le centre-nord de la France des autres zones géographiques (i.e., l'est et l'ouest de la France) pour l'axe 1 alors que l'axe 2 identifie une couronne autour de la région centre (Fig. 29). La projection des deux premiers axes de l'analyse simple (ACP) sur le plan des deux premiers axes de l'analyse spatialisée montre ainsi que le plan 1-2 est conservé.

La variation temporelle des productions de glands prédictes par la température maximale moyenne en avril est estimée à 58% d'après l'ACP sur variables instrumentales et apparait également structurée dans l'espace pour les deux premiers axes de l'analyse spatialisée correspondante (Indices de Moran = 0.357 et 0.301 pour les axes 1 et 2 respectivement; Appendice A2). Les températures n'expliquent cependant pas toute la part de variabilité des

patrons spatiaux des productions de glands puisqu'une structure spatiale (indice de Moran = 0.551 pour le 1^{er} axe, seul axe de l'analyse spatialisée significatif) est également observée lorsqu'on s'affranchit de l'action de la température sur les productions de glands (Appendice A3). Par ailleurs, les données de températures sont elles-mêmes structurées dans l'espace (Appendice A4).

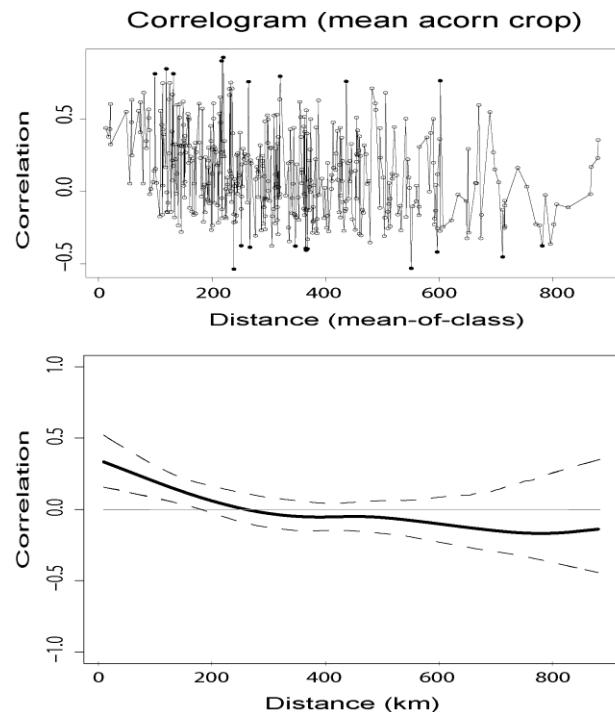


Figure 27 Corrélogrammes spatiaux des productions de fruits avec (panel du bas) ou sans (panel du haut) fonction de lissage (« spline correlogram », intervalle de confiance à 95% calculé par bootstrap et indiqué en pointillé). Détection d'autocorrélation spatiale positive entre 0 et 200 km et de l'auto corrélation spatiale positive et négative entre 200 et 400 km.

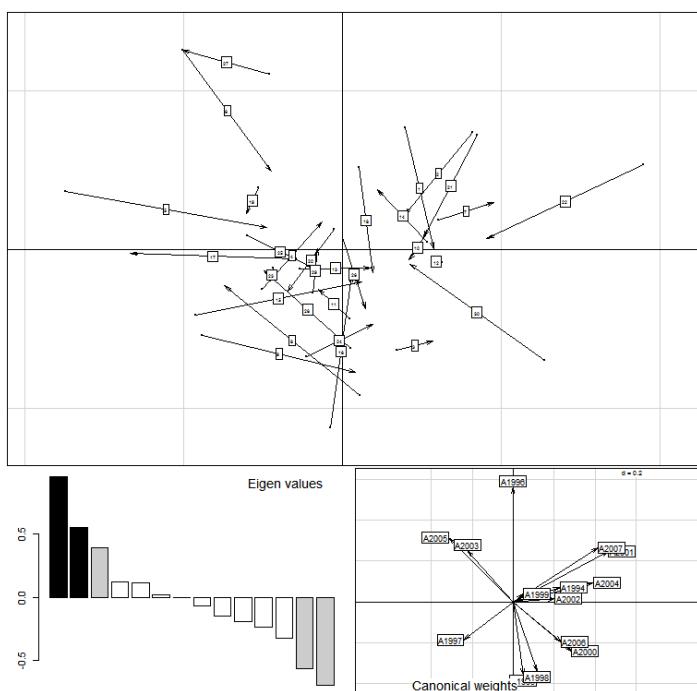


Figure 28 Sorties graphiques de l'analyse spatiale multivariée de la série temporelle de productions de glands (ACP sous contrainte spatiale). Les deux premiers axes de l'histogramme des valeurs propres (graphe en bas à gauche) suggèrent la présence d'autocorrélation spatiale positive au sein de la série temporelle. Détection également de structure liée à de l'autocorrélation négatifs (2 axes négatifs).

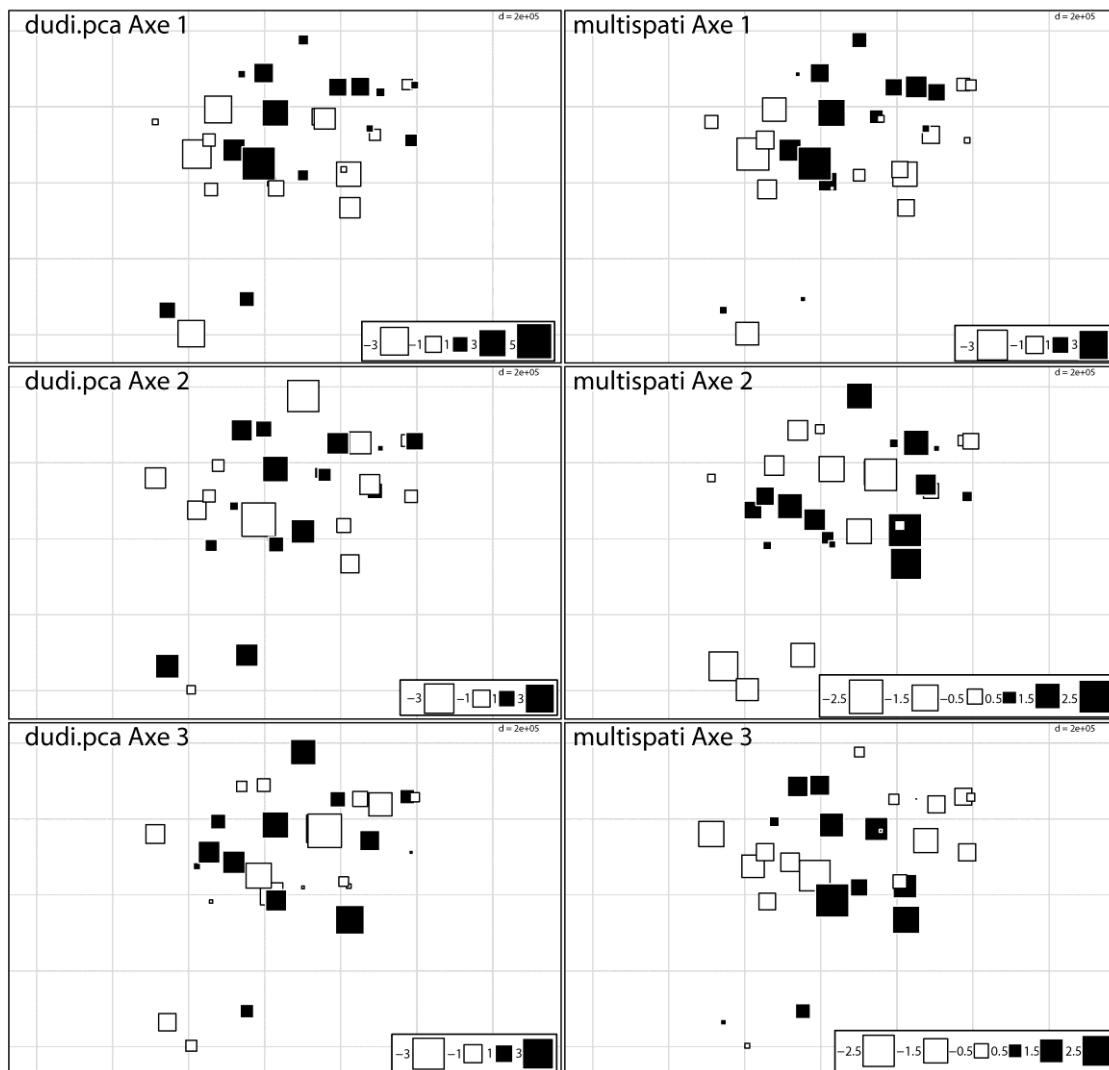


Figure 29 Projection des trois premiers axes de l'analyse simple (ACP des productions de glands, notée dudi.pca) sur le plan des trois premiers axes de l'analyse spatialisée (notée multispati) des productions de glands. Sont indiquées les autocorrelations positive (carrés noirs) et négative (carrés blancs) et la valeur associée (représentée par la taille des carrés). Par similarité entre la projection de l'ACP et de l'analyse spatialisée, nous pouvons confirmer l'existence de structure spatiale pour les deux premiers axes (notons qu'un « effet miroir » pour l'axe 2 entre les deux graphes a la même signification que de la similarité entre graphes ; en analyse multivariée le sens des axes positifs-négatifs n'a pas d'importance).

Discussion

Masting chez les chênes sessile et pédonculé en France

L'objectif de cette étude était double, caractériser le phénomène de *masting* chez deux des essences les plus communes des forêts françaises, le chêne pédonculé et le chêne sessile et identifier les facteurs proximaux climatiques influençant la variabilité interannuelle et la synchronie spatiale de la reproduction des chênes.

Nous mettons en évidence à travers cette étude, (i) une forte variabilité interannuelle des productions de glands à l'échelle des peuplements étudiés et ce, quelle que soit l'essence

principale qui les compose ; (ii) en accord avec les connaissances acquises sur le genre *Quercus*, la température moyenne (et moyenne maximale) en avril est corrélée positivement avec les productions de fruits des chênes à l'automne de la même année avec un effet seuil à 11°C (et de 16°C pour la température moyenne maximale en avril) à partir duquel, la production de glands est significativement plus forte ; (iii) la température moyenne en avril de l'année précédente semble corrélée négativement avec la fructification des chênes à l'année t alors que le delta de température en avril entre deux années t-1 et t l'est positivement ; et (iv) des patrons spatiaux des productions de glands sur de grandes distances géographiques ont été détectés, expliqués en partie par la température en avril.

Ainsi, un printemps chaud, et plus précisément un mois d'avril dont les températures moyennes sont supérieures à une valeur seuil de 11°C, est corrélé positivement avec la production de glands à l'automne. A l'inverse, des températures élevées en avril à l'année t-1 et un ΔT_{avril} négatif (i.e. les températures en avril de l'année sont inférieures à celle de l'année précédente ; Appendice A5) sont corrélées négativement avec les productions de glands à l'année t. Ces résultats confortent les hypothèses développées récemment selon lesquelles la température en avril et le ΔT_{avril} seraient des signaux environnementaux influençant les productions de glands. Nos résultats ne permettent pas de discriminer directement entre signaux arbitraires (hypothèse de Kelly et al. 2013) et signaux proximaux (hypothèse de Pearse et al. 2014) mais apportent des pistes de réflexion et de discussion. Contrairement à ces deux précédentes études, nous n'observons pas de patron d'autocorrélation distinct au sein de la série temporelle des productions de glands (i.e., pas d'autocorrélation négative entre une année et l'année qui la précède). L'autocorrélation négative se traduisant par une alternance entre années de « mast » et de « non-mast » (i.e., faible production de glands), est perçue comme une conséquence indirecte de la limitation des ressources (Sork et al. 1993), hypothèse selon laquelle les productions de fruits seraient contraintes par la limitation des ressources dues aux productions de fruits l'année précédente. Ainsi, notre étude suggérerait plutôt que les conditions climatiques, à défaut d'avoir un effet cumulé et direct sur le succès de la reproduction, seraient un indice environnemental pouvant être reconnu par des individus sur de grandes échelles spatiales leur permettant de bénéficier des avantages adaptatifs d'une reproduction synchronisée (Kelly et al. 2013).

Le phénomène de *masting* se caractérisant à la fois par une forte variabilité interannuelle et de la synchronie spatiale, nous nous sommes également intéressés aux patrons spatiaux des

productions de fruits des chênes en fonction de la température en avril (température moyenne maximale). Nous mettons en évidence de la synchronie spatiale inter populations jusqu'à une distance entre sites de plus de 200 km. Cette synchronie à large échelle spatiale s'explique en partie par les signaux climatiques liés à la température au mois d'avril, séparant le nord-centre de l'ouest et de l'est de la France. La part de synchronie spatiale des productions de glands non expliquée par les températures en avril peut être la conséquence de différences intrinsèques entre chênes sessile et pédonculé, liées à leur phénologie différente (e.g., date de débourrement et durée de la saison de végétation ; Differt 2001) ou à leurs exigences écologiques, le chêne pédonculé étant plus sensible à la sécheresse, à la compétition et à la qualité des sols (sols riches à forte disponibilité en eau) que le chêne sessile (Sevrin 1997). Ces différences peuvent en effet diminuer la détection d'un signal climatique si ce dernier diffère légèrement d'une espèce à l'autre. D'autre part, la température en avril n'est certainement pas l'unique signal environnemental à la fructification, d'autres facteurs étant susceptibles d'expliquer ces différences, tels que les conditions de pluviosité (et les épisodes de sécheresse), la nature des sols et l'altitude des sites d'études (e.g., altitude et coefficient de variation : Koenig & Knops 2000; e.g., *Quercus* spp. présents en région méditerranéenne, pédologie et précipitations : Pérez-Ramos et al. 2010, 2014). De même, l'autocorrélation spatiale négative détectée à travers le corrélogramme spatial et l'analyse multivariée sous contrainte spatiale, traduisant des valeurs contrastées de productions de glands entre sites voisins spatialement, peut être la conséquence de ces différences interspécifiques, pédologiques et climatiques. Toutefois, la synchronie spatiale détectée simultanément chez ces deux espèces semble conforter l'hypothèse selon laquelle les conditions climatiques, étant elles-mêmes spatialement synchrones, peuvent être à l'origine du phénomène de *masting* (sans toutefois écarter l'hypothèse de « pollen coupling »). Enfin, la part de synchronie spatiale non expliquée peut être également associé à un biais méthodologique des données bioclimatiques (données interpolées et non directement mesurées).

Masting en Forêt de Sénart

Par cette analyse, nous montrons qu'en France la reproduction des chênes sessiles et pédonculés se caractérise par une forte variabilité temporelle, une synchronie spatiale à large échelle, influencées par les conditions climatiques liées aux périodes de croissance (printemps) de l'année et de l'année précédente. Sur le site d'étude de la population de tamias de Sibérie, ‘la Faisanderie’ (Forêt de Sénart), le coefficient de variation des productions de fruits des chênes sessiles et pédonculés est élevé, $CV_{peupl} = 1,316$ (2007-2015). Cette forte

variabilité interannuelle synchronisée au sein du peuplement et caractérisée par l’alternance d’années de « mast » et de « non-mast », influence fortement cette population de tamias, rongeurs consommateurs de glands à l’automne et au printemps. Au cours des chapitres précédents, nous avons montré que, durant les années de « non-mast », la survie hivernale des tamias était plus faible et leur reproduction au printemps suivant quasi-absente, affectant par conséquent la densité en tamias l’année suivante. La population ainsi réduite ne préleva qu’une très faible partie des glands produits à l’automne suivant (année de « mast »). Ces résultats semblent conforter l’hypothèse définissant le *masting* comme une stratégie de reproduction adaptative face aux consommateurs de graines ou de fruits.

Comprendre comment fluctue une des ressources principales du tamia est essentielle à la compréhension de leur dynamique de population. En s’appuyant sur l’ensemble de ces résultats (étude de *masting* et des taux vitaux), il sera possible de modéliser et projeter la dynamique de population de ce rongeur introduit en Forêt de Sénart selon différents scénarios climatiques. Dans un contexte de changement climatique, il est attendu que les températures moyennes ainsi que la variabilité interannuelle des températures augmentent (Timmerman et al. 1999), pouvant ainsi affecter les patrons de variabilité interannuelle des productions de glands et la fréquence des années sans production (McKone et al. 1998). De telles modifications peuvent par conséquent impacter directement la dynamique des populations de consommateurs de graines et de fruits.

Remerciements

Merci à N. Martin-StPaul (UR 629, INRA) pour sa collaboration à ce projet et pour le calcul des indices bioclimatiques à partir de la base de données SAFRAN. Les variables bioclimatiques issues de SAFRAN nous ont été fournies par le CNRM (Centre National de Recherches Météorologiques) dans le cadre d’une convention avec Nicolas Martin-StPaul (INRA, URFM). Nous remercions l’Office National des Forêts et plus particulièrement M. Nicolas pour le partage des données RENECAFOR. Merci également à N. Bru (UMR 5142), A. Jeliazkov (UMR 7204/Ladyss) et S. Dray (UMR 5558) pour leurs conseils concernant les analyses statistiques.

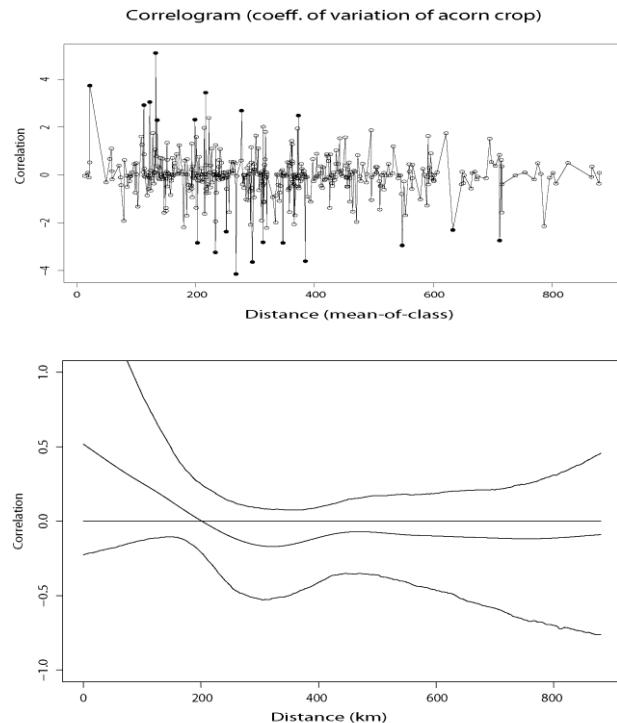
Appendices

Appendice A1. Coefficient de variation des productions de glands moyennes annuelles par peuplement.

Sites RENECOFOR	Essences principales	Nb années de suivi	Seedfall CV
210	C. pédonculé	16	1,71
218	C. pédonculé	14	1,38
240	C. pédonculé	14	1,61
249	C. pédonculé	14	1,23
255	C. pédonculé	16	2,26
259	C. pédonculé	17	1,34
265	C. pédonculé	14	1,12
270	C. pédonculé	15	2,47
271	C. pédonculé	15	1,54
Moyenne des sites	C. pédonculé	15	1,63 [1,12-2,47]
301	C. sessile	14	1,10
303	C. sessile	16	0,98
310	C. sessile	16	1,49
318	C. sessile	14	1,35
321	C. sessile	15	1,96
327	C. sessile	16	0,99
335	C. sessile	13	1,37
341	C. sessile	16	1,88
351	C. sessile	15	1,48
358	C. sessile	15	2,02
360	C. sessile	15	1,23
361	C. sessile	14	1,49
368	C. sessile	16	1,58
372	C. sessile	14	1,67
381	C. sessile	15	1,09
386	C. sessile	14	1,51
388	C. sessile	14	2,06
357-1	C. sessile	16	1,39
357-2	C. sessile	16	1,64
Moyenne des sites	C. sessile	15	1,49 [0,98-2,06]
167	C. sess. et péd.	16	1,64
177	C. sess. et péd.	17	0,91
Moyenne sur tous les sites		15	1,52 [0,91-2,47]

Tableau A1. Coefficient de variation des productions de glands moyennes annuelles de chaque peuplement étudié en fonction de leurs caractéristiques (essence principale, nombre d'années de suivi et numéro de parcelle dont les deux derniers chiffres font référence au département).

Appendice A2. Corrélogrammes spatiaux des coefficients de variation des productions de glands CV_{peupl.} avec (panel du bas) ou sans (panel du haut) fonction de lissage (« spline correlogram », intervalle de confidence à 95% calculé par bootstrap).



Détection d'autocorrélation spatiale positive entre 0 et 200 km principalement et de l'autocorrélation spatiale négative entre 200 et 400 km.

Appendice A3. Patrons spatiaux des productions de glands *prédis* par la température moyenne maximale en avril.

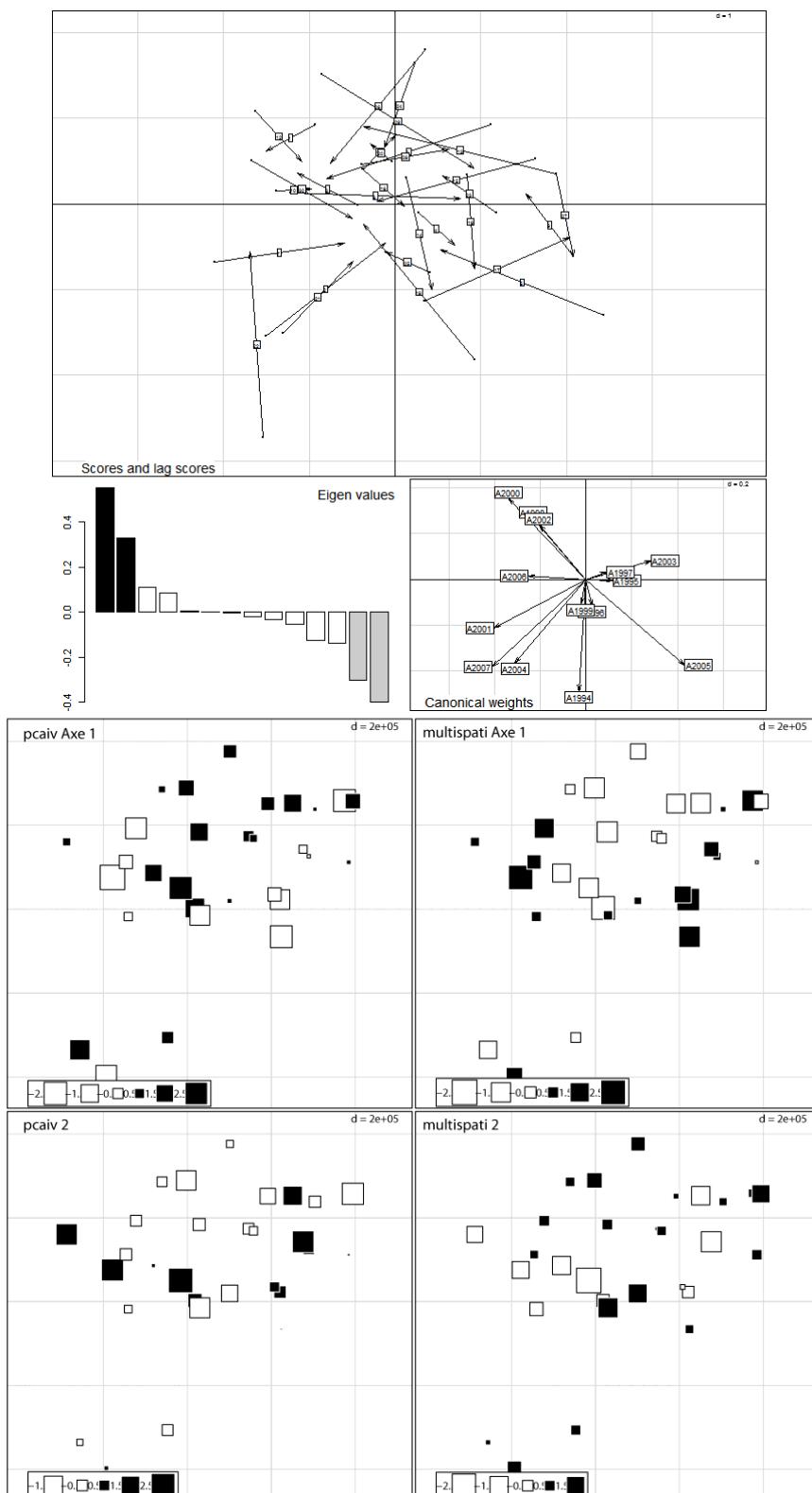


Figure du haut : Sortie graphique des résultats de l'ACP sur variable instrumentale (température moyenne maximale en avril). Figure du bas : projection des deux premiers axes de ACP sur variable instrumentale (notée pcaiv) sur le plan des deux premiers axes de l'analyse spatialisée (notée multispati) des productions de glands. Par similarité entre les projections de l'ACP et de l'analyse spatialisée (ici observée par des « effets miroirs »), nous observons que la température est associée à la structure spatiale des années structurant les axes 1 et 2.

Appendice A4. Patrons spatiaux des productions de glands corrigés par la température moyenne maximale en avril.

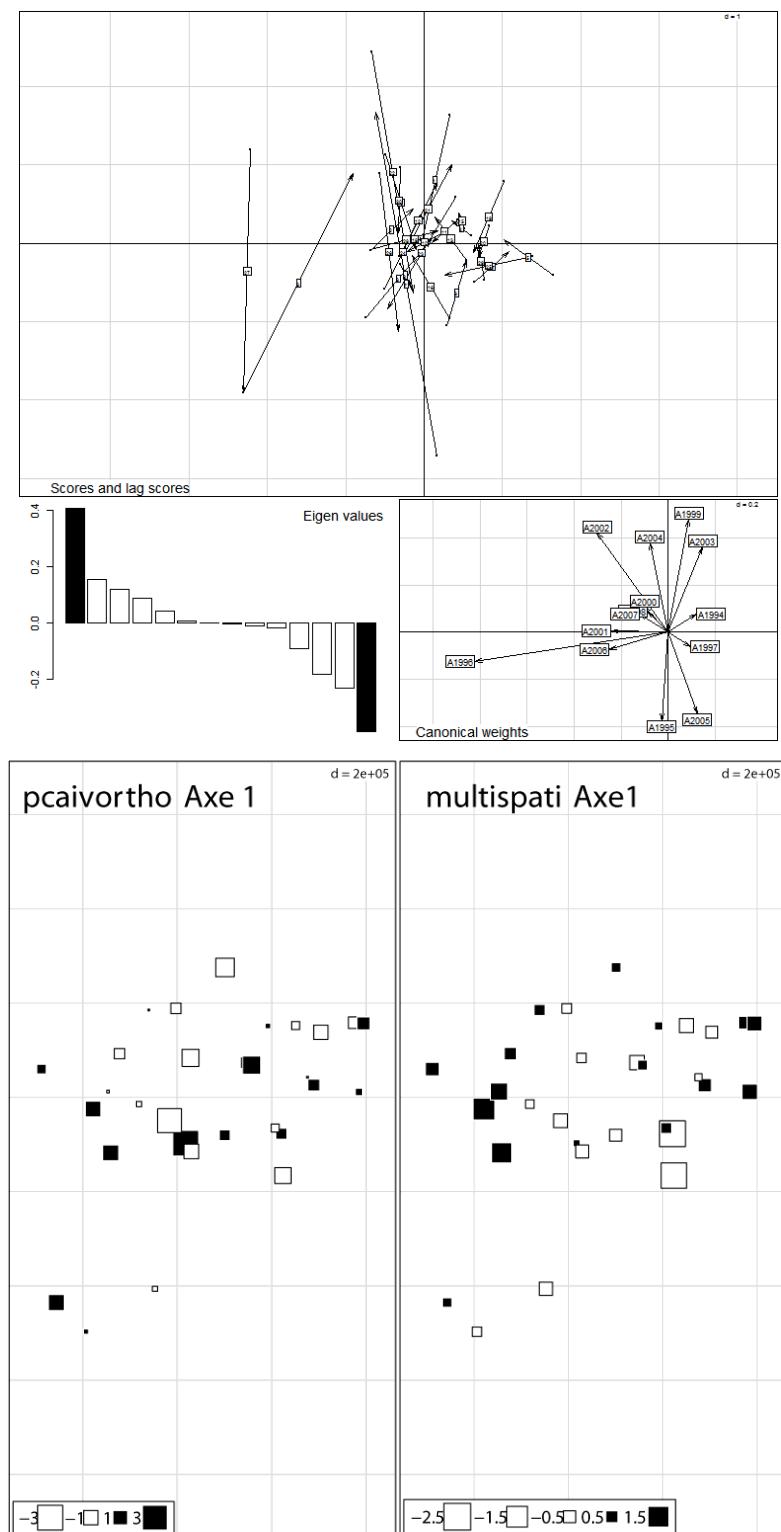


Figure du haut : Sortie graphique des résultats de l'ACP sur les résidus à expliquer une fois tenu compte de la variable de température moyenne maximale en avril. Figure du bas : projection du premier axe de l'ACP sur les résidus à expliquer une fois tenu compte de la variable climatique (notée pcaivortho) sur le premier axe de l'analyse spatialisée (notée multispati) des productions de glands. Par similarité entre les projections de l'ACP et de l'analyse spatialisée, nous observons une structure spatiale qui n'est pas expliquée par la température moyenne maximale en avril.

Appendice A5. Patrons spatiaux des températures moyennes maximales en avril (TMX4).

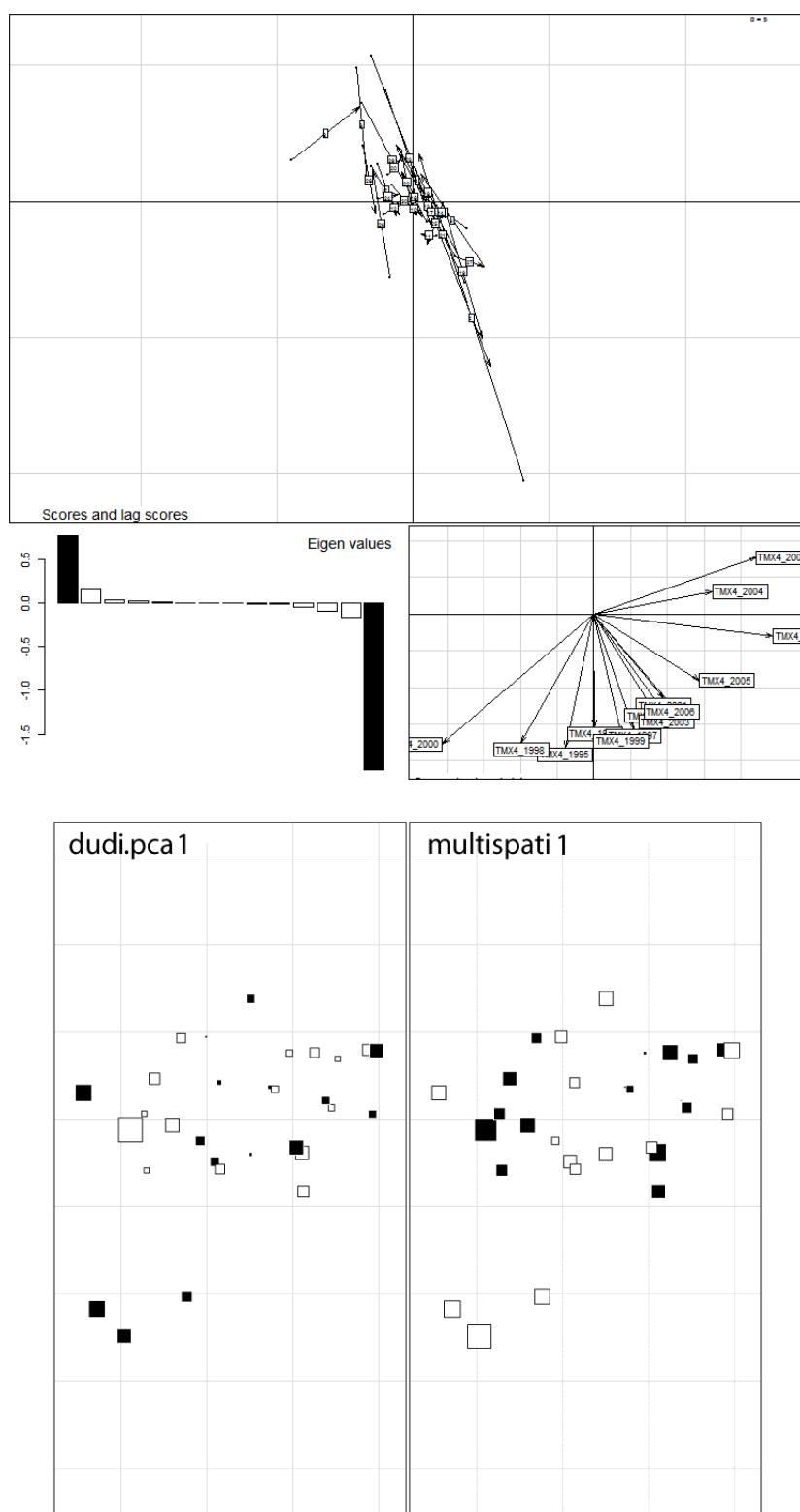
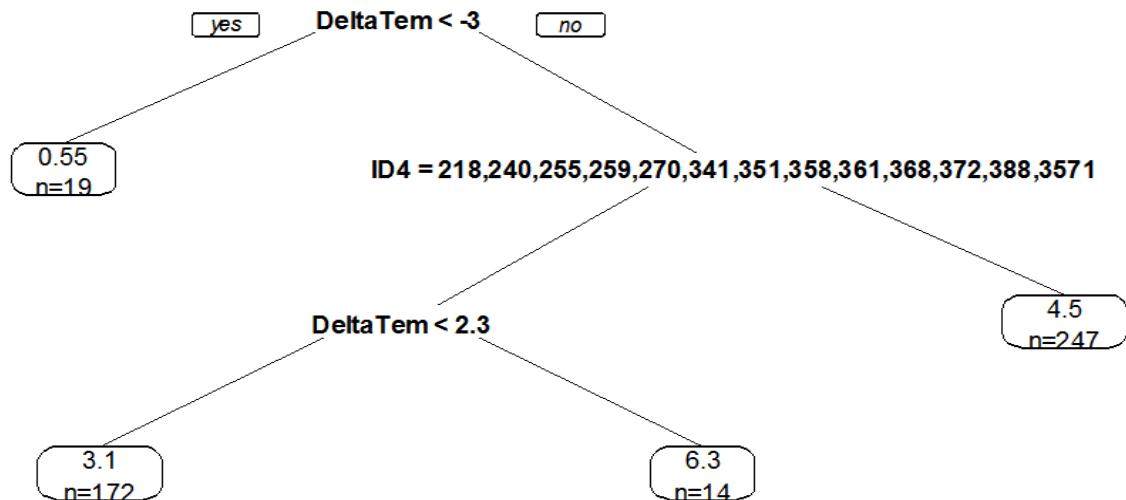


Figure du haut : Sortie graphique des résultats de l'ACP simple sur TMX4 (fortes autocorrélations spatiales positive et négative). Figure du bas : projection du premier axe de l'ACP (noté dudi.pca) sur le plan des trois premiers axes de l'analyse spatialisée (notée multispati) de la température moyenne maximale en avril. Par similarité entre les projections de l'ACP et de l'analyse spatialisée, nous observons une structure spatiale des températures moyennes maximales en avril.

Appendice A6. Arbre de décision issu du modèle de régression décrivant la production de glands (log-transformée) en fonction du delta de températures moyennes en avril (noté « DeltaTem ») et de l'effet du site (noté « ID4 »).



Chapitre V.

Patrons saisonniers de la charge en tiques

Préambule

Les individus au sein d'une population ne sont pas tous égaux face au parasitisme, certains d'entre eux étant plus exposés et/ou plus sensibles aux parasites (Wilson et al. 2002). Ces différences se traduisent par des charges parasitaires individuelles hétérogènes qui, à l'échelle de la population, entraînent une distribution très agrégée de ces parasites dans la population d'hôtes. Ainsi, seule une petite proportion d'individus hôtes sera responsable de la majeure partie de la transmission parasitaire au sein de la population (Fig. 30 ; Woolhouse et al. 1997, Shaw et al. 1998, Wilson et al. 2002, Perkins et al. 2003).

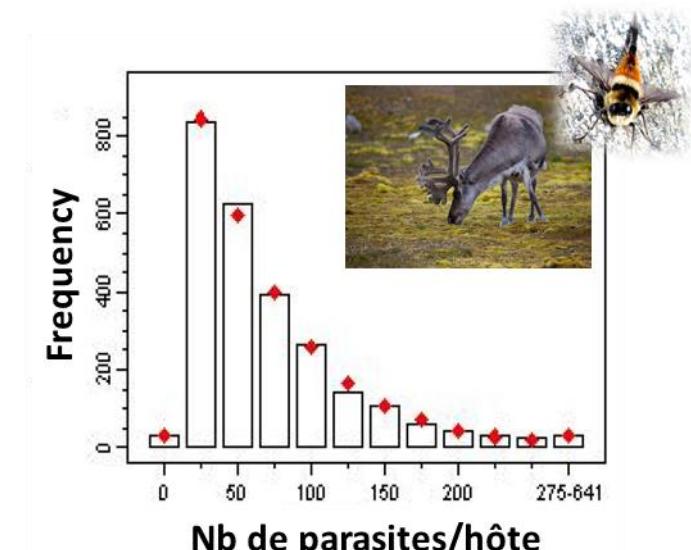


Figure 30 Distribution de la charge parasitaire individuelle des hôtes dans une population, exemple du couple renne – varron (*Hypoderma tarandi*). Figure adaptée de Shaw et al. 1998.

Bien que ce phénomène d'agrégation soit observé dans de nombreux couples hôtes-parasites (Anderson & May 1978; Shaw et al. 1998), les facteurs ou processus responsables de ce phénomène sont encore en partie méconnus. L'une des raisons à cela est que cette hétérogénéité de charge parasitaire est « contexte dépendante », résultant à la fois de facteurs spatiaux, temporels et individuels, affectant simultanément l'exposition et la susceptibilité des hôtes aux parasites (Kiffner et al. 2013).

Nous savons cependant que les facteurs extrinsèques tels que la densité en parasites, celles des hôtes, à une année et à une saison données, sont susceptibles d'affecter le risque d'exposition des individus au parasitisme (Brunner & Ostfeld 2008). Les charges parasitaires sont également souvent influencées par les caractéristiques individuelles de leurs hôtes incluant notamment leur masse corporelle (Neuhaus 2003), leur âge (Wilson et al. 2002) et leur sexe (Skorping & Jensen 2004).

Chez les mammifères, les mâles sont souvent plus parasités que les femelles, ceci pouvant être dû à des différences corporelles (e.g., dimorphisme sexuel; Harrison et al. 2010), physiologiques (propriétés immuno-supprésives liées à la testostérone; Folstad & Karter 1992) et/ou comportementales (Rehmeier et al. 2006).

Par définition les parasites vont engendrer des coûts à leur hôtes, qu'ils soient directs (e.g., impact lié directement au processus d'infestation/infection, développement de réponses immunitaires) ou indirects (e.g., coûts énergétiques et prise de risque par le développement de place de stratégie d'évitement, de déparasitage), fluctuant d'un hôte à l'autre en relation avec les différences d'agrégation parasitaire. Ces coûts pourront ainsi influencer les stratégies d'histoire de vie des hôtes en affectant la variation de leurs taux vitaux.

Mais par ailleurs, si les charges parasitaires varient en fonction, par exemple, de caractéristiques morphologiques (taille) ou comportementales (tendance à se déplacer davantage), elles peuvent constituer un « marqueur » de ces caractéristiques. Si ces caractéristiques sont elles-mêmes corrélées à des traits démographiques (comme dans l'étude présentée dans le chapitre III), la corrélation attendue entre charge parasitaire et traits démographiques peut être plus complexe que celle attendue selon une hypothèse de « coût » du parasitisme.

Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés à caractériser les patrons de charges en tiques (Ixodidae, principalement *Ixodes ricinus*) au sein de la population de Tamia de Sibérie (Fig. 31) afin de tester conjointement les effets des facteurs intrinsèques (âge, sexe, saison de naissance) et extrinsèques (saison, année) sur ces patrons.

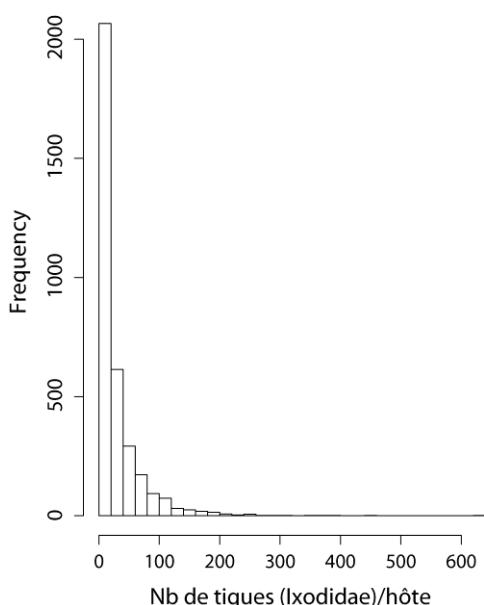


Figure 31 Distribution du nombre de tiques (Ixodidae, somme des larves et nymphes dénombrées sur chaque individu) dans la population de tamias de Sibérie

Résumé

Chez les espèces de mammifères hôtes, la distribution du nombre de macro-parasites est fortement agrégée dans l'espace et le temps, ainsi qu'entre les individus hôtes. Bien que les causes exactes d'une telle concentration des charges parasitaires restent floues, elles ont été principalement attribuées à des différences interindividuelles des hôtes dans leur exposition et leur sensibilité aux stades infestant des parasites. Bien qu'il soit avéré que certains facteurs extrinsèques (par exemple, la disponibilité des stades infestant de parasites dans le milieu) et intrinsèques (par exemple, le sexe ou l'âge des hôtes) affectent les patrons d'infestation, les effets conjoints ou en interaction de ces facteurs restent peu documentés.

Nous avons étudié les patrons d'infestation par des tiques dures (principalement *Ixodes ricinus*) chez le tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*) présent en Forêt de Sénart. Nous avons analysé la variation saisonnière des charges en tiques selon le sexe, l'âge, la saison de naissance (printemps ou été), et la masse corporelle des individus hôtes, tout en contrôlant pour la variabilité interannuelle de ces infestations. Pendant 10 ans, 3421 événements de comptage de tiques ont été réalisés sur 1017 tamias examinés par capture-marquage-recapture.

Nos résultats ont révélé que les infestations par les tiques étaient plus fortes chez les mâles, et qu'elles dépendaient de leur saison de naissance: les jeunes mâles nés au printemps étaient plus infestés entre juillet et octobre que les femelles ou les jeunes (mâles et femelles) nés en été. Chez les mâles adultes, cette différence n'est apparente qu'au cours de la période de reproduction entre mai et septembre et pour les individus nés en été seulement.

Collectivement, ces interactions complexes entre l'effet du sexe, de l'âge et de la saison de naissance, suggèrent que la variation saisonnière de la charge en tiques est principalement liée au cycle reproducteur de ce petit Sciuridé terrestre.

Article IV

Seasonal variation in infestations by ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex, and birth season

Christie Le Cœur, Alexandre Robert, Benoît Pisanu, Jean-Louis Chapuis

Adresse :

Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France.

Keywords: Birth season - Host-intrinsic factors – *Ixodes ricinus* – Rodent – Sex-biased parasitism - *Tamias sibiricus*

[Publié dans *Parasitology Research*]

Seasonal variation in infestations by ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex, and birth season

Christie Le Coeur · Alexandre Robert · Benoît Pisani ·
Jean-Louis Chapuis

Received: 5 December 2014 / Accepted: 17 February 2015 / Published online: 1 March 2015
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

Abstract In mammalian hosts, macroparasite aggregation is highly heterogeneous over space and time and among individuals. While the exact causes of this heterogeneity remain unclear, it has mainly been attributed to individual differences in exposure and susceptibility. Although some extrinsic (e.g., parasite availability) and intrinsic (e.g., sex or age) factors are well known to affect infestation patterns, the joint and possibly interacting effects of these factors are poorly understood. Here, we study the infestation of hard ticks (mainly *Ixodes ricinus*) in a small rodent, the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*), introduced to an oak-hornbeam forest in France. We investigate the seasonal variation in infestation according to the sex, age, birth season (spring-born or summer-born), and body weight of individual hosts while controlling for interannual variability. During the 10-year study period, 3421 tick count events were recorded involving 1017 chipmunks monitored by the capture-mark-recapture procedure. Our results reveal a male-biased parasitism in the Siberian chipmunk, which is not consistent among individuals born in different seasons. This sex bias is observed among spring-born juveniles from July to the beginning of hibernation. For adults, this difference becomes apparent along the reproduction period (May–September) for summer-born adults only. These complex interactions between sex, age, and birth season suggest overall that the seasonal variation of tick load is critically linked to the reproductive behavior of this small ground sciurid.

Keywords Birth season · Host-intrinsic factors · *Ixodes ricinus* · Rodent · Sex-biased parasitism · *Tamias sibiricus*

Introduction

Understanding the ecological processes of how arthropod vectors are temporally and spatially distributed in the environment and on their host species is fundamental to anticipating and managing vector-borne diseases (Keesing et al. 2010). Many macroparasites are highly aggregated on population hosts, with a few individuals hosting the majority of parasites (Anderson and May 1978; Shaw et al. 1998). According to the 80-20 rule (Woolhouse et al. 1997), only a small proportion of the host population (20 %) is responsible for the majority of parasite transmission (80 %). While the exact causes of aggregation remain unclear, heterogeneity in infestations has been mainly attributed to differences between individuals in exposure and susceptibility to parasites (Wilson et al. 2002). Indeed, these effects are difficult to disentangle, as most obvious demographic sources of heterogeneity in a host population (e.g., sex, age, reproductive status, or population density) are expected to affect both exposure and susceptibility to parasites through behavioral and physiological effects. Moreover, individual heterogeneity in infection can induce heterogeneous individual fitness costs to the host (Burns et al. 2005; Careau et al. 2010) and parasites (Krasnov et al. 2005; Tscharren et al. 2007) themselves and can have profound effects on both host and parasite population dynamics (e.g., Krasnov et al. 2012; Miller et al. 2007; Poulin et al. 2006).

In hard ticks (Ixodidae), aggregation is a complex function of temporal, spatial, and host-intrinsic factors, which may interact with each other (Brunner and Ostfeld 2008). Seasonal variation in host infestation is intimately linked to the

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00436-015-4391-5) contains supplementary material, which is available to authorized users.

C. Le Coeur (✉) · A. Robert · B. Pisani · J.-L. Chapuis
Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France
e-mail: christie.lecoeur@mnhn.fr

availability of questing larvae and nymphs on the vegetation, which depends upon microclimatic and day-length conditions influencing tick behavior and mortality (e.g., Randolph and Storey 1999; Randolph et al. 2002; Randolph 2004). The spatial distribution of questing stages and host density also influence contact rates and hence infestations (Calabrese et al. 2011; Kiffner et al. 2011).

Within most mammalian hosts, males tend to be more heavily infested by hard ticks than females; this may be explained by sex differences in size (Harrison et al. 2010), behavior (Harrison et al. 2010; Boyer et al. 2010), and/or in physiology linked to the immunocompetence handicap hypothesis (Hughes and Randolph 2001). These explanatory processes and factors are often difficult to disentangle, as body mass, ranging patterns, and steroid hormone levels tend to be correlated with each other in mammals, especially in non-monogamous species (Moore and Wilson 2002). Tick burden often tends to increase with host age to reach a threshold or decline gradually in the oldest individuals according to age-dependent exposure and/or immunocompetence (Wilson et al. 2002). Another factor that may contribute to the observed heterogeneities in tick burdens within host populations is body mass (e.g., Dallas et al. 2012; Neuhaus 2003).

Although body mass, sex, and age differences in parasite infections have been commonly reported in mammals (Moore and Wilson 2002), no universal rule has been found with respect to the presence and signs of these effects. Kiffner et al. (2013), for example, studied flea infestation among nine rodent species and found that sex and body mass patterns are not consistent among species even though they are common determinants of parasite aggregation.

In this study, we investigated the spatial, temporal, and host-intrinsic factors related to variation in hard tick infestations at a monthly scale over 10 years in a population of Siberian chipmunks introduced to the suburban French forest of Sénart (Vourc'h et al. 2007; Marmet 2008; Chapuis et al. 2011). We took advantage of several potential factors explaining heterogeneity in tick infestation in our model host population. First, individuals do not breed in their year of birth, becoming sexually mature only in their second year of life (i.e., after first hibernation, Chapuis et al. 2011). This situation involves two distinct periods in an individual's life (before and after its first winter) with distinct physiological states and sexual behaviors among these periods. Second, although no sexual size dimorphism occurs, males move more than females (Marmet et al. 2012), increasing their exposure to questing stages of hard ticks in the environment (Boyer et al. 2010). Third, individuals can reproduce twice a year, involving two birth cohorts—one emerging in spring (May–June) and the second one in summer (August–October)—which in turn involves potential intra-sexual heterogeneity in resource acquisition, development, and seasonal exposure to ticks between these two cohorts.

With an emphasis on finely characterizing intra-annual seasonal patterns of infestations while controlling for interannual variability, the temporal variation in tick burdens on chipmunks was analyzed as a function of the interactive effect of sex, birth season (host-intrinsic factors), and month, as well as an additive effect of habitat (e.g., Pisani et al. 2010), separately for three age classes (juveniles, yearlings, and older individuals). After characterizing the dynamics of infestation for this set of observations, we investigated the interactive effects of host body weight, birth season, and month with an additive effect of habitat on the variation of tick infestation for each sex and age class separately.

Material and methods

Species and study site

The Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus* [Laxmann, 1769]) is a short-lived (average life expectancy about 1.5–2 years; Chapuis et al. 2011; pers. com.), ground-dwelling sciurid native to northern and southeastern parts of Eurasia (Obolenskaya et al. 2009) that has been introduced to Europe to be sold as a pet since the 1960s (Chapuis et al. 2011). Eleven settled populations of Siberian chipmunks have been recorded in France since the 1970s (Chapuis 2005; Marmet 2008), nearly half of them originating from the southern region of the Korean peninsula (*Tamias sibiricus barberi*; Pisani et al. 2013). In France, chipmunks hibernate from October to March and can reproduce twice a year (Chapuis et al. 2011). The mating season of this promiscuous species extends from late February until the first half of July with two peaks of births, one in spring (i.e., late March to late April with juveniles emerging from their birth burrow from late April to June) and the second in summer (i.e., late June to late July with emergence from late August to October; Marmet et al. 2012). Regardless of birth season, individuals become sexually mature in their second year (after their first hibernation) with no sexual size dimorphism (Chapuis et al. 2011; Table 1).

The study was conducted in the site of ‘La Faisanderie’ (14 ha; 48° 39' N, 02° 29' E), an area located in the suburban forest of Sénart (3200 ha), 22 km southeast from Paris, France (Marmet et al. 2009; Marmet et al. 2011). Three distinct habitats differing in plant cover were characterized: a 6-ha semi-open oak grove (hereafter, semi-open habitat), a 6.5-ha closed oak-hornbeam grove (closed habitat), and a mix of managed grassland and permanently inhabited buildings representing an additional 1.5 ha (wall-building habitat; Marmet et al. 2009). From 2004 to 2013, the population was monitored using a capture-mark-recapture procedure. Throughout the study site, chipmunks were live-trapped in baited Sherman traps during their activity period from March to October. A grid made of 80 geo-localized traps was set in 2004 and was

Table 1 Mean seasonal host body mass and number of ixodid immature stages feeding on Siberian chipmunks according to chipmunk age ('juvenile,' 'yearlings,' 'older adults,' and 'all adults' datasets), birth season (spring-born or summer-born), and sex, in the forest of Séhart over

Chipmunk age/birth season	Sex	March–April				May–July				August–October			
		<i>N</i> _{hosts}	<i>N</i> _{counts}	Mean±SE		<i>N</i> _{hosts}	<i>N</i> _{counts}	Mean±SE		<i>N</i> _{hosts}	<i>N</i> _{counts}	Mean±SE	
				Mass (g)	Ticks			Mass (g)	Ticks			Mass (g)	Ticks
Juvenile													
Spring-born	♀	4	4	69±4	1±1	248	466	76±1	25±2	141	258	94±1	23±2
	♂	5	5	67±3	1±1	255	426	75±1	30±2	105	207	93±1	31±2
Summer-born	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	201	277	71±1	8±1
	♂	–	–	–	–	–	–	–	–	227	286	68±1	9±1
Yearling													
Spring-born	♀	59	80	95±1	8±1	71	193	101±1	51±4	35	63	105±1	26±3
	♂	51	72	96±1	10±1	58	149	99±1	60±5	20	30	101±1	23±3
Summer-born	♀	55	89	93±1	6±1	64	157	97±1	38±3	37	61	101±1	20±2
	♂	31	60	93±1	6±1	37	87	96±1	66±7	15	19	97±1	24±7
Older adult													
Spring-born	♀	24	49	105±1	9±1	29	106	105±1	55±5	14	29	107±2	33±6
	♂	13	16	103±2	4±1	14	32	103±1	78±11	1	2	110±1	5±0
Summer-born	♀	24	38	98±2	8±2	25	90	105±1	43±5	13	32	105±1	21±3
	♂	8	11	98±2	18±7	11	22	98±1	115±32	4	5	99±2	48±20
All adults (total)		218	415	8±1	240	836		54±2	120	241		25±2	

The number of different hosts (*N*_{host}) and the number of tick-counted individuals (*N*_{count}) are detailed as each chipmunk can be tick-counted several times during its life time

surrounded by 24 extra traps during the subsequent years. Two monthly capture sessions were performed, each consisting of three and two consecutive trapping days at 15-day intervals in 2004 and three and five consecutive days between 2005 and 2007. From 2008 on, only a 5-day-long trapping session was carried out each month.

Captured individuals were ear-tagged and implanted with a subcutaneous transponder chip (Marmet et al. 2009). At each trapping event, the date, trap location, and habitat types were recorded, as well as chipmunk identity, birth season (spring-born or summer-born individuals), age (adult or juvenile, determined by the crossed-criteria of capture date and weight [i.e., Marmet et al. 2009] and head morphology), sex, and body mass. After being handled, the chipmunks were released at their point of capture.

In our study site, the Siberian chipmunk feed four species of hard ticks, of which *Ixodes ricinus* represents the majority of immature stages (>90 % of larvae and nymphs; Vourc'h et al. 2007). Adult ticks are mostly hosted by roe deer (*Capreolus capreolus*) for which varying annual densities were recorded (ranging from 0.3 to 1.0 ind/ha; pers. com) on our wire-fenced study site. Because very few adult stages of ticks were found on chipmunks (all identified as *Ixodes acuminatus*;

10 years (2004–2013). Seasons were chosen according to the intra-annual population dynamics of the questing ticks *Ixodes ricinus* in the study site (Pisanu et al. 2010)

2005–2008: Pisanu et al. 2010; 2009–2013, pers.com), only immature stages were considered in this study. At the first capture of a chipmunk within a trapping session between 2005 and 2013, we counted out ticks by direct observation of attached larvae and nymphs to the head of the host, using eye lenses ($\times 3$ magnification; Pisanu et al. 2010). The differentiation between nymph and larvae when performing counts was primarily based on the difference in size between these two stages, allowing to determine a proxy of their burden. Ticks were not counted when chipmunks were recaptured several times within a trapping session. Larvae and nymph counts were summed up in 2004 at the initial phase of the monitoring of the chipmunk population. The mean number of tick count events per marked chipmunk was 3.4 (range 1–34, $n=1017$ chipmunks). Throughout the 10-year study period (2004–2013), tick counting was conducted by the same observer (J.-L.C.), at each capture session, helped by an additional one (J. Marmet) from 2005 to 2007. Comparisons in the number of ticks counted per chipmunk obtained by the two observers were regularly assessed on the field and were of the same magnitude. Two consecutive tick counts during two consecutive trapping sessions were therefore

separated by at least 15 days and were considered independent of each other (see Boyer et al. 2010).

The infestation ratio of larvae and nymphs was about c.10:1 regardless of chipmunk age (Pisanu et al. 2010), and we only considered the total number of ticks (larvae and nymphs) per individual in the main results (see also Online Resource 1 for a complementary analysis performed on larvae and nymphs separately). We analyzed tick burdens (i.e., sum of larvae and nymphs) of juvenile and adult chipmunks separately and distinguished yearlings as individuals in the year following the first hibernation period (hereafter, referred to as “yearlings”) from older adults (referred to as “older adults”).

Statistical analysis

During the 10-year study period, 4578 tick counts events were recorded involving 1298 marked animals. In our analysis, we only considered individuals with known age, sex, birth season, and weight, and the remaining dataset consisted of 3421 tick count events for 1017 marked chipmunks (see details in Table 1).

Tick burdens (log-transformed) were analyzed using a linear mixed-effects model (Pinheiro and Bates 2000) for the datasets of (i) juveniles, (ii) yearlings, (iii) older adults, and (iv) all adults (yearlings and older adults). Because tick load is expected to vary consistently within each year according to the tick’s phenology (generating intra-annual temporal autocorrelation), we modeled intra-annual dynamics by considering month as a quantitative variable (and tested its quadratic component). An alternative modeling considering month as a factorial variable was performed, which yielded similar qualitative results (Online Resource 2). Because tick availability may vary across years (Randolph et al. 2002), especially with varying roe deer densities on our study site (e.g., Rosà et al. 2007), we considered the year in all subsequent analyses. Additionally, individual tick burdens were found to be repeatable over capture sessions (Boyer et al. 2010). Consequently, the random effects of chipmunk identity (ID), year, and the random slope of month (nested in year) were fitted to account for multiple records per individual and per month within and between years, allowing a control for potential bias in parameter estimates due to autocorrelation in residual errors (e.g., Zuur et al. 2010). The random effect of year also allowed controlling for yearly variation due to different observers (the same two observers from 2005 to 2007 and only one of them for 2004 and 2008–2013).

Two distinct analyses of tick burdens were conducted. First, we modeled tick burdens as a function of birth season, sex, and month (quadratic) and their interaction with an additional effect of habitat (hereafter referred to as the “main analysis”). This design was run separately for each age class.

As a second step, due to sex-specific differences in the seasonal variation of body weight (due to pregnancy for

females), we separately tested for the two sexes the effect of body weight, birth season, and month (quadratic) in interaction, again including an additive effect of the habitat (hereafter referred to as “weight analysis”). This design was run separately for the adult class only (i.e., ‘yearlings,’ ‘older adults,’ and ‘all adults’ datasets separately) because strong cohort effects occurred at the juvenile stage (Table 1). To check potential biases of between-cohort tick load differences, a complementary analysis of juvenile tick loads was completed from August to October during which both cohorts overlapped (Online Resource 3).

To generate the ‘best’ predictive model, Akaike’s information criterion (AIC)-based model selection was performed (‘dredge’ function, MuMIn package, Bartoń 2013), and the model with the lowest AIC value was retained for inferences (Burnham and Anderson 2002). At the starting and final points of the selection, model-checking plots were conducted for normality distribution of residuals and homogeneity. For the main analysis, we departed from a general model including the three-way interaction between birth season, sex, and month (quadratic) with an additional effect of habitat. For the weight analysis, the starting model included a three-way interaction between body weight, birth season, and month (quadratic) with an additive effect of habitat.

All models were performed using R version 3.0.3 (R Core Team 2014) with the packages lme4 v.1.1–5 (‘lmer’ function; Bates et al. 2014), and graphics were generated using the ggplot2 package v.1.0.0 (Wickham 2009).

Results

A total of 996 juveniles, 282 yearlings, and 93 older adults, involving 1929, 1060, and 432 tick count events, respectively, were taken into account in the 10-year analysis (see detailed Table 1). The mean number of ticks on chipmunks varied with season, host age, and sex (Table 1). At the adult age (‘all adults’ dataset), the seasonal fluctuation of chipmunk tick burdens ranged from 8 ± 1 in spring (March–April) and 25 ± 2 in late summer (August–October) to 54 ± 2 in early summer (May–July; see details in Table 1). For juveniles, tick burdens were much lower than adults but also varied across seasons with high infestation levels during early summer (May–July): the mean number varied from less than 1 (i.e., 0.7 ± 0.4) in spring to 28 ± 1 and 16 ± 1 in early summer and late summer, respectively.

From the main analysis, the model that included a significant interaction between birth season, sex, and month (quadratic) with an additive effect of habitat best explained the variation in juvenile tick loads ($\Delta\text{AIC}=9.39$; Table 2). Tick loads of juvenile chipmunks varied greatly among birth cohort, and summer-born juveniles carried lower tick loads. Among new spring-born individuals, ixodid infestations

Table 2 Model selection results of tick burden variation according to age ('juvenile,' 'yearlings,' 'older adults,' and 'all adults' datasets), sex, birth season (birth seas), habitat (hab), month as a quadratic component (month²), and weight from the "main" and the "weight" analyses

Sources of variations	Model	np	AICc	ΔAICc
Main analysis				
Juveniles	<i>birth seas × month² × sex + hab</i>	19	5300	
	<i>birth seas : month²+sex: month²+hab</i>	16	5309.4	9.39
Yearlings	<i>birth seas × month² × sex+hab</i>	19	2885.2	
	<i>birth seas : month²+sex : month²+hab</i>	16	2892.4	7.15
Older adults	<i>birth seas × month² × sex</i>	17	1139.5	
	<i>birth seas × month² × sex + hab</i>	19	1142.8	3.37
All adults	<i>birth seas × month² × sex + hab</i>	19	3970.2	
	<i>birth seas: month²+birth seas : sex+month² : sex</i>	17	3976.3	6.16
Female weight				
Yearlings	<i>birth seas : month²+weight : month²+hab</i>	16	1778.8	
	<i>weight : month²+hab+birth seas</i>	14	1783.9	5.12
	<i>birth seas × month² × weight + hab</i>	19	1790.3	11.46
Older adults	<i>birth seas × month²</i>	11	904.8	
	<i>month²</i>	8	905.9	1.04
	<i>birth seas+month²</i>	9	906.8	1.99
	<i>birth seas × month² × weight+hab</i>	19	931.0	26.22
All adults	<i>birth seas : month²+weight : month²+hab</i>	16	2634.8	
	<i>weight × month²+hab+birth seas</i>	14	2639.5	4.69
	<i>birth seas × month² × weight+hab</i>	19	2646.1	11.30
Male weight				
Yearlings	<i>birth seas × month²+hab</i>	13	1126.2	
	<i>month²+hab</i>	10	1127.7	1.54
	<i>birth seas × month² × weight+hab</i>	19	1150.9	24.75
Older adults	<i>birth seas × month²+hab</i>	11	250.4	
	<i>month²+hab</i>	12	251.8	1.34
	<i>birth seas × month² × weight+hab</i>	19	270.8	20.37
All adults	<i>month²+hab</i>	10	1360.3	
	<i>Birth seas × month²+hab</i>	13	1361.1	0.078
	<i>birth seas × month² × weight+hab</i>	19	1383.2	22.93

All models referred to linear mixed-effects models with chipmunk identity (ID), year, and the random slope of month (nested in year) as random effects. Model selection is based on second-order Akaike's information criterion (AICc); number of parameters (np), AICc values, and AICc differences between the best model and the next candidate model or starting model (ΔAICc) were reported. Best models occur in bold ($\Delta\text{AICc} < 2$), and starting models are in italic. Only the models close to the best models were detailed in this table

increased from March to June, remained relatively stable for males or still increased for females during summer and slightly decreased in October, for both sexes (Fig. 1). In contrast, throughout the active period of summer-born individuals (i.e., from August to October), male and female shapes displayed similar temporal patterns and were not quantitatively different (Fig. 1; Table 1). Additionally, juvenile chipmunks trapped in the wall-building habitat had significantly lower average tick loads ($N_{\text{hosts}}=162$, $N_{\text{counts}}=233$, $\text{mean}=7 \pm 1$) than juveniles trapped in open or closed forested habitats ($N_{\text{hosts}}=399$, $N_{\text{counts}}=752$, $\text{mean}=23 \pm 1$; $N_{\text{hosts}}=944$, $N_{\text{counts}}=528$, $\text{mean}=24 \pm 1$; respectively).

Adults displayed heavier tick burdens than juveniles although adult burden leveled off between yearlings and older adults (Fig. 2). The best models assumed a quadratic effect of month on the tick load of adults ('yearlings,' 'older adults,' and 'all adults' analyses respectively; Table 2). A significant interaction between birth season and sex was revealed for all adults, including both yearlings and older individuals (Fig. 3); there was no significant difference between sexes for adults born in spring, whereas for summer-born adults, males were more heavily infested than females and peaked during May to September. The same pattern was found separately in yearlings ($N_{\text{host}}=282$, $N_{\text{counts}}=1060$) and older adults ($N_{\text{host}}=93$, $N_{\text{counts}}=432$); however, sex differences in older summer-born

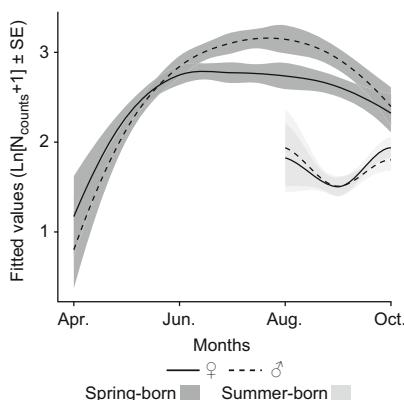


Fig. 1 Monthly infestations by ixodid ticks (fitted values of logged tick burden+1 derived from the best model, see Table 2) according to the sex and birth season of juvenile Siberian chipmunks. Month is a quadratic component

adults were marked over 5 months of each year, from April to September (supplementary figures in Online Resource 4). As observed for juveniles, we found habitat to affect the variation of tick burdens with overall adult chipmunks trapped in the building habitat harboring on average 15 ± 3 ticks ($N_{\text{host}} = 54$, $N_{\text{counts}} = 118$), those in the closed habitat 40 ± 2 ticks ($N_{\text{host}} = 177$, $N_{\text{counts}} = 862$), and those in the open habitat 35 ± 2 ticks ($N_{\text{host}} = 129$, $N_{\text{counts}} = 512$). Most of the effects on the tick load of Siberian chipmunks were confirmed by the alternative analysis considering month as a factorial variable except the three-way interaction between birth season, month, and sex (see details in Online Resource 2).

The complementary analysis investigating the monthly variation in larvae and nymph burdens separately (2005–2013 dataset) according to birth season and sex of juvenile and adult chipmunks (yearlings, older adults, and total adults datasets) yielded the same result than the main analysis (total tick burden; see Online Resource 1). The important part of larvae numbers on the total tick burden pattern (nymphs and larvae added up) was emphasized.

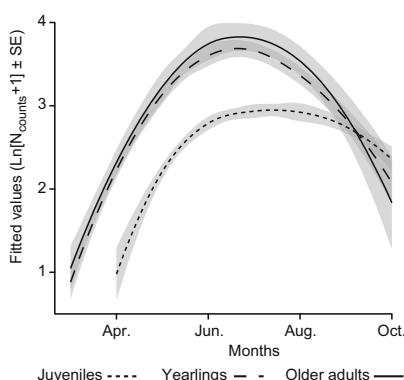


Fig. 2 Monthly variation of tick infestations according to the age of the chipmunk hosts. The fitted values (logged tick burden+1) representing the spring-born individuals only, derived from the best model of each age class

According to the second analysis on adult weights, a significant interaction between month and body weight was found to explain tick burdens of yearling and adult (all) females (Table 2). During the summer period (May to June), heavier females appeared to be less infested by ixodids than lighter females (Online Resource 5). In contrast, male tick burdens were not related to weight, and similar patterns of tick burdens between groups were found for the three adult datasets ($\Delta AIC >> 2$ between best model and models including weight effect for ‘yearlings,’ ‘older adults,’ and ‘all adults’ datasets; Table 2).

Discussion

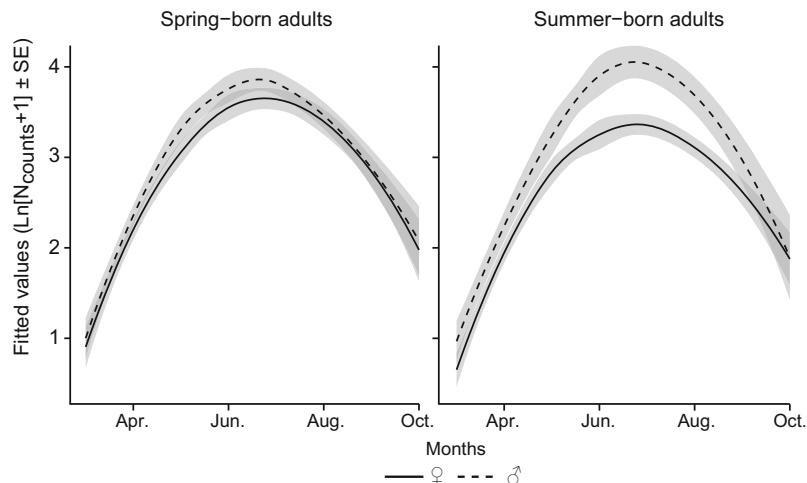
Male-biased parasitism is commonly observed among mammal species and has been linked to a range of explanations, including sex differences in morphology (e.g., body mass), behavior (e.g., spatial behavior), and physiology (involving immunosuppressive hormones, such as testosterone; Folstad and Karter 1992) or has been associated with fundamental differences in male and female life histories (Rolff 2002; Zuk and Stoehr 2002). In the present study, we uncovered a male-biased tick load in the Siberian chipmunk. However, this sex difference becomes apparent only between May and September of each year in summer-born adult individuals and from July to the beginning of hibernation at the juvenile stage. These complex interactions between sex, age, season, and birth season suggest overall that tick load variation is critically linked to the reproductive behavior of this small ground sciurid.

Reproductive activity and variation in tick load

In our study population, we underlined differences in tick infestations between juveniles and adults. At the juvenile stage, seasonality in tick load is much less marked than for adults. A male-biased infestation only occurs in spring-born juveniles starting from July to the beginning of hibernation, and it disappears at the adult stage. The dispersal distances of juveniles (i.e., non-reproductive individuals) were found to be farther in males than in females (Marmet et al. 2011), which could involve higher exposure to parasites due to behavioral differences. Summer-born juveniles were less infested because of lower availability in the questing stages of ticks after emerging from their birth-nest (Pisanu et al. 2010).

At the adult stage (i.e., reproductive individuals), male Siberian chipmunks were found to be more heavily infested than females during the summer period, when tick burdens peak on adult hosts. These findings are in agreement with previous findings on Siberian chipmunks and other mammal species suggesting that sex differences in parasite loads are related to different uses of space by males and females in relation

Fig. 3 Monthly variation of tick load according to the birth season and sex of adult chipmunks. Best model fitted values (logged tick burden+1) were shown for both sexes of spring-born (shown at left) and summer-born (shown at right) individuals as adults, including yearlings and older adults



with reproduction. In particular, in promiscuous or polygynous mammals, males are more mobile and have larger home ranges than females (Greenwood 1980; Frank and Heske 1992; Shier and Randall 2004). The higher mobility and larger home ranges of males allow them to increase their mating chances but with the side effect of increasing their exposure to parasites through higher parasite encounter probabilities, close proximity, and higher contact rates among individuals (Altizer et al. 2003; Bordes et al. 2009). In the promiscuous Siberian chipmunk, the tick load was found to increase with space use (Boyer et al. 2010), which is known to be higher for males than for females (Marmet et al. 2009). The home-range size of males was found to be positively associated with their reproductive success (Marmet et al. 2012), confirming that behavior and reproduction are closely linked.

Moreover, in adults, we found that the male-biased tick burden becomes apparent only in the reproductive season. Variation of gender-biased parasitism across time periods has been already reported among mammals. For example, Krasnov et al. (2005) found that gender differences in the pattern of flea parasitism of desert rodent hosts were manifested mainly during the reproductive period.

Overall, our results suggest that adult male-bias parasitism is related to the reproductive activity of individuals and, in particular, their movement rate during the reproductive period. However, several complementary hypotheses can be developed, such as immunocompetence ('immuno-handicap hypothesis') and/or life histories hypotheses. Because morphometric dimorphism was not observed between male and female chipmunks on our study site, the sexual size dimorphism hypothesis is excluded.

It should be noticed that these results held true when analyzing variation nymph and larvae burdens separately (Online Resource 1). This is not surprising because chipmunks pick up

the different questing stages equivalently in the environment, despite the different spatial distribution between questing larvae and nymphs on the vegetation (Pisanu et al. 2010).

Birth season and tick load

Surprisingly, we found that the sex difference in tick burden is not consistent among adult individuals born in different seasons. Tick burdens of spring-born chipmunks did not differ between males and females, whereas significant male-biased burden occurred for summer-born adults.

Assuming that the observed male-biased tick load is related to differences in reproductive behavior and, in particular, to differences in space use, the fact that this effect is only apparent in summer-born individuals may be explained by two main processes. First, the observed pattern may be caused by a heritable birth season. If individuals born in summer tend to systematically reproduce more in summer (i.e., when questing tick availability and the number of ticks feeding on chipmunks are the highest), this category of individuals will exhibit more sex difference in tick load mediated by the reproductive behavior.

Second, if summer-born individuals tend to reproduce with a higher probability than spring-born individuals, then any sex differences mediated by the reproductive behavior should be more marked in summer-born individuals. As previously mentioned, female chipmunks had a much lower space use than males during their activity period (Marmet et al. 2009), and the sex difference is expected to increase during the reproduction periods because female burrowing activity is intensive (Kawamichi and Kawamichi 1993). Thus, if reproductive effort differs, the tick exposure of summer-born females is supposed to be lower than spring-born females as a consequence of more intensive nest activity.

Otherwise, based on the life history theory (Roff 1992; Stearns 1992), the opposite pattern can be expected. The

theory predicts a trade-off between reproductive effort and several traits such as immunity due to the high-energy costs of female reproduction in mammals (i.e., for pregnancy and lactation; Degen 2006; Dlugosz et al. 2014). By investing more in immune defenses, lower tick burden and lower reproductive effort of summer-born females should be observed. Ectoparasites such as ticks can negatively affect the reproductive success of their mammal hosts (Moller 1993; Fitze et al. 2004) including several examples in sciurid hosts (Neuhaus 2003; Patterson et al. 2013 but see Gooderham and Schulte-Hostedde 2011). Indeed, it is well supported that ticks induce immune responses in their mammal hosts which might acquire immunologically based resistance (Wikle and Whelen 1986; Hughes and Randolph 2001; Kovár 2004). Such resistance to tick infestations manifests in reduced numbers and blood meal weights or the prolonged engorgement duration of engorging ticks, decreased viability or production of ova in adults, and tick death on the host (Brossard and Wikle 2004). Thus, by investing more in immunity, a decreasing number of ticks feeding on summer-born females is expected even at the cost of lower reproductive effort.

Additionally, results from the weight analyses revealed that lighter females are more infested by ixodids than heavier females during the reproductive period. Assuming that lighter females are nonreproductive individuals (pregnancy is associated with weight gain in mammals), these results could support the reproductive activity and behavior hypothesis.

Conclusion

The current study highlights the complex interacting effects of sex, age, and birth season on seasonal tick burden dynamics in an introduced Siberian chipmunk population. We hypothesized that gender-biased infestations by ticks are critically related to behavioral processes associated with reproduction. The hypotheses developed should be further investigated by performing complementary analyses on reproduction and mortality patterns of this Siberian chipmunk population. In addition to fundamental knowledge gathered to better understand the determinants of rodent-hard tick relationships, such work will also contribute to a better understanding of the transmission dynamics of Lyme borreliosis on the forest of Sénart, where introduced Siberian chipmunks can play an important role (Pisanu et al. 2010; Marsot et al. 2011; Marsot et al. 2013).

Acknowledgments We thank the National Forests Office (Office National des Forêts, France) for the financial support and for allowing field-work in the site ‘La Faisanderie’ (Forest of Sénart, France). This work was also funded by the Conseil Régional d’Ile-de-France, the Conseil Général des Hauts-de-Seine and the Ministère de l’Ecologie, du Développement durable et de l’Energie (MEDDE). We are thankful to

J. Marmet for her contribution in the mark-recapture monitoring and tick counts from 2005 to 2007.

Compliance with ethical standards All procedures performed in studies involving animals were in accordance with the ethical standards of the institutional ethics committee at the MNHN (#6810 Comité Cuvier) at which the studies were conducted.

References

- Altizer S, Nunn CL, Thrall PH et al (2003) Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:517–547. doi:[10.1146/annurev.ecolsys.34.030102.151725](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.030102.151725)
- Anderson RM, May RM (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *J Anim Ecol* 47: 219–247
- Bartoń KA (2013) MuMin—R package for model selection and multi-model inference
- Bates D, Maechler M, Bolker B et al (2014) Package “lme4.”
- Bordes F, Morand S, Kelt DA, Van Vuren DH (2009) Home range and parasite diversity in mammals. *Am Nat* 173:467–474. doi:[10.1086/59227](https://doi.org/10.1086/59227)
- Boyer N, Réale D, Marmet J et al (2010) Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *J Anim Ecol* 79:538–547. doi:[10.1111/j.1365-2656.2010.01659.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01659.x)
- Brossard M, Wikle SK (2004) Tick immunobiology. *Parasitology* 129: S161–S176. doi:[10.1017/S0031182004004834](https://doi.org/10.1017/S0031182004004834)
- Brunner JL, Ostfeld RS (2008) Multiple causes of variable tick burdens on small-mammal hosts. *Ecology* 89:2259–2272
- Burnham K, Anderson D (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edition. 1–515
- Burns C, Goodwin B, Ostfeld R (2005) A prescription for longer life? Bot fly parasitism of the white-footed mouse. *Ecology* 86:753–761
- Calabrese JM, Brunner JL, Ostfeld RS (2011) Partitioning the aggregation of parasites on hosts into intrinsic and extrinsic components via an extended Poisson-gamma mixture model. *PLoS One* 6:e29215. doi:[10.1371/journal.pone.0029215](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029215)
- Careau V, Thomas D, Humphries M (2010) Energetic cost of bot fly parasitism in free-ranging eastern chipmunks. *Oecologia* 162:303–312. doi:[10.1007/s00442-009-1466-y](https://doi.org/10.1007/s00442-009-1466-y)
- Chapuis J-L (2005) Répartition en France d’un animal de compagnie naturalisé, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*). *Rev Ecol (Terre Vie)* 60:239–254
- Chapuis J-L, Obolenskaya EV, Pisanu B, Lissovsky AA (2011) Datasheet on *Tamias sibiricus*. CABI, Wellingford, UK (<http://www.cabi.org/isc/>)
- Dallas TA, Foré SA, Kim H-J (2012) Modeling the influence of *Peromyscus leucopus* body mass, sex, and habitat on immature *Dermacentor variabilis* burden. *J Vector Ecol* 37:338–341. doi:[10.1111/j.1948-7134.2012.00236.x](https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2012.00236.x)
- Degen AA (2006) Effect of macroparasites on the energy budget of small mammals. In: Springer-Japan (ed) *Micromammals and macroparasites*, pp 371–399
- Dlugosz EM, Downs CJ, Khokhlova IS et al (2014) Ectoparasite performance when feeding on reproducing mammalian females: an unexpected decrease when on pregnant hosts. *J Exp Biol* 217:1058–1064. doi:[10.1242/jeb.098376](https://doi.org/10.1242/jeb.098376)
- Fitze PS, Tschiirren B, Richner H (2004) Life history and fitness consequences of ectoparasites. *J Anim Ecol* 73:216–226
- Folstad I, Karter AJ (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am Nat* 139:603–622

- Frank DH, Heske EJ (1992) Seasonal changes in space use patterns in the southern grasshopper mouse, *Onychomys torridus torridus*. J Mammal 73:292–298
- Gooderham K, Schulte-Hostedde A (2011) Macroparasitism influences reproductive success in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). Behav Ecol 22:1195–1200. doi:10.1093/beheco/arr112
- Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim Behav 28:1140–1162
- Harrison A, Scantlebury M, Montgomery IW (2010) Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. Oikos 119: 1099–1104. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.18072.x
- Hughes VL, Randolph SE (2001) Testosterone depresses innate and acquired resistance to ticks in natural rodent hosts: a force for aggregated distributions of parasites. J Parasitol 87:49–54
- Kawamichi T, Kawamichi M (1993) Gestation period and litter size of Siberian chipmunk *Eutamias sibiricus lineatus* in Hokkaido, northern Japan. J Mammal Soc Jpn 18:105–109
- Keesing F, Belden LK, Daszak P et al (2010) Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. Nature 468: 647–652. doi:10.1038/nature09575
- Kiffner C, Vor T, Hagedorn P et al (2011) Factors affecting patterns of tick parasitism on forest rodents in tick-borne encephalitis risk areas, Germany. Parasitol Res 108:323–335. doi:10.1007/s00436-010-2065-x
- Kiffner C, Stanko M, Morand S et al (2013) Sex-biased parasitism is not universal: evidence from rodent-flea associations from three biomes. Oecologia 173:1009–1022. doi:10.1007/s00442-013-2664-1
- Kovář L (2004) Tick saliva in anti-tick immunity and pathogen transmission. Folia Microbiol (Praha) 49:327–336
- Krasnov BR, Morand S, Hawlena H et al (2005) Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. Oecologia 146:209–217. doi:10.1007/s00442-005-0189-y
- Krasnov BR, Bordes F, Khokhlova IS, Morand S (2012) Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. Mammalia 76:1–13. doi:10.1515/mammalia-2011-0108
- Marmet J (2008) Traits d'histoire de vie du Tamia de Sibérie *Tamias sibiricus*, espèce exotique naturalisée dans la forêt de Sénot (Essonne): démographie, biologie de la reproduction, occupation de l'espace et dispersion. Dissertation, Muséum National d'Histoire Naturelle
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L (2009) Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. Eur J Wildl Res 55:497–504. doi:10.1007/s10344-009-0266-3
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L (2011) Natal dispersal of introduced Siberian chipmunks, *Tamias sibiricus*, in a suburban forest. J Ethol 29:23–29. doi:10.1007/s10164-010-0215-3
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L et al (2012) Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. Behav Ecol Sociobiol 66: 1449–1457. doi:10.1007/s00265-012-1399-z
- Marsot M, Sigaud M, Chapuis J-L et al (2011) Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) harbor more-diverse *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies than native bank voles (*Myodes glareolus*). Appl Environ Microbiol 77:5716–5721. doi:10.1128/AEM.01846-10
- Marsot M, Chapuis J-L, Gasqui P et al (2013) Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) contribute more to Lyme borreliosis risk than native reservoir rodents. PLoS One 8:e55377. doi:10.1371/journal.pone.0055377
- Miller MR, White A, Wilson K, Boots M (2007) The population dynamical implications of male-biased parasitism in different mating systems. PLoS One 2:e624. doi:10.1371/journal.pone.0000624
- Moller AP (1993) Ectoparasites increase the cost of reproduction in their hosts. J Anim Ecol 62:309–322. doi:10.2307/5362
- Moore SL, Wilson K (2002) Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. Science 297:2015–2018. doi:10.1126/science.1074196
- Neuhaus P (2003) Parasite removal and its impact on litter size and body condition in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). Proc Biol Sci 270:S213–S215. doi:10.1098/rsbl.2003.0073
- Obolenskaya EV, Lee M-Y, Dokuchaev NE et al (2009) Diversity of Palaearctic chipmunks (Tamias, Sciuridae). Mammalia 73:281–298. doi:10.1515/MAMM.2009.047
- Patterson JEH, Neuhaus P, Kutz SJ, Ruckstuhl KE (2013) Parasite removal improves reproductive success of female North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). PLoS One 8:e55779. doi:10.1371/journal.pone.0055779
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer
- Pisanu B, Marsot M, Marmet J et al (2010) Introduced Siberian chipmunks are more heavily infested by ixodid ticks than are native bank voles in a suburban forest in France. Int J Parasitol 40:1277–1283. doi:10.1016/j.ijpara.2010.03.012
- Pisanu B, Obolenskaya EV, Baudry E et al (2013) Narrow phylogeographic origin of five introduced populations of the Siberian chipmunk *Tamias (Eutamias) sibiricus* (Laxmann, 1769) (Rodentia: Sciuridae) established in France. Biol Invasions 15:1201–1207. doi:10.1007/s10530-012-0375-x
- Poulin R, Krasnov BR, Morand S (2006) Patterns of host specificity in parasites exploiting small mammals. In: Springer-Japan (ed) Micromammals and macroparasites. pp 233–256
- R Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing
- Randolph SE (2004) Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. Parasitology 129:S37–S65. doi:10.1017/S0031182004004925
- Randolph SE, Storey K (1999) Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acarina: Ixodidae): implications for parasite transmission. J Med Entomol 36:741–748
- Randolph SE, Green RM, Hoodless AN, Peacey M (2002) An empirical quantitative framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. Int J Parasitol 32:979–989. doi:10.1016/S0020-7519(02)00030-9
- Roff DA (1992) Evolution of life histories: theory and analysis, Springer
- Rolff J (2002) Bateman's principle and immunity. Proc Biol Sci 269:867–872. doi:10.1098/rspb.2002.1959
- Rosà R, Pugliese A, Ghosh M et al (2007) Temporal variation of *Ixodes ricinus* intensity on the rodent host *Apodemus flavicollis* in relation to local climate and host dynamics. Vector Borne Zoonotic Dis 7: 285–295. doi:10.1089/vbz.2006.0607
- Shaw DJ, Grenfell BT, Dobson AP (1998) Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. Parasitology 117:597–610
- Shier DM, Randall JA (2004) Spacing as a predictor of social organization in kangaroo rats (*Dipodomys heermanni arenae*). J Mammal 85:1002–1008
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford
- Tschirren B, Bischoff LL, Saladin V, Richner H (2007) Host condition and host immunity affect parasite fitness in a bird-ectoparasite system. Funct Ecol 21:372–378. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01235.x
- Vourc'h G, Marmet J, Chassagne M et al (2007) *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato in Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in suburban forests in France. Vector Borne Zoonotic Dis 7:637–641. doi:10.1089/vbz.2007.0111
- Wickham H (2009) ggplot2: elegant graphics for data analysis, Springer
- Wikle SK, Whelen AC (1986) Ixodid-host immune interaction. Identification and characterization of relevant antigens and tick-induced host immunosuppression. Vet Parasitol 20:149–174

- Wilson K, Bjørnstad ON, Dobson AP et al (2002) Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: Oxford: Oxford University Press (ed) *Ecol. Wildl. Dis.* pp 6–44
- Woolhouse MEJ, Dye C, Etard J-F et al (1997) Heterogeneities in the transmission of infectious agents: implications for the design of control programs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 94:338–342
- Zuk M, Stoehr AM (2002) Immune defense and host life history. *Am Nat* 160:S9–S22. doi:[10.1086/342131](https://doi.org/10.1086/342131)
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1:3–14. doi: [10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x)

Seasonal variation in infestations by Ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex and birth season - Parasitology research - Le Cœur C., A. Robert, B. Pisanu and J-L. Chapuis.

Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.

E-mail: christie.lecoeur@mnhn.fr

Online resource 1.

MONTHLY VARIATION IN LARVAL AND NYMPHAL BURDENS OF CHIPMUNKS

Methods

We conducted the same analysis as presented in the main body of the article but modelling larval and nymphal burdens separately (2005-2014 dataset). The model selection protocol is exactly the same as in the main analysis (linear mixed-models; AIC model selection; same general model; host-intrinsic factors including sex, age, birth season and habitat preference).

Results

The separate analyses strengthened the three-way interaction between birth season, sex and month (quadratic) at adult stage (for yearlings, older adults and total adults datasets) for both larval and nymphal burdens. We emphasized the important part of larval infestation on the total tick burden pattern (nymphs and larvae added up).

This is not surprising, because chipmunk pick up the different questing stages equivalently in the environment, despite the different spatial distribution between questing larvae and nymphs on the vegetation (Pisanu et al. 2010).

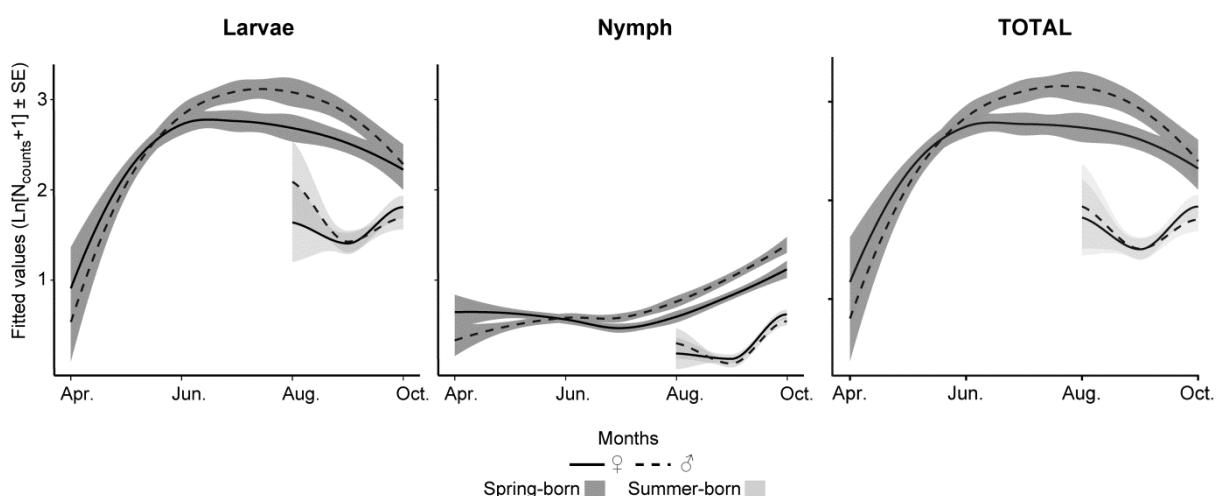


Fig 1.1 Monthly variations in larval, nymphal and total tick (larvae and nymphs) burdens of juvenile chipmunks according to the birth season and sex. Best model fitted values (logged burden+1) were shown for both sexes of spring-born and summer-born juveniles. SE is indicated by the grey shade

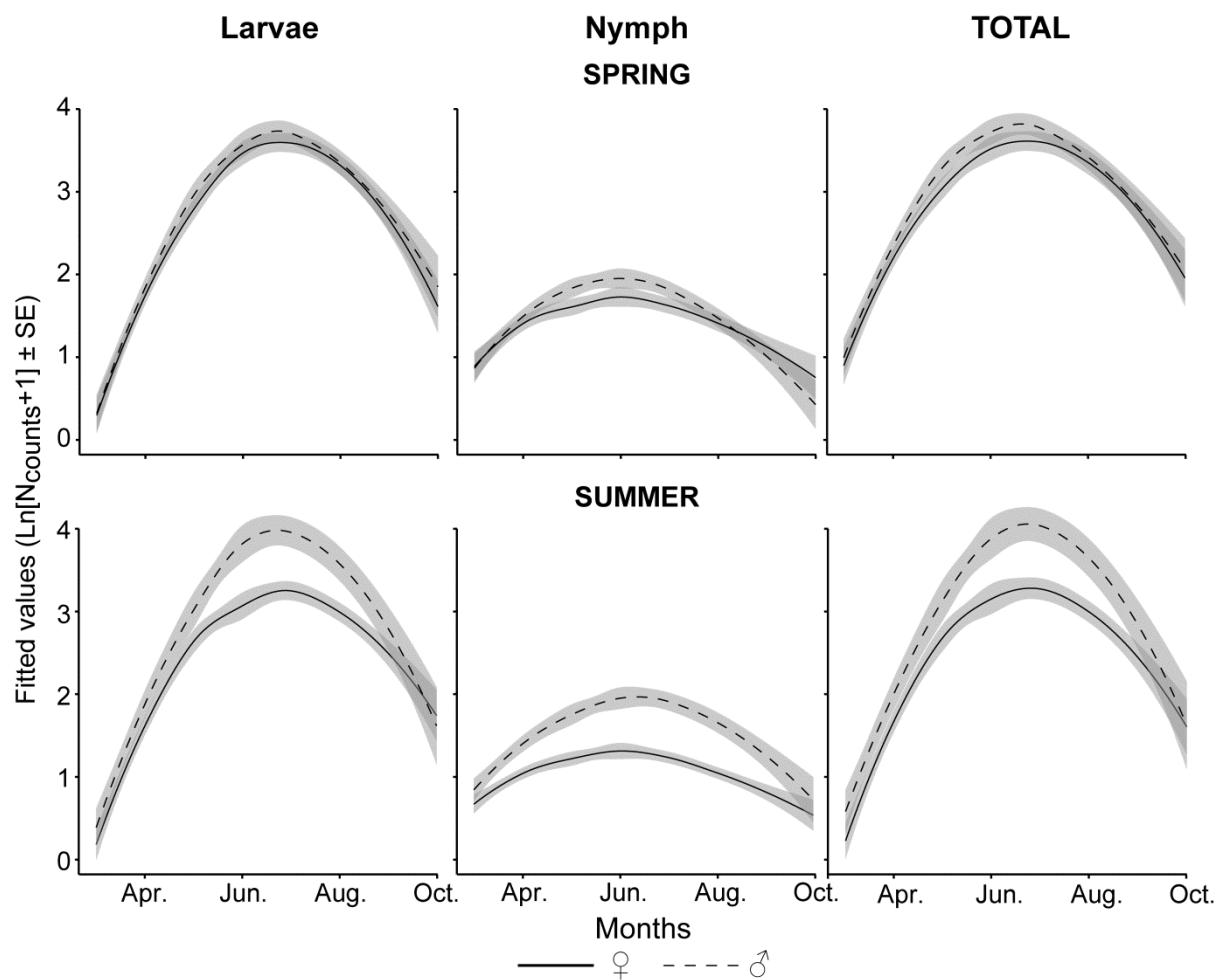


Fig 1.2 Monthly variations in larval, nymphal and total tick (larvae and nymphs) burdens of adult chipmunks (involving yearlings and older adults) according to the birth season (top to bottom: spring-born and summer-born individuals). Best model fitted values (logged burden+1) were shown for both sexes. SE is indicated by the grey shade.

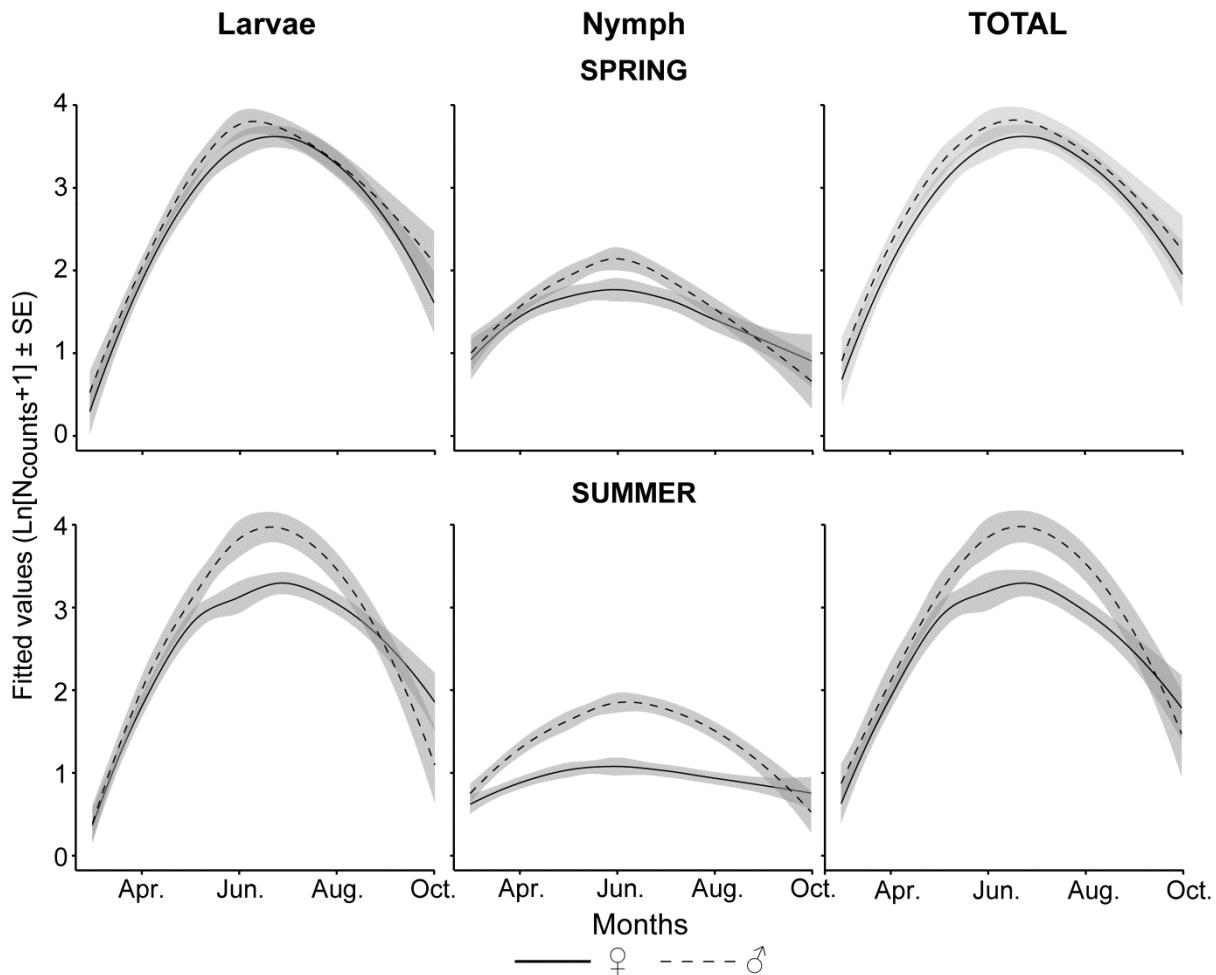


Fig. 1.3 Monthly variations in larval, nymphal and total tick (larvae and nymphs) burdens of yearling chipmunks according to the birth season (top to bottom: spring-born and summer-born individuals). Best model fitted values (logged burden+1) were shown for both sexes. SE is indicated by the grey shade.

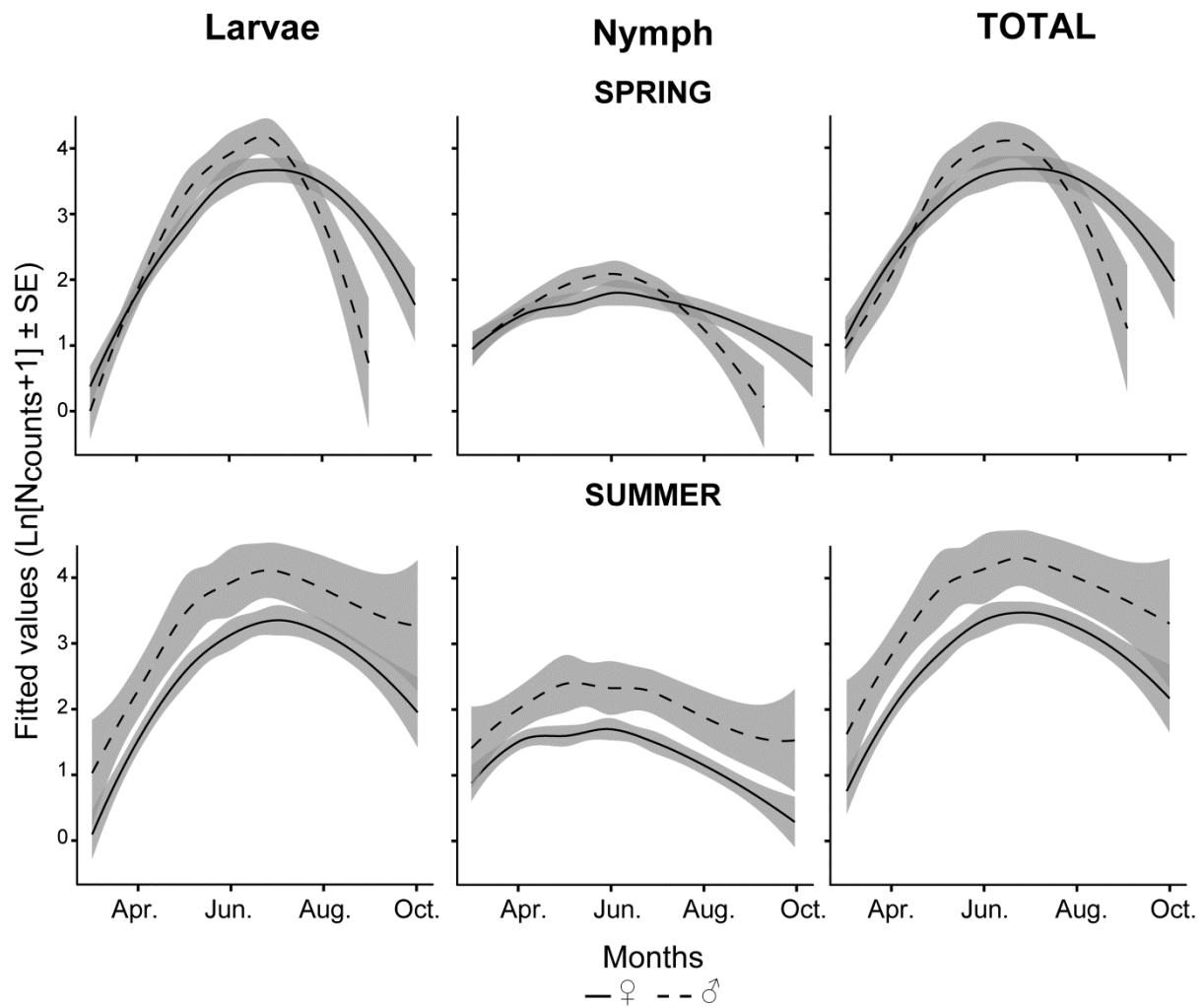


Fig 1.4 Monthly variations in larval, nymphal and total tick (larvae and nymphs) burdens of older adult chipmunks according to the birth season (top to bottom: spring-born and summer-born individuals). Best model fitted values (logged burden+1) were shown for both sexes. SE is indicated by the grey shade

Seasonal variation in infestations by Ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex and birth season - Parasitology research - Le Cœur C., A. Robert, B. Pisano and J-L. Chapuis.

Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.

E-mail: christie.lecoeur@mnhn.fr

Online resource 2.

MODELING TICK LOAD VARIATION OF SIBERIAN CHIPMUNKS CONSIDERING MONTH AS A FACTORIAL VARIABLE

Methods

We conducted the same analysis as presented in the main body of the article but modelling monthly variation as a factor (qualitative) variable. The model selection protocol is exactly the same as in the main analysis (linear mixed-models; AIC model selection; same general model; host-intrinsic factors including sex, age, birth season and habitat preference).

Results

Most effects discussed in the main analysis were confirmed by this alternative analysis except the three-way interaction “birth season * month * sex” (see details below in Table 2.1 and Figures 2.1-2.4).

Age	Model	n p	AICc	ΔAIC c
Juvenile	<i>birth seas * month1 + hab</i>	17	5352.5	
	<i>birth seas * month1 + sex + hab</i>	18	5356.5	4.03
	<i>birth seas * month1 * sex + hab</i>	27	5361.5	8.99
Yearlings	<i>month1 + sex + hab</i>	16	2773.4	
	<i>birth seas + month1 + sex + hab</i>	17	2774.3	0.98
	<i>birth seas * sex + month1 + hab</i>	18	2775.4	2.04
	<i>birth seas * month1 * sex + hab</i>	39	2817.9	44.57
Older adults	<i>month1 + sex</i>	14	1105.2	
	<i>month1 + sex + hab</i>	16	1106.6	1.33
	<i>month1</i>	13	1107.2	1.99
	<i>birth seas + month1 + sex</i>	15	1108.5	3.29
	<i>birth seas * month1 * sex + hab</i>	38	1139.3	34.02
All adults	<i>month1 + sex + hab</i>	16	3782.8	
	<i>birth seas + month1 + sex + hab</i>	17	3784.8	2.01
	<i>birth seas * sex + month1 + hab</i>	18	3785.2	2.39
	<i>birth seas * month1 * sex + hab</i>	39	3833.5	50.75

Table 2.1 Model selection results of tick burden variation according to age ('juvenile', 'yearlings', 'older adults' and 'all adults' datasets), sex, birth season (birth seas), habitat (hab) and month as a factorial variable (month1). All models referred to linear mixed-effects models with chipmunk identity, year and the random slope of month (nested in year) as random effects. Model selection is based on second-order Akaike's Information Criterion (AICc): number of parameters (np), AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model or starting model (ΔAICc) were reported. Best models occur in bold ($\Delta\text{AICc}<2$) and starting models are in italic.

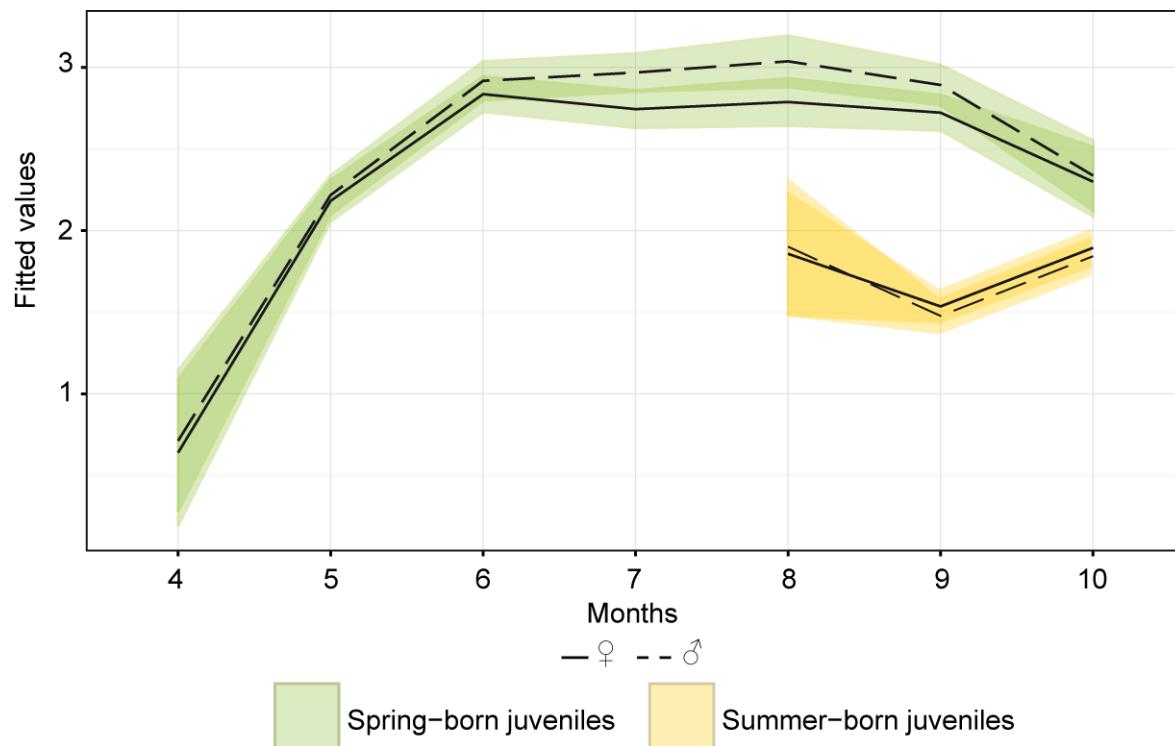


Fig 2.1 Variation of infestations by ticks (fitted values of logged tick burden+1 derived from the best model, see Table 2.1) according to month (factor component), sex and birth season of juveniles Siberian chipmunks monitored in the study site ‘La Faisanderie’ in the Forest of Sénart between 2004 and 2013. SE is indicated by the grey shade.

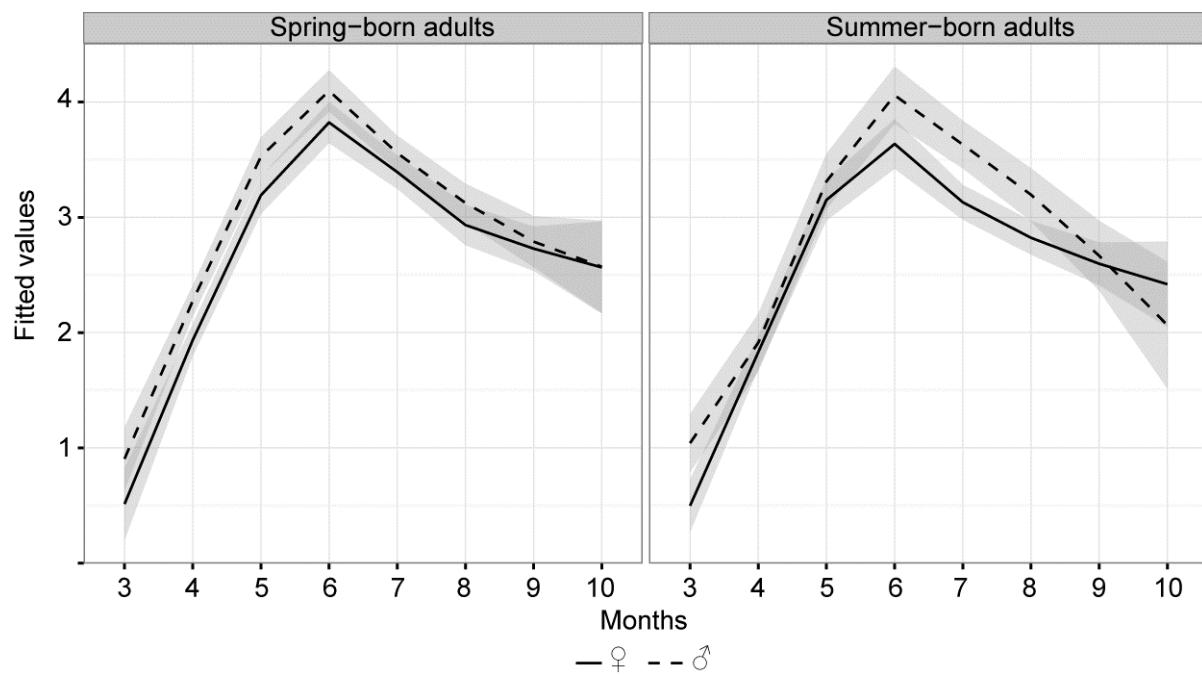


Fig 2.2 Monthly infestations by ticks (fitted values of logged tick burden+1 derived from the best model, see Table 2.1) of yearling chipmunks according to birth season and sex. **Shown at left:** spring-born yearlings and **shown at right:** summer-born yearlings. SE is indicated by the grey shade.

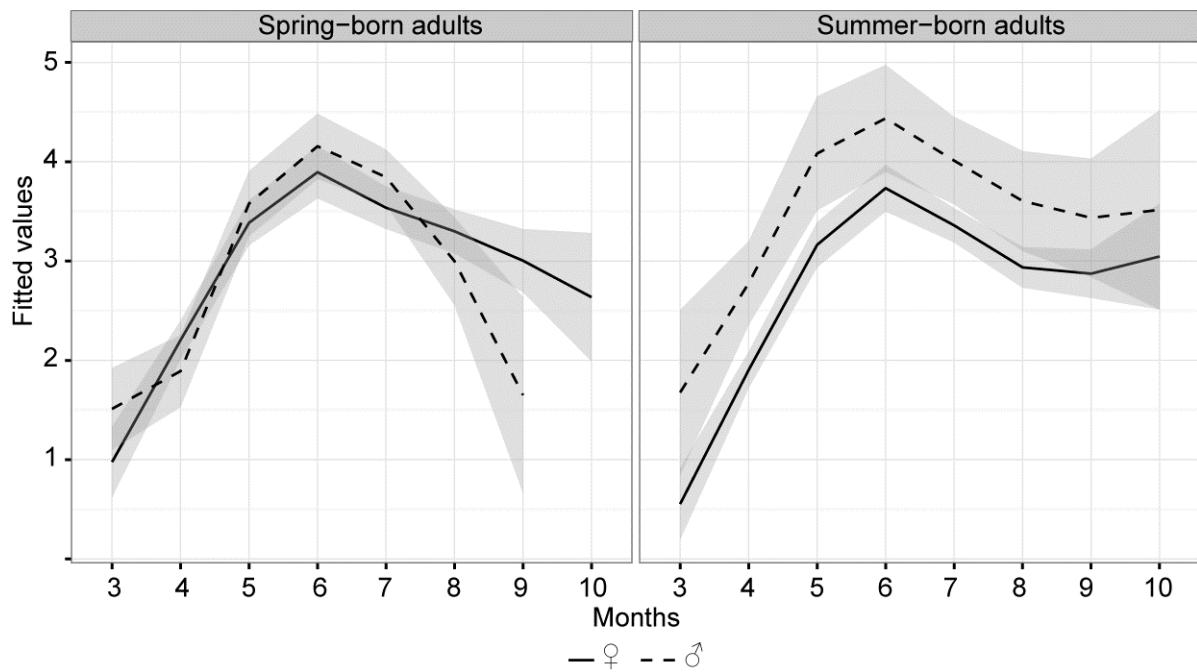


Fig. 2.3 Monthly infestations by ticks (fitted values of logged tick burden+1 derived from the best model, see Table 2.1) of older adult chipmunks according to birth season and sex. **Shown at left:** spring-born older adults and **shown at right:** summer-born older adults. SE is indicated by the grey shade.

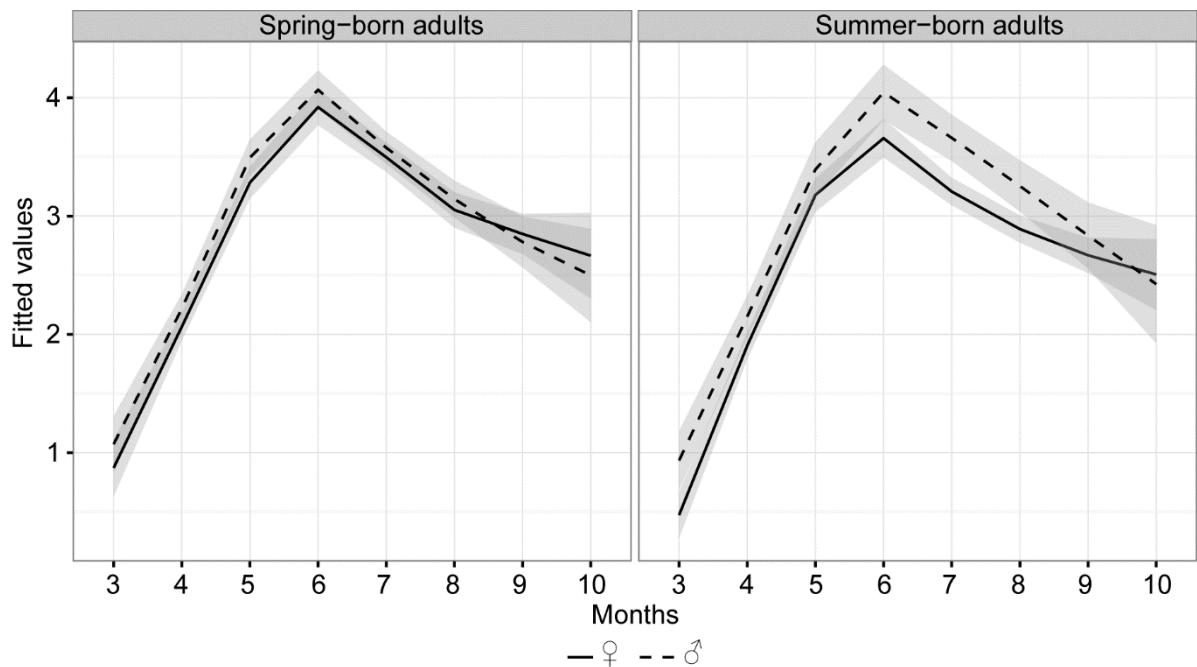


Fig. 2.4 Monthly infestations by ticks (fitted values of logged tick burden+1 derived from the best model, see Table 2.1) of adult chipmunks (involving yearlings and older adults) according to birth season and sex. **Shown at left:** spring-born adults and **shown at right:** summer-born adults. SE is indicated by the grey shade.

Seasonal variation in infestations by Ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex and birth season - Parasitology research - Le Cœur C., A. Robert, B. Pisano and J-L. Chapuis.
 Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.
 E-mail: christie.lecoeur@mnhn.fr

Online resource 3.

MONTHLY VARIATION OF TICK BURDEN AT JUVENILE STAGE: FROM AUGUST TO OCTOBER IN WHICH BOTH COHORTS (SPRING-BORN AND SUMMER-BORN JUVENILE CHIPMUNKS) OVERLAPPED.

To check potential biases of between-cohort tick burden differences, a complementary analysis of juvenile tick burden was completed from August to October in which both cohorts overlapped.

Methods

We conducted the same analysis as presented in the main body of the article but modelling only the August-October period of each year. The model selection protocol is exactly the same as in the main analysis (linear mixed models, AIC model selection and same general model).

Results

All results are similar as the main analysis (see details below in Tables 3.1, 3.2 and Figure 3.1).

Birth season of juveniles	Sex	August			September			October		
		N _{hosts}	N _{counts}	Mean±SE	N _{hosts}	N _{counts}	Mean±SE	N _{hosts}	N _{counts}	Mean±SE
Spring-born	♀	91	105	22.8±2.4	103	109	24.6±2.5	38	44	17.2±3.5
	♂	87	75	32.9±3.5	70	77	33.3±3.6	43	36	21.0±4.3
Summer-born	♀	11	11	8.9±2.4	136	146	6.1±0.6	107	120	10.4±1.1
	♂	10	10	8.9±2.8	141	147	7.1±0.8	102	129	10.1±1.4

Table 3.1 Mean number of Ixodid immature stages feeding on juvenile Siberian chipmunks captured from August to October in the study site ‘La Faisanderie’ in the Forest of Séhart over 10 years (2004-2013), according to birth season and sex. The number of different hosts (N_{host}) and the number of tick counted individuals (N_{count}) are detailed since each chipmunk can be tick counted several times during its life time.

Analysis	Month	Model	n	AICc	ΔAICc
			p		c
Juvenile Aug-Sep-Oct	Quadratic	<i>birth seas * month1² * sex + hab</i>	19	2678.5	
	Numeric	birth seas * month1 * sex + hab	15	2713.8	35.3
	Factor	birth seas * month2 * sex + hab	19	2720.1	41.6
	Quadratic	<i>birth seas * month1² * sex + hab</i>	19	2678.5	
		birth seas : month1 ² + sex: month1 ² + hab	16	2681.5	3.05

Table 3.2 Model selection of juvenile tick burden variation from August to October, according to sex, birth season (birth seas), habitat (hab) and month as a numeric (month1), quadratic (month1²) or factor (month2) component. All models referred to linear mixed-effects models with chipmunk identity, year and the random slope of month (nested in year) as random effects. Model selection is based on second-order Akaike’s Information Criterion (AICc): number of parameters (np), AICc values and AICc differences between the best model and the next candidate model or starting model (ΔAICc) were reported. Best models occur in bold (ΔAICc<2) and starting models are in italic.

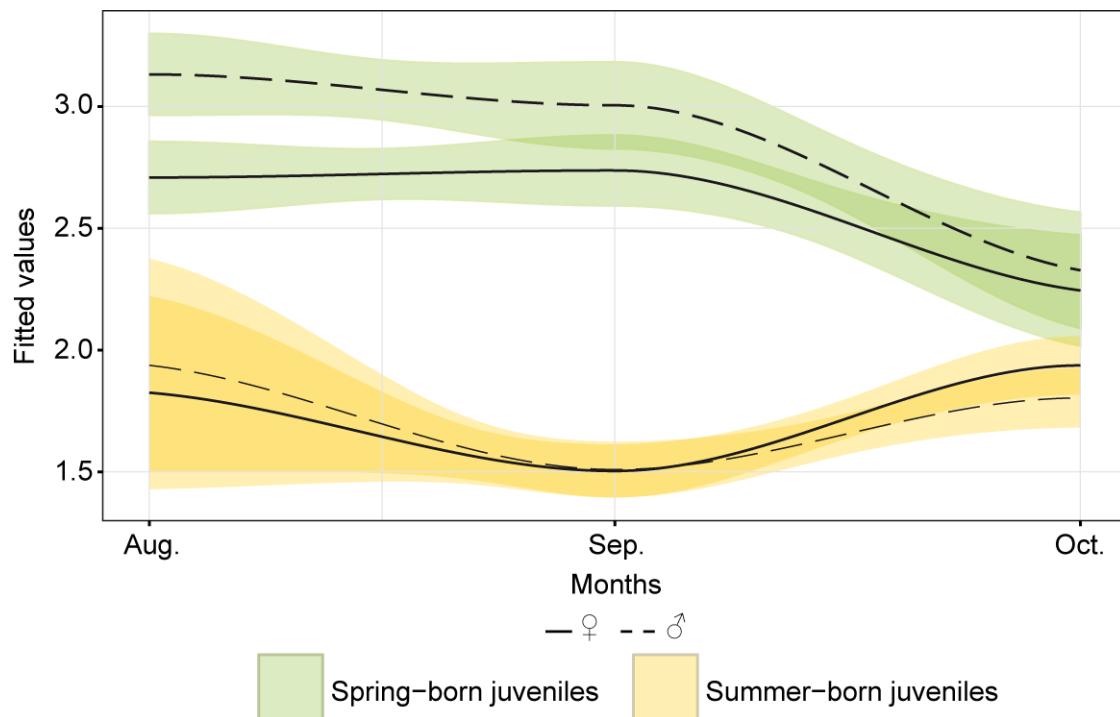


Fig. 3.1 Monthly variation in tick load according to the birth season and sex of juvenile Siberian chipmunks from August to October over the 10-year study (2004-2013).

Seasonal variation in infestations by Ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex and birth season - Parasitology research - Le Cœur C., A. Robert, B. Pisano and J-L. Chapuis.
 Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.
 E-mail: christie.lecoeur@mnhn.fr

Online resource 4.

MONTHLY VARIATION IN TICK LOADS OF YEARLING AND OLDER ADULT CHIPMUNKS SEPARATELY

In the manuscript, the figure 2 illustrated monthly tick infestation in adult chipmunks over the 10-year study in ‘La Faisanderie’ (Forest of Sénart).

The adult datasets included both yearlings and older adults. In addition to this figure, we provided two supplementary figures of monthly variation of tick loads according to sex and birth season at yearlings (Fig 4.1) and older adult (Fig 4.2) stages separately.

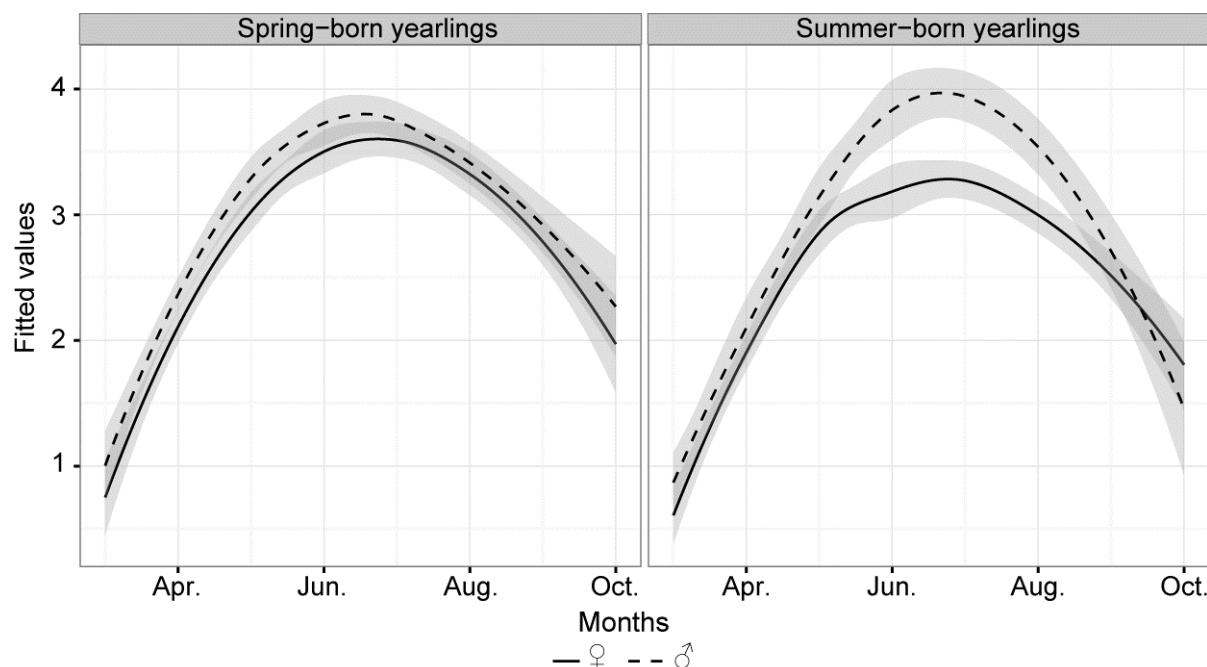


Fig. 4.1 Monthly variation in tick load of yearling chipmunks according to the birth season and sex. Best model fitted values (logged tick burden+1) were shown for both sexes of spring-born (**shown at left**) and summer-born (**shown at right**) yearlings

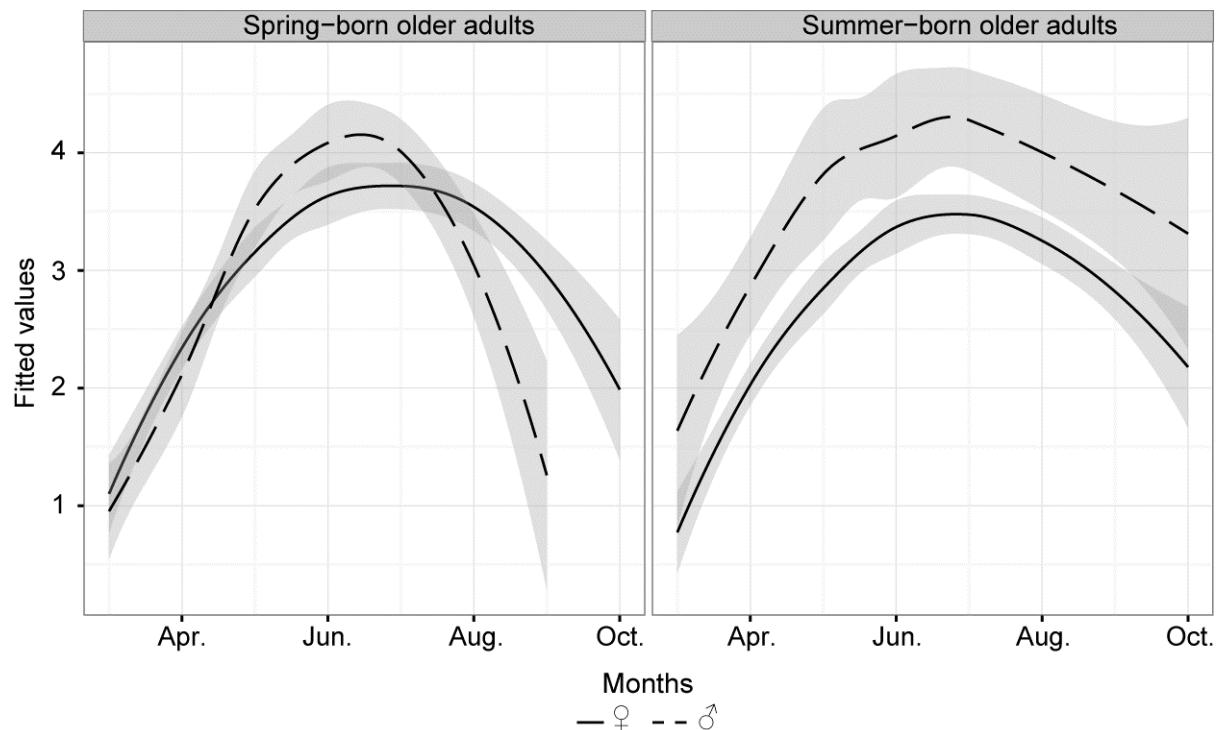


Fig 4.2 Monthly variation in tick load of older adult chipmunks according to the birth season and sex. Best model fitted values (logged tick burden+1) were shown for both sexes of spring-born (**shown at left**) and summer-born (**shown at right**) older adults

Seasonal variation in infestations by Ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex and birth season - Parasitology research - Le Cœur C., A. Robert, B. Pisano and J-L. Chapuis.
 Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.
 E-mail: christie.lecoeur@mnhn.fr

Online resource 5.

MONTHLY VARIATION OF TICK BURDEN OF YEARLING FEMALES ACCORDING TO THE BODY WEIGHT

Methods

The method was described in the second part of the analyses, referred as to “weight analysis” in the main body of the article.

Due to sex-specific differences in seasonal variation of body weight (due to pregnancy for females), we separately tested for the two sexes the three-way interaction between body weight, birth season and month (quadratic) with an additive effect of the habitat.

Results

According to the model selection results (see Table 2 in the main body of the article), a significant interaction between month and body weight was found to explain tick burdens of yearling and adult (yearlings and older adults) female chipmunks. During the summer period (May to June), heavier females appeared to be less infested by Ixodids than lighter females. This result was illustrated below (Fig. 5.1).

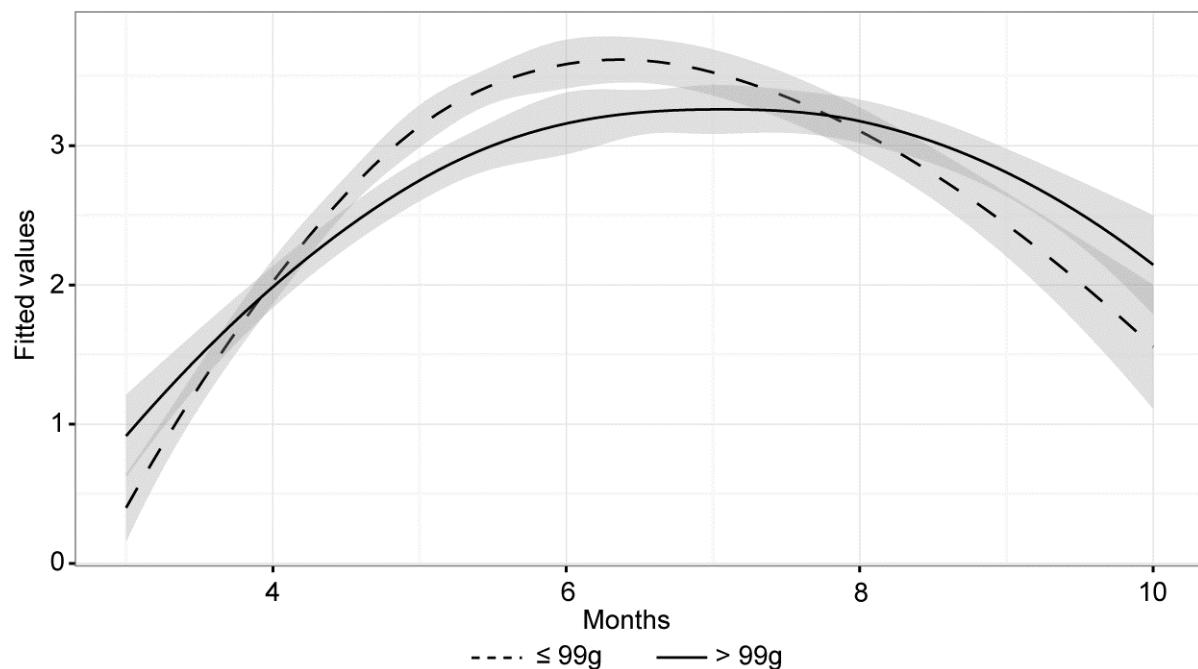


Fig 5.1 Monthly variation of infestations by ticks (fitted values of logged tick burden+1 derived from the best model) according to weight of yearling female Siberian chipmunks. Two categories were defined from the median split of weights (median=99g). SE is indicated by the grey shade.

Discussion

Nous mettons en évidence dans ce chapitre la présence d'une forte hétérogénéité dans les patrons d'agrégation des tiques au sein de la population hôte de tamias de Sibérie. En particulier, nous observons que les mâles sont plus chargés en ectoparasites que les femelles parmi les juvéniles nés au printemps et parmi les adultes dont la saison de naissance correspond à l'été.

Nous développons plusieurs hypothèses pour expliquer ces résultats, toutes faisant référence au système de reproduction dit de promiscuité et de type « *scramble competition* » (Marmet et al. 2012).

D'après de précédents travaux effectués sur cette population, la charge en tiques des tamias apparaît positivement corrélée à l'utilisation de l'espace (Boyer et al. 2010), elle-même positivement corrélée au succès reproducteur annuel (ARS) des mâles (Marmet et al. 2012). La personnalité semble affecter l'utilisation de l'espace, le risque d'exposition aux tiques (Boyer et al. 2010) et le succès reproducteur des mâles (article III). Ainsi les individus les plus audacieux apparaissent comme ceux les plus parasités, avec un plus grand domaine vital, influençant leur ARS positivement les années de faibles ressources disponibles à l'automne et négativement lorsque les ressources sont abondantes. Dans la présente étude, nous montrons que les mâles seraient plus chargés pendant la période de reproduction (confortant les résultats des précédents travaux), période pendant laquelle la survie des mâles est faible (article I).

Au regard de l'ensemble de ces résultats, il serait intéressant de caractériser le rôle de l'ectoparasitisme sur la survie des tamias afin de déterminer s'il existe un coût au parasitisme en termes de survie dans cette population selon les années de faibles ou de fortes ressources disponibles à l'automne. Puis, d'étudier l'influence du parasitisme sur (i) les patrons de covariation entre ARS et survie et (ii) la variabilité dans ces patrons en fonction de la personnalité des mâles.

Discussion générale

Dans ce travail de thèse, j'ai abordé sous différents aspects, les différences individuelles et leurs influences sur les patrons de variation et de covariation entre traits d'histoire de vie au sein d'une population de tamias de Sibérie.

Nous avons montré :

- (i) des différences marquées en termes de survie selon le sexe et l'âge en interaction avec la saison de naissance des tamias (article I) ;
- (ii) des différences d'investissement reproducteur chez les femelles (mesuré à partir du statut d'allaitement) selon leur âge (femelles adultes de 1^{ère} année *versus* 2 ans et plus) et leur saison de naissance (article II, appendice, à partir de l'observation simple des données de captures) ;
- (iii) un coût retardé de l'investissement reproducteur au printemps sur la survie hivernale des femelles (article II) ;
- (iv) des différences marquées de tempérament (mesure de « *boldness* ») influençant le succès reproducteur annuel des tamias (article III) ;
- (v) des taux d'infestation par les tiques (Ixodidae) variant selon l'âge, le sexe, la saison de naissance des individus et l'interaction entre ces facteurs (article IV).

L'ensemble de ces processus sont soumis à une forte dynamique saisonnière (articles I, II, IV) et interannuelle (articles I, II, III, IV), essentiellement en lien avec la fluctuation prononcée des ressources trophiques (articles I, II, III, chapitre IV).

Dans la suite de cette partie, seront développés, discutés et mis en perspective ces principaux résultats. Afin d'éviter des répétitions, nous ne reprendrons pas les discussions intégrées dans les chapitres, mais orienterons cette section autour de certains points, en discutant de certaines limites et en proposant quelques perspectives.

Effet de l'environnement à la naissance sur les patrons de survie et de reproduction

Nous avons montré que la saison de naissance influençait la survie hivernale des juvéniles (Article I). Ainsi, les jeunes issus de la cohorte estivale présentent, à leur premier hiver, des taux de survie inférieurs à ceux nés au printemps. Ces différences sont probablement liées à des contraintes plus fortes subies par la cohorte estivale avant l'entrée en hibernation, notamment par la réduction du temps imparti à leur croissance, à leur dispersion, à la recherche d'un terrier, et à la constitution de réserves de nourriture nécessaires et suffisantes pour la phase d'hibernation. Contre intuitivement, les juvéniles de la deuxième cohorte

atteignent leur maturité sexuelle en moyenne plus précocement que ceux nés au printemps et, tendent en proportion à se reproduire plus fréquemment au printemps suivant leur premier hiver que les jeunes de la première cohorte (Article II). Une fois adulte, nous ne détectons plus de différence de survie liée à la saison de naissance. Cependant, en étudiant uniquement la saison de naissance sans tenir compte de l'année de naissance de chaque individu, nous ne pouvons pas détecter les effets liés à la cohorte de naissance, c'est-à-dire à l'effet combiné de la saison de naissance des individus et des conditions environnementales rencontrés à leur naissance ou lors de leur croissance (Descamps et al. 2008b).

pourtant les conditions environnementales de l'année de naissance des individus sont susceptibles d'affecter directement et indirectement la survie et/ou le succès reproducteur futur et, plus largement, la fitness des individus nés à une saison et une année données (Fig. 32). Des conditions défavorables (pressions de prédation, compétitions inter- et intraspécifiques, parasitisme, faibles ressources trophiques, etc) peuvent en effet affecter directement la survie des juvéniles nouvellement nés ou en croissance ou indirectement en influençant les conditions, l'investissement et les soins maternels apportés aux jeunes (e.g., protection, transmission d'anticorps, etc). Ces conditions à la naissance peuvent avoir des effets sur le long terme en affectant la survie et le succès reproducteur à l'âge adulte, et jusqu'à même influencer la durée de vie et les patrons de sénescence (« *silver-spoon effects* », e.g., Forchhammer et al. 2001; Descamps et al. 2008b; Nussey et al. 2007a). Ces effets sur le long-terme ont été étudiés chez plusieurs espèces de mammifères, notamment chez les espèces longévives (Hamel et al. 2009b; Douhard et al. 2014; Garratt et al. 2015).

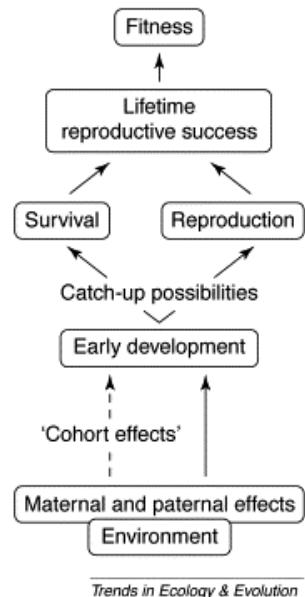


Figure 32 Conséquences des conditions environnementales à la naissance sur la fitness des individus (Lindström 1999)

Etudier ces processus à l'échelle d'une espèce à durée de vie courte est d'autant plus intéressant que le rôle des conditions environnementales à la naissance a été peu étudié chez ce type d'espèce (Oli & Dobson 2001). Nous pourrions ainsi tester comment un environnement favorable ou défavorable pendant l'année de naissance, estimé par exemple selon la combinaison entre disponibilité des ressources et densité de la population, pourrait affecter la variation et la covariation entre survie et reproduction future chez le tamia.

La difficulté dans la détection de ce type de processus sur le long-terme réside dans la distinction entre effets associés à l'année de naissance et ceux rencontrés à l'âge adulte. Pour pallier à cette difficulté dans le cadre de notre étude, il semblerait nécessaire de prolonger le suivi de la population de tamias afin d'augmenter le nombre de cohortes étudiées. Cette remarque peut être généralisée à l'ensemble de l'étude lorsqu'il est question d'analyser les réponses de la population aux conditions environnementales. Nous avons discuté dans l'article I des limites de détection par analyse corrélative lorsqu'une ou plusieurs années apparaissent marginales par leurs caractéristiques démographiques et/ou environnementales, ce qui influence fortement la distribution générale d'un processus. Associés à ce biais, des effets confondants dus à une série temporelle trop courte peuvent atténuer un signal ou en empêcher sa détection. Enfin, soulignons le rôle prépondérant des facteurs environnementaux agissant à une échelle spatiale réduite – c'est-à-dire à celle d'un domaine vital, de l'ordre de 1 à 2 ha chez les tamias (Marmet et al. 2009 ; BP, données non publiées). A titre d'exemple, le succès reproducteur des tamias au cours de l'année 2006 était influencé selon que les tamias fréquentaient une zone « ouverte » ou « fermée » définie respectivement par la présence ou l'absence d'un couvert herbacé (Marmet et al. 2009, 2012). En incluant l'ensemble des années (hors 2007), cet effet de l'habitat n'était cependant plus significatif (Le Coeur et al. 2015).

Sénescence

D'après nos données de captures, très peu d'individus ayant passé leur premier hiver survivent après deux ans d'âge (illustré ci-dessous à partir du nombre de femelles capturées selon leurs âges en tant qu'adultes, Fig. 33).

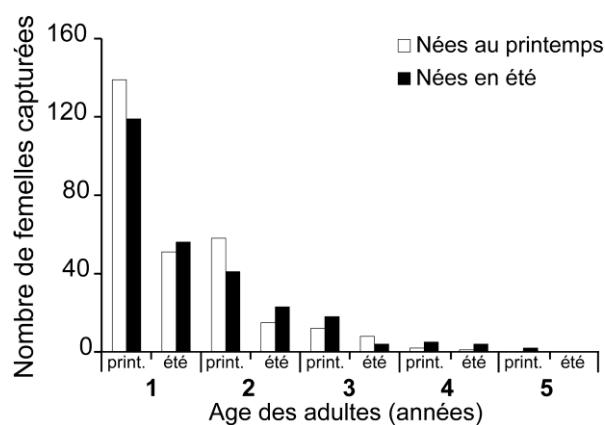


Figure 33 Nombre de femelles capturées à chaque saison de reproduction, printemps ou été selon leur âge en tant qu'adulte et leur saison de naissance, nées au printemps (en blanc) ou en été (en noir), cf tableau présenté en appendice de l'article II, chapitre II.

Contrairement à la majorité des Sciuridés (pour lesquels des patrons de sénescence ont pu être détectés, cas par exemple de *Tamiasciurus hudsonicus* : Descamps et al. 2008a, 2009), le tamia de Sibérie a une faible espérance de vie à l'âge adulte (en moyenne de moins d'un an, article II). En conséquence, le nombre de classes d'âges supérieures et leurs effectifs sont restreints, ce qui peut limiter l'étude des patrons de sénescence et la détection des effets cohortes de naissance sur ces patrons.

Ainsi, l'ensemble de nos analyses ont été réalisées selon la problématique étudiée, en séparant la classe des juvéniles de celles des adultes (articles I et III), et en clivant la classe des adultes en distinguant les tamias dans leur première année en tant qu'adulte, de ceux plus âgés (de 2 à 5 ans en tant qu'adultes ; articles II et IV). Toutefois, pour tenter de mettre en évidence un patron de sénescence actuarielle chez cette espèce, la survie a été analysée en fonction d'un plus grand nombre de classes d'âge. A partir de modèles de Cormack-Jolly-Seber et en utilisant un pas de temps infra-annuel (survies estimées à 6 mois), les résultats préliminaires basés sur une analyse graphique (Fig. 34) suggèrent une faible tendance à la décroissance de la survie avec l'âge. Ce patron de variation avec l'âge semble hétérogène (selon le sexe et la saison considérée, estivale ou hivernale). Les analyses statistiques ont révélé que cette variation n'était pas significative (testée uniquement pour la survie hivernale des mâles dans le cadre de cette analyse préliminaire).

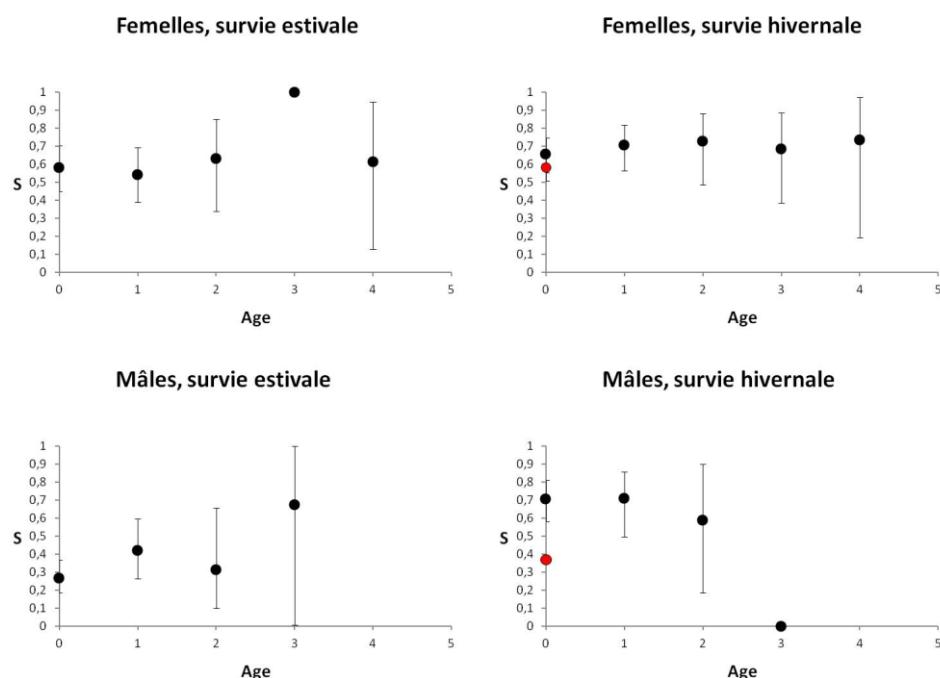


Figure 34 Probabilités de survie des tamias en fonction de l'âge (âge discret, estimé par 6 mois), du sexe et de la saison (été et hiver) – résultats préliminaires. Dans le cas des survies hivernales des individus d'âge zéro, deux points sont représentés : un point noir pour les juvéniles de la saison de naissance printanière et un point rouge pour les juvéniles nés en été. Pour les âges suivants, les deux saisons de naissance sont rassemblées.

Trois hypothèses peuvent expliquer ces premiers résultats : 1) il n'existe pas de sénescence actuarielle sur cette population de tamias de Sibérie ; 2) les données disponibles sont insuffisantes pour pouvoir détecter des patrons de sénescence ; 3) le patron de sénescence étudié à l'échelle de la population est masqué par l'hétérogénéité individuelle. Selon les théories évolutives de la sénescence, l'hétérogénéité individuelle est attendue plus forte en fin de vie par augmentation potentielle de la variance génétique additive et/ou par phénomène de disparition sélective (i.e., les individus les moins performants disparaissent à un âge plus précoce ; Charlesworth 1994; Charlesworth & Hughes 1996; Cam et al. 2002; Beauplet et al. 2006; van de Pol & Verhulst 2006; Chantepie et al. 2015a).

Hétérogénéité individuelle

L'hétérogénéité de la qualité individuelle (différences de performances entre individus au sein d'une population) se caractérise par une composante stable, établie au début de la vie (e.g., facteurs génétique, environnemental, maternel), et par une composante dynamique pouvant varier tout au long de l'histoire des individus (e.g., investissement reproducteur variant en fonction du temps ou de l'âge ; Cam et al. 2002, 2013; Link et al. 2002; Tuljapurkar et al. 2009; Aubry et al. 2011).

La composante stable (ou qualité latente) fait ainsi référence aux différences fixes (« *fixed heterogeneity* ») des taux vitaux liées aux caractéristiques intrinsèques des individus établies en début de vie (e.g., le sexe, la saison de naissance, la cohorte, la personnalité, etc). Cette composante réfère également aux différences individuelles latentes qu'il est difficile ou impossible de mesurer dans une population (« *unobserved differences* »).

La composante dynamique quant à elle correspond aux sources de variations entre traits d'histoire de vie observables, qualifiées d'« états observables » (« *observable state dynamics* ») et à la transition dynamique entre ces états. Ils font référence par exemple à l'état reproducteur (e.g., reproducteur *versus* non reproducteur) ou à l'expérience (e.g., non-reproducteur/reproducteur non-expérimenté/reproducteur expérimenté) des individus au cours de leur vie.

Techniquement, pour tenir compte de ces deux composantes de l'hétérogénéité individuelle, (i) les transitions entre états observables sont classiquement modélisées selon un processus markovien de premier-ordre (la probabilité qu'un individu soit dans un état observable s au temps $t+1$ est dépendant de son état r au temps t) ; (ii) la composante non observable de la qualité latente est prise en compte dans les modèles démographiques par l'utilisation d'effets

aléatoires (modèles mixtes) et (iii) la composante observable de la qualité est modélisée par effets fixes (continus, ou groupes, comme le sexe).

Au cours de cette thèse, nous avons appréhendé seulement une partie de l'hétérogénéité individuelle dans les patrons de variation et de covariation entre survie et investissement reproducteur en tenant compte des effets de groupes (groupe homogène d'individus en fonction de leur sexe et de leur saison de naissance) et de l'hétérogénéité dynamique *via* les états observables incluant l'âge et l'investissement reproducteur à travers le statut d'allaitement des femelles (deux états, allaitante *versus* non allaitante). Cela a permis dans l'article I d'observer des différences marquées entre sexes, entre âges et entre saisons de naissance (et leurs interactions) sur les patrons de survie et, dans l'article II, de détecter un coût à la reproduction sur la survie hivernale uniquement chez les femelles s'étant reproduit une seule fois dans l'année, au printemps (femelles notées L1-NL2) et, plus précisément, chez les femelles dans leur première année en tant qu'adulte. Cet effet retard du coût de la reproduction n'est observé que les années où les conditions environnementales sont défavorables (faibles ressources avant l'hibernation). Nous pouvons supposer que l'absence de coût de la reproduction lorsque les conditions sont plus favorables puisse être le résultat d'une compensation des coûts de la reproduction par les ressources abondantes présentes dans le milieu et ce, pour l'ensemble des individus, ou bien que cela puisse être le résultat de l'expression des différences de qualité individuelle au sein de la population, pouvant masquer des compromis-évolutifs ou diminuer leur détection à l'échelle de la population.

Par ailleurs, cela signifie également que les femelles participant uniquement à la reproduction printanière survivent moins bien au cours de l'hiver suivant un automne à faibles ressources que celles ayant participé aux deux événements de reproduction. Cette différence peut être la résultante même des différences de qualité individuelle au sein de la population : les femelles se reproduisant deux fois seraient également celles qui survivent le mieux. De même, les années de forte production de glands (« mast »), les femelles ayant un investissement reproducteur élevé au cours des deux saisons de reproduction précédant une forte glandée, survivent aussi bien durant la période d'hibernation que les autres femelles, et ont tendance à se reproduire davantage au printemps suivant. Nous supposons alors que des modèles intégrant la source de variation non-observable dans la population (effets aléatoires individuels) permettraient de détecter d'autres patrons de covariation entre survie et investissement reproducteur ainsi que d'éventuels coûts. Nous sommes cependant conscients qu'en étudiant l'investissement reproducteur des femelles (*via* leur statut d'allaitement), nous

n'abordons qu'une part relative des coûts à la reproduction, pouvant également être associée au succès reproducteur ou à une autre mesure de l'investissement reproducteur à une saison donnée (taille de la portée au printemps par exemple). De ce fait, ne pas détecter de coût de l'investissement reproducteur ne signifie pas pour autant que ces coûts n'existent pas.

Stratégies de reproduction

L'une des questions auxquelles nous souhaitons répondre en s'intéressant aux stratégies de reproduction au sein de cette population concerne le maintien des deux évènements de reproduction. Se reproduire au printemps, en été ou multiplier l'effort reproducteur en participant aux deux évènements de reproduction, est-ce aussi avantageux ? Une saison de reproduction est-elle plus coûteuse que l'autre ?

Les patrons de reproduction au sein de la population fluctuent entre années et entre saisons. La reproduction au printemps peut être très contrastée d'une année à l'autre, avec des années caractérisées par un fort investissement reproducteur (la proportion de femelles capturées allaitantes) associé à une forte production de jeunes (nombre de jeunes de chaque cohorte capturés dans leur année de naissance) et pour d'autres, par une reproduction quasi absente. En été, l'investissement dans la reproduction et le nombre de jeunes produits sont en moyenne plus faibles qu'au printemps (lorsque la reproduction au printemps n'est pas nulle), mais plus réguliers entre années (illustré dans le préambule du chapitre II).

Dans l'article II, nous faisons l'hypothèse que les patrons saisonniers de reproduction seraient liés à des stratégies de reproduction distinctes, influencées par la prédictibilité et la variabilité des ressources alimentaires disponibles pour la reproduction. Chez les petits mammifères, l'investissement reproducteur repose essentiellement sur les ressources trophiques disponibles (Humphries et al. 2003; Pilastro et al. 2003; Boutin et al. 2006; Lebl et al. 2011). Chez les espèces hibernantes, la reproduction s'opère très souvent dès la sortie d'hibernation, de la fin de l'hiver jusqu'au début du printemps. Par conséquent, les ressources disponibles pour la reproduction sont principalement liées aux réserves graisseuses ou stockées dans le terrier (ou dans des caches effectués par les individus à l'automne précédent), selon la stratégie adoptée par l'espèce (réserves endogènes ou exogènes ; Humphries et al. 2003).

Chez le tamia, la reproduction printanière repose essentiellement sur les réserves accumulées à l'automne, stockées et utilisées dans le terrier pendant l'hibernation ainsi que les ressources présentes au sol (similaires à celles présentes dans les terriers : pas de « nouvelles » ressources disponibles dans le milieu). Puisque ces ressources sont majoritairement

composées de glands dont la production est très variable entre les années ($CV_{peupl} = 1,3$; chapitre IV), nous prédisons que : (i) la stratégie de reproduction du tamia au printemps est de type « capital breeder » non stricte, dépendant de l'énergie issue de réserves stockées précédemment, (ii) les ressources allouées à la reproduction printanière, alternant selon les années de forte (voire très forte) et de faible (voire nulle) production de glands, sont prédictibles car déjà présentes à l'automne précédent et donc (iii) un tel environnement (prédictible et très variable) favoriserait l'ajustement de l'investissement reproducteur les années de faibles disponibilités en ressources alimentaires (pas de reproduction au printemps) pour limiter les coûts liés à la reproduction. A l'inverse, en été, le tamia s'alimentant à partir de « nouvelles » ressources diversifiées et riches en protéines (insectes, graines d'herbacées, fruits et baies ; Chapuis et al. 2011), la reproduction estivale peut être assimilée à une stratégie d'« *income breeder* » (les individus peuvent compenser les coûts énergétiques de la reproduction en ajustant directement leur apport de nourriture pendant la reproduction), induisant des patrons de reproduction interannuels plus réguliers qu'au printemps.

Les notions de « *capital* » et d'« *income breeders* » s'inscrivent dans le cadre d'un continuum de stratégies (et non à une dichotomie). Ainsi le tamia n'est pas un « *capital breeder* » strict (contrairement au manchot empereur *Aptenodytes forsteri* par exemple, considéré comme un « *strict capital breeder* » car aucune ressource n'est disponible pendant la reproduction et les réserves accumulées ne peuvent pas être complétées par un apport lors de la reproduction ; Le Maho 1983; Jönsson 1997), ajustant partiellement ses besoins énergétiques à partir des ressources disponibles dans son habitat.

D'un point de vue évolutif, se reproduire uniquement en été lorsque les ressources printanières sont faibles favoriserait la survie des adultes et leur succès reproducteur futur en maximisant l'investissement de reproduction lorsque les conditions sont plus favorables (été). Malgré une plus faible survie hivernale des juvéniles issus de la cohorte estivale par rapport à ceux nés au printemps, les femelles nées en été et ayant survécu à leur premier hiver, semblent avoir un investissement reproducteur plus fort l'année suivant leur naissance. En effet ces dernières sont plus nombreuses à participer à la reproduction printanière et les taux de transition entre statut d'allaitement printemps-été (L1-L2) semblent plus forts chez celles nées en été, sans en affecter leur survie. A l'inverse, lorsque les conditions sont favorables pour la reproduction printanière, augmenter l'investissement reproducteur pourrait accroître le succès reproducteur des individus (par le nombre de juvéniles produits et par une meilleure

survie juvénile liés aux soins maternels potentiels prodigués si la condition corporelle des femelles est meilleure).

Ces interprétations se fondent sur plusieurs hypothèses qui nécessitent, pour les conforter, d'étudier plus finement les patrons de reproduction, notamment à travers le succès reproducteur annuel des femelles mais aussi des mâles, et par l'étude plus approfondie des effets de cohortes. À travers une analyse préliminaire estimant la covariation entre survie et succès reproducteur annuel (ARS) chez les mâles ($n=80$, voir chapitre III pour les méthodes et le calcul d'ARS), nous ne détectons pas de coût d'un fort ARS sur la survie saisonnière, les individus ayant un fort succès reproducteur annuel survivant mieux que les autres. Ces résultats préliminaires signifieraient que : 1) il n'existe pas de coût de la reproduction sur la survie des mâles, estimé à partir de l'ARS ; 2) les mâles ayant un fort succès reproducteur sont également ceux qui survivent mieux (hétérogénéité individuelle) ; ou 3) si un coût existe, il n'est pas détectable lorsque la variation interannuelle des conditions environnementales (favorables ou non favorables) n'est pas prise en compte.

Rôle des facteurs environnementaux

Mes travaux de thèse ont porté essentiellement sur l'étude de l'influence d'une seule variable environnementale, la disponibilité des ressources trophiques, sur les stratégies d'histoire de vie chez le tamia. Cependant l'accès aux ressources ne constitue pas l'unique source de variation des traits d'histoire de vie (e.g., Coulson et al. 2001; Aars & Rolf 2002; Rödel et al. 2004). Le phénomène de densité dépendance peut jouer un rôle majeur sur la survie et/ou la reproduction des petits mammifères (e.g., Ostfeld & Canham 1995, Koskela et al. 1999, Oksanen et al. 2007) et plus particulièrement chez les Sciuridés (e.g. Article I; Wauters & Lens 1995, Descamps et al. 2008b). Sur les 11 années du suivi de la population (2004-2014), l'année 2006 se caractérise par une reproduction printanière quasi nulle alors que les ressources en nourriture à l'automne précédent sont élevées. La densité en tamias au printemps (et la densité en juillet l'année précédente) était l'une des plus fortes observées sur la série temporelle (4,8 ind./ha). Nous supposons que pour cette année, l'investissement reproducteur a été contraint par la densité élevée en tamias, et ceci malgré des ressources abondantes.

Lors d'une analyse préliminaire s'appuyant sur un design identique à celui utilisé dans l'article II, nous avons créé un indice couplant l'abondance des ressources à l'année t (faible ou forte ; notées « fruct - » ou « fruct + ») avec la densité de la population de tamias en été de

cette même année t (faible ou forte par rapport à la moyenne de la série temporelle ; « dens - » ou « dens + » respectivement). Cette pré-analyse avait pour but d'étudier la covariation entre investissement reproducteur, survie hivernale à l'année t et investissement reproducteur au printemps de l'année $t+1$ chez les femelles. Nous observons (Fig. 35) que le coût de la reproduction sur la survie hivernale des femelles s'étant préalablement reproduites au printemps mais pas en été (femelles notées L1-NL2) n'est détecté que lorsque les conditions sont très peu favorables, c'est-à-dire des densités estivales de la population élevées associées à peu de ressources avant l'hiver. L'effet de la densité (forte ou faible) ne semble pas affecter la survie des femelles lorsque les ressources sont abondantes. Par contre, la reproduction au printemps suivant, apparaît influencée significativement par la densité en tamias (pour des conditions en ressources équivalentes, 41% des femelles sont allaitantes lorsque la densité est forte contre 72% lorsque la densité est faible).

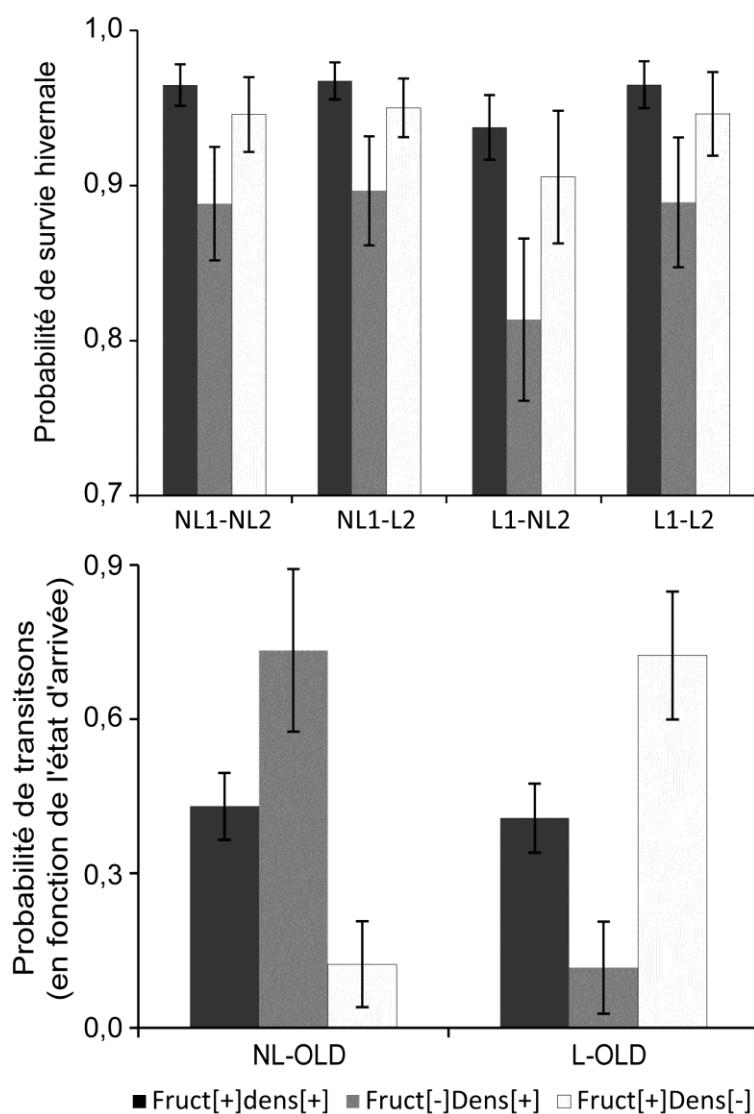


Figure 35 Influence des ressources trophiques à l'automne (estimées par la fructification des chênes, deux classes : faible ou forte) combinées à la densité en tamias estimée au mois de juillet à l'année t (faible ou élevée par rapport à la moyenne des densités en juillet sur la période 2004-2014) sur la probabilité de survie hivernale à l'année t et sur l'investissement reproducteur au printemps à l'année $t+1$.

En haut : Probabilité de survie hivernale à l'année t en fonction de l'investissement reproducteur annuel des femelles cette même année t (NL1/L1 : non allaitante/allaitante au printemps ; NL2/L2 : non allaitante/allaitante l'été) et des conditions en densité en tamias et en ressources disponibles.

En bas : Probabilité de transition en tenant compte de l'état d'arrivée uniquement (i.e., du statut de lactation au printemps, indépendamment du statut de lactation l'été précédent) en fonction des conditions en densité en tamias et en ressources disponibles.

Nombre d'années dans chaque catégorie de conditions en ressources disponibles couplées à la densité en tamias : Fruct[+] Dens[+] = 4 ans ; Fruct[-] Dens[+] = 3 ans ; Fruct[+] Dens[-] = 3 ans.

Cependant, c'est à travers l'association de faibles ressources disponibles et d'une forte densité intraspécifique que la survie hivernale et la reproduction au printemps semblent le plus fortement affectées. Remarquons que la combinaison « ressources peu abondantes et faibles densités » n'existe pas dans la série temporelle actuelle, nous empêchant de conclure sur le rôle inhérent des deux facteurs sur la survie hivernale et/ou la reproduction.

Démographie et dynamique d'une population introduite : perspectives

Le tamia de Sibérie présent en Forêt de Sénart constitue un modèle d'étude contribuant à la caractérisation et la compréhension des processus évolutifs, écologiques et démographiques sous-jacents au fonctionnement des populations en milieu naturel. Mais la population d'étude est également une population introduite, ce qui apporte des perspectives supplémentaires. Les travaux effectués sur cette population s'intègre à la fois dans un cadre théorique de compréhension de la dynamique d'une population en milieu naturel et des mécanismes sous-jacents mais également dans un contexte plus appliqué associé aux introductions d'espèces hors de leur aire d'origine, *via* la compréhension de la dynamique de population d'une espèce introduite en relation avec des risques sanitaires pour l'Homme (Marsot et al. 2013).

Les premières observations de cette espèce en Forêt de Sénart datent de la fin des années 1960 à l'extrême ouest de la forêt. Concernant notre site d'étude 'la Faisanderie', les premiers animaux ont été observés à la fin des années 1990 (Guy Spagnol com. pers.). Le suivi de cette population débutant en 2003 (année de mise en place du protocole expérimental), soit quelques années après son établissement, nous pouvons supposer que les premières années de suivi correspondent à des années de pleine expansion. Cette situation limite potentiellement l'interprétation des processus observés de démographie évolutive, dont les bases théoriques ont été développées sous l'hypothèse de stabilité des populations. La population en expansion jusqu'en 2008 a subi une forte réduction de ses effectifs pendant l'hiver 2008-2009, effectifs qui peinent depuis à se reconstituer. Par ailleurs, la comparaison des processus inhérents à cette population introduite avec ceux observés dans son aire d'origine apporterait des éléments intéressants à la compréhension des phénomènes d'invasion par un rongeur. Toutefois, à notre connaissance, aucune recherche n'a porté sur la biologie de population de cette espèce en Corée du Sud (dont proviennent les individus introduits à Sénart, Pisanu et al. 2013) en dehors d'informations anecdotiques (Jo et al. 2014), et rarement sur la base d'une série temporelle d'observations de plus d'un an en Chine (Lu 1992; Keqin et al. 2008; mais voir Bo et al. 1997a, 1997b, 1997c).

Généraliser les patrons de variabilité des taux vitaux à différents modèles et systèmes d'étude est impossible. C'est par la complémentarité et par les multiples dimensions des sources de variations que l'on peut comprendre la dynamique des populations. La part relative des différentes composantes de cette dynamique est en effet fonction du modèle étudié (i.e vertébrés/invertébrés, cycle de vie complexe/simple, etc). Cependant, ces composantes, bien que d'importance variable, vont toutes s'exprimer à une échelle spatio-temporelle donnée sur ces modèles (Bjørnstad & Grenfell 2001; Turchin 2003). Tout l'enjeu en écologie des populations est donc d'identifier, non pas l'intégralité des facteurs, mais les facteurs majeurs, « drivers » de la dynamique des populations. Par la caractérisation des facteurs extrinsèques (forte variabilité interannuelle des productions de glands, elle-même dépendante des conditions climatiques au printemps – voir chapitre IV – conjuguée aux effets de la densité intraspécifique) et des facteurs intrinsèques (âge, sexe, saison de naissance) affectant les patrons de variabilité des taux vitaux, cette thèse apporte quelques éléments à la compréhension de la dynamique de cette population introduite. Ces travaux nécessitent d'être poursuivis pour parfaire notre compréhension de ces processus (rôle du parasitisme sur les patrons de covariation entre survie et investissement reproducteur par exemple) et faire l'objet de modèles de dynamique des populations.

Pour conclure, l'ensemble de ces travaux de thèse apportent des éléments clés dans la compréhension des stratégies d'histoire de vie au sein de cette population de Sciuridés hibernants à durée de vie courte. Ils soulignent le rôle important de l'hibernation sur les taux de survie et les stratégies saisonnières de reproduction et mettent à jour la complexité des variations et covariations démographiques liés à des différences individuelles et temporelles au sein de la population.

Bibliographie

- Aars, J., and R. A. Ims. 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology* 83:3449–3456.
- Anderson, R. M., and R. M. May. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* 47:219–247.
- Angilletta, M. J., R. S. Wilson, C. A. Navas, and R. S. James. 2003. Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends in Ecology and Evolution* 18:234–240.
- Aubry, L. M., E. Cam, D. N. Koons, J.-Y. Monnat, and S. Pavard. 2011. Drivers of age-specific survival in a long-lived seabird: contributions of observed and hidden sources of heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 80:375–383.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in Blue Petrels. *Ecology* 86:682–692.
- Beauplet, G., C. Barbraud, W. Dabin, C. Küssener, and C. Guinet. 2006. Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* 112:430–441.
- Bergeron, P., P.-O. Montiglio, D. Réale, M. M. Humphries, O. Gimenez, and D. Garant. 2013. Disruptive viability selection on adult exploratory behaviour in eastern chipmunks. *Journal of Evolutionary Biology* 26:766–774.
- Bielby, J., G. M. Mace, O. R. P. Bininda-Emonds, M. Cardillo, J. L. Gittleman, K. E. Jones, C. D. L. Orme, and A. Purvis. 2007. The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. *The American Naturalist* 169:748–757.
- Biro, P. A., and J. A. Stamps. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution* 23:361–368.
- Bjørnstad, O. N., and B. T. Grenfell. 2001. Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. *Science* 293:638–643.
- Bo, Z., N. Zhengdong, W. Tinglin, and C. Wenying. 1997a. Population ecology of Siberian chipmunk (*Eutamias sibiricus*) (I) -Population age structure and seasonal variety. *Journal of Shaanxi normal university* S1.
- Bo, Z., N. Zhengdong, W. Tinglin, and C. Wenying. 1997b. Population ecology of Siberian chipmunk (*Eutamias sibiricus*) (II) - reproduction characteristics. *Journal of Shaanxi normal university* S1.
- Bo, Z., N. Zhengdong, W. Tinglin, and C. Wenying. 1997c. Population ecology of Siberian chipmunk (*Eutamias sibiricus*) (III) - population quantity dynamic. *Journal of Shaanxi normal university* S1.
- Boon, A. K., D. Réale, and S. Boutin. 2007. The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels. *Ecology Letters* 10:1094–1104.
- Boutin, S., L. A. Wauters, A. G. McAdam, M. M. Humphries, G. Tosi, and A. A. Dhondt. 2006. Anticipatory reproduction and population growth in seed predators. *Science* 314:1928–1930.
- Boyer, N., D. Réale, J. Marmet, B. Pisani, and J.-L. Chapuis. 2010. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology* 79:538–547.
- Brunner, J. L., and R. S. Ostfeld. 2008. Multiple causes of variable tick burdens on small-mammal hosts. *Ecology* 89:2259–2272.
- Buonaccorsi, J. P., J. Elkinton, W. D. Koenig, R. P. Duncan, D. Kelly, and V. Sork. 2003. Measuring mast seeding behavior: relationships among population variation, individual variation and synchrony. *Journal of Theoretical Biology* 224:107–114.
- Cam, E. et al. 2013. Looking for a needle in a haystack: inference about individual fitness components in a heterogeneous population. *Oikos* 122:739–753.

- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J.-Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist* 159:96–105.
- Cam, E., and J.-Y. Monnat. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology* 69:380–394.
- Carter, A. J., W. E. Feeney, H. H. Marshall, G. Cowlishaw, and R. Heinsohn. 2013. Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews* 88:465–475.
- Chantepie, S. 2013. Approches génétique et démographique de la sénescence chez des vertébrés: intérêt pour la biologie de la conservation. Paris 6.
- Chantepie, S., A. Robert, G. Sorci, Y. Hingrat, A. Charmantier, G. Leveque, F. Lacroix, and C. Teplitsky. 2015. Quantitative genetics of the aging of reproductive traits in the Houbara Bustard. *PloS One* 10:e0133140.
- Chapuis, J.-L., E. V. Obolenskaya, B. Pisanu, and A. A. Lissovsky. 2009. Datasheet on Tamias sibiricus. CABI, Wellingford, UK (<http://www.cabi.org/isc/>).
- Charlesworth, B. 1994. Evolution in age-structured populations (Vol. 2). Cambridge: Cambridge University Press.
- Charlesworth, B., and K. A. Hughes. 1996. Age-specific inbreeding depression and components of genetic variance in relation to the evolution of senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:6140–6145.
- Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Clutton-Brock, T., and B. C. Sheldon. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 25:562–573.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29:103–137.
- Cooch, E. G., and G. C. White. 2014. Program MARK - A Gentle Introduction, 13th edition.
- Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528–1531.
- Creighton, J. C., N. D. Heflin, and M. C. Belk. 2009. Cost of reproduction, resource quality, and terminal investment in a burying beetle. *The American Naturalist* 174:673–684.
- Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125:400–404.
- Dall, S. R. X., A. I. Houston, and J. M. McNamara. 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters* 7:734–739.
- Dammhahn, M. 2012. Are personality differences in a small iteroparous mammal maintained by a life-history trade-off? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279:2645–2651.
- Descamps, S., S. Boutin, D. Berteaux, and J.-M. Gaillard. 2008a. Age-specific variation in survival, reproductive success and offspring quality in red squirrels: evidence of senescence. *Oikos* 117:1406–1416.
- Descamps, S., S. Boutin, D. Berteaux, A. McAdam, and J.-M. Gaillard. 2008b. Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 77:305–314.
- Descamps, S., S. Boutin, A. G. McAdam, D. Berteaux, and J.-M. Gaillard. 2009. Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. *Proceedings of the Royal Society of*

- London B: Biological Sciences 276:1129–1135.
- Desprez, M., R. Pradel, E. Cam, J.-Y. Monnat, and O. Gimenez. 2011. Now you see him, now you don't: experience, not age, is related to reproduction in kittiwakes. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 278:3060–3066.
- Differt, J. 2001. Phénologie des espèces arborées, synthèse bibliographique.
- Dingemanse, N. J., C. Both, P. J. Drent, K. Van Oers, and A. J. Van Noordwijk. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. Animal Behaviour 64:929–938.
- Dingemanse, N. J., C. Both, A. J. van Noordwijk, A. L. Rutten, and P. J. Drent. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 270:741–747.
- Dingemanse, N. J., A. J. N. Kazem, D. Réale, and J. Wright. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. Trends in Ecology & Evolution 25:81–89.
- Dingemanse, N. J., and D. Réale. 2005. Natural selection and animal personality. Behaviour 142:1159–1184.
- Dingle, H., and V. A. Drake. 2007. What is migration? Bioscience 57:113–121.
- Douhard, M., F. Plard, J.-M. Gaillard, G. Capron, D. Delorme, F. Klein, P. Duncan, L. E. Loe, and C. Bonenfant. 2014. Fitness consequences of environmental conditions at different life stages in a long-lived vertebrate. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 281:20140276.
- Doxa, A., A. Robert, A. Crivelli, G. Catsadorakis, T. Naziridis, H. Nikolaou, F. Jiguet, and K. Theodorou. 2012. Shifts in breeding phenology as a response to population size and climatic change: a comparison between short- and long-distance migrant species. The Auk 129:753–762.
- Dray, S., S. Saïd, and F. Débias. 2008. Spatial ordination of vegetation data using a generalization of Wartenberg's multivariate spatial correlation. Journal of Vegetation Science 19:45–56.
- Dudash, M. R., and C. B. Fenster. 1997. Multiyear study of pollen limitation and cost of reproduction in the iteroparous *Silene virginica*. Ecology 78:484–493.
- Efford, M. G., D. L. Borchers, and A. E. Byrom. 2009. Density estimation by spatially explicit capture–recapture: likelihood-based methods. Pages 255–269 Modeling demographic processes in marked populations. Springer U.
- Elkinton, J. S., W. M. Healy, J. P. Buonaccorsi, G. H. Boettner, A. M. Hazzard, H. R. Smith, and A. M. Liebhold. 1996. Interactions among gypsy moths, white-footed mice, and acorns. Ecology 77:2332–2342.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and J. T. Jorgenson. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. The American Naturalist 152:367–379.
- Folstad, I., and A. J. Karter. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. The American Naturalist 139:603–622.
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindstrom, and S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce cohort in a northern variation ungulate. Journal of Animal Ecology 70:721–729.
- Forslund, P., and T. Part. 1995. Age and reproduction in birds - Hypotheses and tests. Trends in Ecology and Evolution 10:374–378.
- Gaillard, J.-M., D. Pontier, D. Allainé, J.-D. Lebreton, J. Trouvilliez, and J. Clobert. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. Oikos 56:59–76.
- Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of

- environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Garratt, M., J.-F. Lemaître, M. Douhard, C. Bonenfant, G. Capron, C. Warnant, F. Klein, R. C. Brooks, and J.-M. Gaillard. 2015. High juvenile mortality is associated with sex-specific adult survival and lifespan in wild roe deer. *Current Biology* 25:759–763.
- Geiser, F., and T. Ruf. 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds : physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology* 68:935–966.
- Gienapp, P., C. Teplitsky, J. S. Alho, J. A. Mills, and J. Merilä. 2008. Climate change and evolution: Disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17:167–178.
- Gimenez, O., and R. Choquet. 2010. Individual heterogeneity in studies on marked animals using numerical integration: capture-recapture mixed models. *Ecology* 91:951–957.
- Gittleman, J. L., and S. D. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist* 28:863–875.
- Gosling, S. D. 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127:45–86.
- Gosling, S. D., and O. P. John. 1999. Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science* 8:69–75.
- Gosling, S. D., P. J. Rentfrow, and W. B. Swann. 2003. A very brief measure of the Big-Five personality domains. *Journal of Research in Personality* 37:504–528.
- Hamel, S., S. D. Cote, J.-M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009a. Individual variation in reproductive costs of reproduction : high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* 78:143–151.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, and S. D. Cote. 2009b. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* 90:1981–1995.
- Hare, J. F., and J. O. Murie. 1992. Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in Columbian ground-squirrels. *Journal of Mammalogy* 73:449–454.
- Harrison, A., M. Scantlebury, and W. I. Montgomery. 2010. Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* 119:1099–1104.
- Hewison, A. J., J.-M. Gaillard, P. Kjellander, C. Toïgo, O. Liberg, and D. Delorme. 2005. Big mothers invest more in daughters-reversed sex allocation in a weakly polygynous mammal. *Ecology Letters* 8:430–437.
- Hollander, F. A., T. Van Overveld, I. Tokka, and E. Matthysen. 2008. Personality and nest defence in the great tit (*Parus major*). *Ethology* 114:405–412.
- Huber, S., E. Millesi, M. Walzl, J. Dittami, and W. Arnold. 1999. Reproductive effort and costs of reproduction in female European ground squirrels. *Oecologia* 121:19–24.
- Humphries, M. M., D. W. Thomas, and D. L. Kramer. 2003. The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology* 76:165–179.
- Huntingford, F. A. 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus Aculeatus*. *Animal Behaviour* 24:245–260.
- Inouye, D. W., B. Barr, K. B. Armitage, and B. D. Inouye. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:1630–1633.
- Jeschke, J. M., and H. Kokko. 2009. The roles of body size and phylogeny in fast and slow life histories. *Evolutionary Ecology* 23:867–878.

- Jo, Y.-S., H. Seomun, and J. T. Baccus. 2014. Habitat and food utilization of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus*, in Korea. *Acta Theriologica* 59:589–594.
- Jones, C. G., R. S. Ostfeld, M. P. Richard, E. M. Schauber, and J. O. Wolff. 1998. Chain reactions linking acorns to gypsy moth outbreaks and Lyme disease risk. *Science* 279:1023–1026.
- Jönsson, K. I. 1997. Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57–66.
- Kawamichi, M. 1989. Nest structure dynamics and seasonal use of nests by Siberian Chipmunks (*Eutamias sibiricus*). *Journal of Mammalogy* 70:44–57.
- Kawamichi, M. 1996. Ecological factors affecting annual variation in commencement of hibernation in wild chipmunks (*Tamias sibiricus*). *Journal of Mammalogy* 77:731–744.
- Kawamichi, M., and T. Kawamichi. 1993a. Factors affecting hibernation commencement and spring emergence in Siberian chipmunks (*Eutamias sibiricus*). Pages 81–89 *Life in the Cold*. C. Carey et al., eds.
- Kawamichi, M., T. Kawamichi, and R. Kishimoto. 1987. Social organization of solitary mammals. Pages 173–188 *Animal societies: theories and facts*. Japan Science Society press, Tokyo.
- Kawamichi, T., and M. Kawamichi. 1993b. Gestation period and litter size of Siberian chipmunk *Eutamias sibiricus lineatus* in Hokkaido, northern Japan. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 18:105–109.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* 9:465–470.
- Kelly, D. et al. 2013. Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters* 16:90–98.
- Kelly, D., and V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427–447.
- Kelly, D., and J. J. Sullivan. 1997. Quantifying the benefits of mast seeding on predator satiation and wind pollination in *Chionochloa pallens* (Poaceae). *Oikos* 78:143–150.
- Kendall, W. L., and J. E. Hines. 1999. Program RDSURVIV: an estimation tool for capture-recapture data collected under Pollock's robust design. *Bird Study* 46:S32–S38.
- Kendall, W. L., J. D. Nichols, and J. E. Hines. 1997. Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:563–578.
- Keqin, Z., C. Yumei, F. Jun, Z. Zhenhua, and Z. Changming. 2008. Population ecology of *Eutamias sibiricus* in secondary broad-leaved forest. *Journal of Northeast Forestry University* 11.
- Kerbiriou, C., I. Le Viol, A. Robert, E. Porcher, F. Gourmelon, and R. Julliard. 2009. Tourism in protected areas can threaten wild populations: from individual response to population viability of the chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *Journal of Applied Ecology* 46:657–665.
- Kiffner, C., M. Stanko, S. Morand, I. S. Khokhlova, G. I. Shenbrot, A. Laudisoit, H. Leirs, H. Hawlena, and B. R. Krasnov. 2013. Sex-biased parasitism is not universal: evidence from rodent-flea associations from three biomes. *Oecologia* 173:1009–1022.
- Koenig, W. D., D. Kelly, V. L. Sork, R. P. Duncan, J. S. Elkinton, M. S. Peltonen, and R. D. Westfall. 2003. Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. *Oikos* 102:581–591.
- Koenig, W. D., and J. M. H. Knops. 1998. Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature* 396:225–226.
- Koenig, W. D., and J. M. H. Knops. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *The American Naturalist* 155:59–69.
- Koenig, W. D., and J. M. H. Knops. 2005. The mystery of masting in trees: some trees reproduce

- synchronously over large areas, with widespread ecological effects, but how and why? *American Scientist* 93:340–347.
- Koenig, W. D., and J. M. H. Knops. 2013. Large-scale spatial synchrony and cross-synchrony in acorn production by two California oaks. *Ecology* 94:83–93.
- Koenig, W. D., and J. M. H. Knops. 2014. Environmental correlates of acorn production by four species of Minnesota oaks. *Population Ecology* 56:63–71.
- Koenig, W. D., J. M. H. Knops, W. J. Carmen, and I. S. Pearse. 2015. What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology* 96:184–192.
- Koenig, W. D., J. M. H. Knops, W. J. Carmen, M. T. Stanback, and R. L. Mumme. 1996. Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. *Canadian Journal of Forest Research* 26:1677–1683.
- Koivula, M., E. Koskela, T. Mappes, and T. A. Oksanen. 2003. Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in bank vole. *Ecology* 84:398–405.
- Koskela, E., T. Mappes, and H. Ylönen. 1999. Experimental manipulation of breeding density and litter size: effects on reproductive success in the bank vole. *Journal of Animal Ecology* 68:513–521.
- Lambin, X., and N. G. Yoccoz. 2001. Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. *Journal of Animal Ecology* 70:191–200.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142:911–927.
- Lane, J. E., S. Boutin, J. R. Speakman, and M. M. Humphries. 2010. Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *Journal of Animal Ecology* 79:27–34.
- Le Coeur, C., M. Thibault, B. Pisanu, S. Thibault, J.-L. Chapuis, and E. Baudry. 2015. Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. *Behavioral Ecology* 26:1285–1291.
- Le Maho, Y. 1983. Metabolic adaptations to long-term fasting in antarctic penguins and domestic geese. *Journal of Thermal biology* 8:91–96.
- Lebl, K., C. Bieber, P. Adamík, J. Fietz, P. Morris, A. Pilastro, and T. Ruf. 2011. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography* 34:683–692.
- Lescroël, A., K. M. Dugger, G. Ballard, and D. G. Ainley. 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 78:798–806.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. No. 2. Princeton University Press.
- Liebold, A., V. Sork, M. Peltonen, W. D. Koenig, O. N. Bjørnstad, R. Westfall, J. Elkinton, and J. M. H. Knops. 2004. Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos* 104:156–164.
- Linden, M., and A. P. Møller. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology & Evolution* 4:367–371.
- Lindström, J. 1999. Early Development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14:343–348.
- Link, W. A., E. G. Cooch, and E. Cam. 2002. Model-based estimation of individual fitness. *Journal of Applied Statistics* 29:207–224.
- Lu, X. 1992. A primary study on the population age and reproduction of *Eutamias sibiricus*. *Acta theriologica sinica* 13:288–295.

- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- Marmet, J. 2008. Traits d'histoire de vie du Tamia de Sibérie *Tamias sibiricus*, espèce exotique naturalisée dans la forêt de Sézanne (Essonne): démographie, biologie de la reproduction, occupation de l'espace et dispersion. Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Marmet, J., B. Pisanu, and J.-L. Chapuis. 2009. Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. European Journal of Wildlife Research 55:497–504.
- Marmet, J., B. Pisanu, J.-L. Chapuis, G. Jacob, and E. Baudry. 2012. Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. Behavioral Ecology and Sociobiology 66:1449–1457.
- Marsot, M. 2011. Modification du risque d'une maladie multi-hôtes suite à l'introduction d'une espèce réservoir : cas de la maladie de Lyme et du tamia de Sibérie en Ile-de-France. Clermont-Ferrand 2.
- Marsot, M., J.-L. Chapuis, P. Gasqui, A. Dozières, S. Masségla, B. Pisanu, E. Ferquel, and G. Vourc'h. 2013. Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) contribute more to Lyme borreliosis risk than native reservoir rodents. PloS one 8:e55377.
- Mauck, R. A., C. E. Huntington, and P. F. Doherty Jr. 2012. Experience versus effort: what explains dynamic heterogeneity with respect to age? Oikos 121:1379–1390.
- Mauck, R. A., C. E. Huntington, and T. C. Grubb. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. Evolution 58:880–885.
- May, R. M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. Science 186:645–647.
- McAdam, A. G., S. Boutin, D. Réale, and D. Berteaux. 2002. Maternal effects and the potential for evolution in a natural population of animals. Evolution 56:846–851.
- McKone, M. J., D. Kelly, and W. G. Lee. 1998. Effect of climate change on mast-seeding species: frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. Global Change Biology 4:591–596.
- McShea, W. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. Ecology 81:228–238.
- Metcalfe, N., and P. Monaghan. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? Trends in Ecology & Evolution 16:254–260.
- Miles, D. B., B. Sinervo, and W. A. Frankino. 2000. Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. Evolution 54:1386–1395.
- Montiglio, P.-O., D. Garant, P. Bergeron, G. Dubuc Messier, and D. Réale. 2014. Pulsed resources and the coupling between life-history strategies and exploration patterns in eastern chipmunks (*Tamias striatus*). Journal of Animal Ecology 83:720–728.
- Moreira, X., L. Abdala-Roberts, Y. B. Linhart, and K. A. Mooney. 2014. Masting promotes individual- and population-level reproduction by increasing pollination efficiency. Ecology 95:801–807.
- Mousseau, T. A., and C. W. Fox. 1998. The adaptive significance of maternal effects. Trends in Ecology & Evolution 13:403–407.
- Nettle, D., and L. Penke. 2010. Personality: bridging the literatures from human psychology and behavioural ecology. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365:4043–4050.
- Neuhaus, P. 2000. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels

- (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:75–83.
- Neuhaus, P. 2003. Parasite removal and its impact on litter size and body condition in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences* 270:S213–S215.
- Nevoux, M., H. Weimerskirch, and C. Barbraud. 2007. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology* 76:159–167.
- Nilsson, J. A., and E. Svensson. 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 263:711–714.
- Nilsson, S. G., and U. Wästljung. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68:260–265.
- Nussey, D. H., L. E. Kruuk, A. Morris, and T. H. Clutton-Brock. 2007a. Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology* 17:R1000–R1001.
- Nussey, D. H., A. J. Wilson, and J. E. Brommer. 2007b. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology* 20:831–844.
- Obeso, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155:321–348.
- Oksanen, T. A., M. Koivula, E. Koskela, and T. Mappes. 2007. The cost of reproduction induced by body size at birth and breeding density. *Evolution* 61:2822–2831.
- Oli, M. K., and F. S. Dobson. 2001. Population cycles in small mammals: the α -hypothesis. *Journal of Mammalogy* 82:573–581.
- ONF. Renecofor (Réseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers). Retrieved from <http://www.onf.fr/renecofor/@@index.html>.
- Ostfeld, R. S., and C. D. Canham. 1995. Density-dependent processes in meadow voles: an experimental approach. *Ecology* 76:521–532.
- Ostfeld, R. S., C. D. Canham, K. Oggendorf, R. J. Winchcombe, and F. Keesing. 2006. Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in lyme-disease risk. *PLoS biology* 4:e145.
- Ostfeld, R. S., and F. Keesing. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 15:232–237.
- Ostfeld, R. S., E. M. Schauber, C. D. Canham, F. Keesing, C. G. Jones, and J. O. Wolff. 2001. Effects of acorn production and mouse abundance on abundance and *Borrelia burgdorferi* infection prevalence of nymphal *Ixodes scapularis* ticks. *Vector Borne and Zoonotic Diseases* 1:55–63.
- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White, and D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:3–135.
- Patterson, L. D., and A. I. Schulte-Hostedde. 2011. Behavioural correlates of parasitism and reproductive success in male eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 81:1129–1137.
- Pearse, I. S., W. D. Koenig, and J. M. H. Knops. 2014. Cues versus proximate drivers: testing the mechanism behind masting behavior. *Oikos* 123:179–184.
- Pelletier, F., T. Clutton-Brock, J. Pemberton, S. Tuljapurkar, and T. Coulson. 2007. The evolutionary demography of ecological change: linking trait variation and population growth. *Science* 315:1571–1574.
- Pérez-Ramos, I. M., C. Aponte, L. V. García, C. M. Padilla-Díaz, and T. Marañón. 2014. Why is seed production so variable among individuals? A ten-year study with oaks reveals the importance of

- soil environment. PLoS One 9:e115371.
- Pérez-Ramos, I. M., J. M. Ourcival, J. M. Limousin, and S. Rambal. 2010. Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology* 91:3057–3068.
- Perkins, S. E., I. M. Cattadori, V. Tagliapietra, A. P. Rizzoli, and P. J. Hudson. 2003. Empirical evidence for key hosts in persistence of a tick-borne disease. *International Journal for Parasitology* 33:909–917.
- Péron, G., P. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J.-D. Lebreton, and O. Gimenez. 2010. Capture – recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119:524–532.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-Selection. *The American Naturalist* 104:592–597.
- Pigliucci, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20:481–486.
- Pilastro, A., G. Tavecchia, and G. Marin. 2003. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology* 84:1784–1792.
- Pisanu, B., J. Marmet, J.-C. Beaucournu, and J.-L. Chapuis. 2008. Diversité du cortège en Siphonaptères chez le tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus* Laxmann) introduit en Forêt de Sénart (Ile-de-France). *Parasite* 15:35–43.
- Pisanu, B., M. Marsot, J. Marmet, J.-L. Chapuis, D. Réale, and G. Vourc'h. 2010. Introduced Siberian chipmunks are more heavily infested by ixodid ticks than are native bank voles in a suburban forest in France. *International Journal for Parasitology* 40:1277–1283.
- Pisanu, B., E. V. Obolenskaya, E. Baudry, A. A. Lissovsky, and J.-L. Chapuis. 2013. Narrow phylogeographic origin of five introduced populations of the Siberian chipmunk *Tamias* (*Eutamias*) *sibiricus* (Laxmann, 1769) (Rodentia: Sciuridae) established in France. *Biological Invasions* 15:1201–1207.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *The Journal of Wildlife Management* 46:752–757.
- Promislow, D. E. L., and P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220:417–437.
- Réale, D., B. Y. Gallant, M. Leblanc, and M. Festa-Bianchet. 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* 60:589–597.
- Réale, D., J. Martin, D. W. Coltman, J. Poissant, and M. Festa-bianchet. 2009. Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *Journal of evolutionary biology* 22:1599–607.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall, and N. J. Dingemanse. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291–318.
- Reed, T. E., L. E. Kruuk, S. Wanless, M. Frederiksen, E. J. Cunningham, and M. P. Harris. 2008. Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist* 171:E89–E101.
- Rehmeier, R. L., G. A. Kaufman, and D. W. Kaufman. 2006. An automatic activity-monitoring system for small mammals under natural conditions. *Journal of Mammalogy* 87:628–634.
- Rexstad, E., and K. P. Burnham. 1992. User's guide for interactive program CAPTURE. Color. Cooperative Fish and Wildlife Research Unit.
- Reznick, D., L. Nunney, and A. Tessier. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution* 15:421–425.
- Robert, A., S. Chantepie, S. Pavard, F. Sarrazin, and C. Téplitsky. 2015. Actuarial senescence can

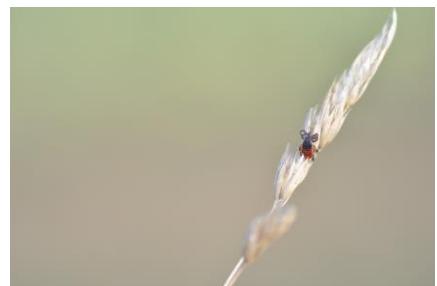
- increase the risk of extinction of mammal populations. *Ecological Applications* 25:116–124.
- Rödel, H. G., A. Bora, P. Kaetzke, M. Khaschei, H. Hutzelmeyer, and D. Von Holst. 2004. Over-winter survival in subadult European rabbits: Weather effects, density dependence, and the impact of individual characteristics. *Oecologia* 140:566–576.
- Roff, D. A. 1992. Evolution of life histories: theory and analysis. Springer Science & Business Media.
- Rose, M. R., T. Flatt, J. L. Graves, L. F. Greer, D. E. Martinez, M. Matos, L. D. Mueller, R. J. Shmookler Reis, and P. Shahrestani. 2012. What is aging? *Frontiers in Genetics* 3:2011–2013.
- Sanz-Aguilar, A., G. Tavecchia, R. Pradel, E. Minguez, and D. Oro. 2008. The cost of reproduction and experience-dependent vital rates in a small petrel. *Ecology* 89:3195–3203.
- Schauber, E., D. Kelly, P. Turchin, C. Simon, W. G. Lee, R. B. Allen, I. J. Payton, P. R. Wilson, P. E. Cowan, and R. E. Brockie. 2002. Masting by eighteen New Zealand plant species: the role of temperature as a synchronizing cue. *Ecology* 83:1214–1225.
- Schauber, E. M., R. S. Ostfeld, and A. S. Evans Jr. 2005. What is the best predictor of annual Lyme disease incidence: weather, mice, or acorns? *Ecological Applications* 15:575–586.
- Schnurr, J. L., R. S. Ostfeld, and C. D. Canham. 2002. Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival. *Oikos* 96:402–410.
- Senapathi, D., M. A. Nicoll, C. Teplitsky, C. G. Jones, and K. Norris. 2011. Climate change and the risks associated with delayed breeding in a tropical wild bird population. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 278:3184–3190.
- Sevrin, E. 1997. Les chênes sessile et pédonculé. Forêt privée française.
- Shaw, D. J., B. T. Grenfell, and A. P. Dobson. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology* 117:597–610.
- Sih, A., A. Bell, and J. C. Johnson. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19:372–378.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14:235–250.
- Skorping, A., and K. H. Jensen. 2004. Disease dynamics: all caused by males? *Trends in Ecology & Evolution* 19:219–220.
- Smith, B. R., and D. T. Blumstein. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19:448–455.
- Sork, V. L., J. Bramble, and O. Sexton. 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 74:528–541.
- Speakman, J. R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 363:375–398.
- Stanley, T. R., and K. P. Burnham. 1999. A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics* 6:197–209.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51:3–47.
- Stearns, S. C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in the mammals. *Oikos* 41:173–187.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press.
- Stearns, S. C., and J. C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40:893–913.
- Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K. S. Chan, and M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Stevenson, I. R., and D. M. Bryant. 2000. Avian phenology: climate change and constraints on

- breeding. *Nature* 406:366–367.
- Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, J. C. Pilkington, F. M. D. Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2005. Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 74:201–213.
- Timmerman, A., J. Oberhuber, A. Bacher, M. Esch, M. Latif, and E. Roeckner. 1999. Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398:694–697.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, D. Gauthier, I. Girard, J.-P. Martinot, and J. Michallet. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience* 9:427–433.
- Török, J., G. Hegyi, L. Tóth, and R. Könczey. 2004. Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141:432–443.
- Tuljapurkar, S., U. K. Steiner, and S. H. Orzack. 2009. Dynamic heterogeneity in life histories. *Ecology Letters* 12:93–106.
- Tully, T., and R. Ferrière. 2008. Reproductive flexibility: genetic variation, genetic costs and long-term evolution in a collembola. *PLoS One* 3:e3207.
- Turbill, C., C. Bieber, and T. Ruf. 2011. Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 278:3355–3363.
- Turbill, C., S. Smith, C. Deimel, and T. Ruf. 2012. Daily torpor is associated with telomere length change over winter in Djungarian hamsters. *Biology Letters* 8:304–307.
- Turchin, P. 2003. Complex population dynamics : a theoretical / empirical synthesis. Princeton University Press.
- van de Pol, M., and S. Verhulst. 2006. Age-dependent traits: a new statistical model to separate within-and between-individual effects. *The American Naturalist* 167:766–773.
- van Noordwijk, A. J., and G. de Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist* 128:137–142.
- Vaupel, J. W., K. G. Manton, and E. Stallard. 1979. The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography* 16:439–454.
- Venables, W. N., and B. D. Ripley. 2002. MASS: modern applied statistics with S, 4th edition. Springer Science & Business Media.
- Vidal, J. P., E. Martin, L. Franchistéguy, M. Baillon, and J. M. Soubeyroux. 2010. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology* 30:1627–1644.
- Vourc'h, G., J. Marmet, M. Chassagne, S. Bord, and J.-L. Chapuis. 2007. *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in suburban forests in France. *Vector borne and Zoonotic Diseases* 7:637–642.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. Beebee, J.-M. Fromentin, O. HoeghGuldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Wauters, L. A., and L. Lens. 1995. Effects of food availability and density on red squirrel (*Sciurus vulgaris*) reproduction. *Ecology* 76:2460–2469.
- Weladji, R. B., A. Loison, J.-M. Gaillard, O. Holland, A. Mysterud, N. G. Yoccoz, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2008. Heterogeneity in individual quality override costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia* 156:237–247.
- Wilkinson, G. S., and J. M. South. 2002. Life history, ecology and longevity in bats. *Aging cell* 1:124–131.

- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100:687–690.
- Wilson, D. S., A. B. Clark, K. Coleman, and T. Dearstyne. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution* 9:442–446.
- Wilson, K., O. N. Bjørnstad, A. P. Dobson, S. Merler, G. Poglayen, S. E. Randolph, A. F. Read, and A. Skorping. 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. Pages 6–44 in *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford: Oxford University Press.
- Wolf, M., G. S. van Doorn, O. Leimar, and F. J. Weissing. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447:581–584.
- Wolf, M., and F. J. Weissing. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 27:452–461.
- Woolhouse, M. E. J. et al. 1997. Heterogeneities in the transmission of infectious agents: implications for the design of control programs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:338–342.
- Yoccoz, N. G., K. E. Erikstad, J. O. Bustnes, S. A. Hanssen, and T. Tveraa. 2002. Costs of reproduction in common eiders (*Somateria mollissima*): an assessment of relationships between reproductive effort and future survival and reproduction based on observational and experimental studies. *Journal of Applied Statistics* 29:57–64.
- Zera, A. J., and L. G. Harshman. 2001. The physiology of life-history trade-offs in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:95–126.



SOUVENIRS DE TERRAIN...





Stratégies d'histoire de vie chez un Sciuridé introduit en France, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*)

Ce projet de doctorat a pour objectif principal d'étudier les stratégies d'histoire de vie au sein d'une population de Sciuridés hibernants à durée de vie courte, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*). Cette population introduite en Forêt de Sénart (Essonne, France) se caractérise par deux évènements de reproduction annuels, l'un au début du printemps, le second au début de l'été, et par une période d'hibernation. En s'appuyant sur un suivi individuel et mensuel effectué par capture-marquage-recapture depuis 2004, nous avons souhaité déterminer les patrons de variation et de covariation intra-annuels de traits liés aux composantes de la fitness, en fonction de la disponibilité en ressources alimentaires. Plus particulièrement, nous nous sommes intéressés à (i) caractériser les patrons saisonniers de variation des taux de survie ; (ii) spécifier les patrons de covariation intra-annuels entre l'investissement reproducteur des femelles aux deux évènements de reproduction et leur survie à court terme en fonction de la disponibilité des ressources ; (iii) comprendre l'influence de la variabilité temporelle des ressources sur la relation entre traits de tempérament et succès reproducteur annuel ; (iv) caractériser la fluctuation des ressources, à travers la variabilité inter annuelle des productions de fruits des chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) et (v) décrire les patrons saisonniers de la variation des charges en tiques (Ixodidae) au sein de la population de tamias en fonction de caractéristiques intrinsèques des individus. Ce travail de thèse souligne le rôle important de l'hibernation sur les taux de survie et la stratégie reproductrice et met à jour la complexité des variations et covariations démographiques, en particulier (1) l'existence de nombreuses sources d'hétérogénéité démographique et comportementale, (2) l'existence d'un coût différé sur la survie associé à l'investissement reproducteur et (3) le rôle de la dynamique interannuelle des ressources alimentaires sur les patrons intra-annuels de survie et de reproduction.

Mots-clés : capture-marquage-recapture, chênes pédonculé et sessile, coût de la reproduction, ectoparasitisme (Ixodidae), hibernation, investissement reproducteur, lactation, *masting*, personnalité, ressources trophiques, tamia de Sibérie, traits d'histoire de vie, succès reproducteur annuel, survie, saisonnalité

Life history strategies in a population of Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in France

This thesis aimed at studying the life history strategies in an introduced population of a short-lived hibernating Sciurid, the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*). This population introduced to the Forest of Sénart (Essonne, France) is characterized by two reproductive seasons, in early spring and in early summer and a hibernation period. Based on an individual-based monthly capture-mark-recapture monitoring since 2004, we investigated the variation and covariation of life history traits according to resource availability. Specifically, we were interested in (i) characterizing seasonal patterns of variation in survival; (ii) specifying the intra-annual covariation between female reproductive investment at both breeding seasons and their survival depending on resource availability; (iii) understanding the influence of the temporal variation of resources on the relationship between a personality trait and the annual reproductive success; (iv) characterizing the fluctuation in resources, through the inter-annual variability of acorn productions (*Quercus petraea* and *Q. robur*) and (v) describing the seasonal variation in infestation by ticks (Ixodidae) according to the intrinsic characteristics of chipmunk hosts. This thesis highlights the prominent role of hibernation on the reproductive strategy and survival patterns and reveals complex demographic variation and covariation patterns. In particular, we discuss (1) the occurrence of numerous sources of demographic and behavioral heterogeneity, (2) the occurrence of a delayed reproduction cost on survival (3) the role of inter-annual resource dynamics on intra-annual survival and reproduction patterns.

Keywords: capture-mark-recapture, pedunculate and sessile oaks, cost of reproduction, ectoparasitism (Ixodidae), hibernation, reproductive investment, lactation, *masting*, personality, trophic resources, Siberian chipmunk, life history traits, annual reproductive success, survival, seasonality