THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Biologie des populations et écologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche : Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier

Évolution de la saisonnalité reproductive : une investigation multi-échelle chez les mammifères

Présentée par Lugdiwine BURTSCHELL

Le 18 décembre 2023

Sous la direction de Élise HUCHARD et Bernard GODELLE

Devant le jury composé de

Anne LOISON, Directrice de Recherche CNRS, LECA, Grenoble	Rapporteuse
Pierre-Yves HENRY, Professeur, MNHN, Paris	Examinateur
Céline TEPLITSKY, Directrice de Recherche CNRS, CEFE, Montpellier	Présidente du jury
Guillaume PÉRON, Chargé de Recherche CNRS, LBBE, Lyon	Examinateur
Élise HUCHARD, Directrice de Recherche CNRS, ISEM, Montpellier	Directrice de thèse
Bernard GODELLE, Professeur, UM, Montpellier	Directeur de thèse
Nigel Gilles YOCCOZ, Professor, UiT, Tromsø, Norvège	Rapporteur non membre du jury

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Science is not, despite how it is often portrayed, about absolute truths. It is about developing an understanding of the world, making predictions, and then testing these predictions.

Brian Schmidt

RÉSUMÉ

La saisonnalité reproductive est une adaptation majeure aux cycles saisonniers qui consiste à regrouper temporellement les évènements reproductifs, en vue de synchroniser les coûts énergétiques associés avec la saison la plus productive de l'année. Cette stratégie est largement répandue, notamment chez les mammifères où les coûts de reproduction sont particulièrement élevés pour les femelles, et varie fortement entre espèces, allant d'une saisonnalité accrue pour certaines à une absence totale de saisonnalité pour d'autres. Pourtant, nous sommes encore incapables de prédire les variations de saisonnalité reproductive entre espèces sur la seule base de la saisonnalité de leur environnement. Cette situation est le reflet d'une prise en compte insuffisante d'autres déterminants potentiels de la saisonnalité reproductive, comme l'histoire de vie ou la socialité, et plus généralement de l'absence d'un cadre théorique global pour expliquer la diversité de stratégies observées. Dans cette thèse, je propose un cadre théorique complet et nouveau, décliné en 11 hypothèses portant sur les déterminants écologiques, d'histoire de vie et sociaux de la saisonnalité reproductive, que je mets ensuite à l'épreuve à travers trois approches méthodologiques complémentaires : (i) une étude populationnelle, (ii) une étude théorique de modélisation et (iii) une analyse comparative. Neuf de ces onze hypothèses ont été soutenues par nos analyses, même si certains résultats sont spécifiques à un taxon. En particulier, nous montrons que l'intensité de la saisonnalité reproductive diminue lorsque les espèces vivent dans des environnements moins saisonniers (1), plus productifs (2) et plus imprévisibles (3), étalent leur effort reproductif dans le temps (4), pallient les disettes saisonnières par des innovations en matière de recherche de nourriture (tampon cognitif) (5) ou par une stratégie alimentaire plus diversifiée (tampon écologique) (6), présentent une mortalité juvénile élevée par rapport à celle des adultes (7) et subissent une compétition reproductive importante entre femelles (8) avec des variations dues au rang (9). Ces résultats viennent montrer la pertinence de ce cadre théorique nouveau qui enrichit notre compréhension de la complexité des déterminants de la saisonnalité reproductive des mammifères, améliorant ainsi notre potentiel prédictif quant à leur résilience au changement climatique. Ils apportent également un éclairage inédit sur l'émergence et le maintien de la reproduction non saisonnière chez les espèces à histoire de vie lente, avec des implications en écologie, en histoire de vie, en écologie comportementale et en anthropologie.

ABSTRACT

Reproductive seasonality is a major adaptation to seasonal cycles that consists in a clustering of reproductive events in order to synchronize the associated energetic costs with the most productive season of the year. This strategy is widespread, especially in mammals where females face high breeding costs, and it varies widely across species, from strongly seasonal to non-seasonal. Yet we are still unable to predict variations in reproductive seasonality between species solely on the basis of the seasonality of their environment. This situation reflects an insufficient attention given to other potential determinants of reproductive seasonality, such as life history or sociality, and more generally the absence of a global theoretical framework to explain the diversity of strategies observed. In this study, I propose such a theoretical framework, defined by eleven hypotheses, on the ecological, life history and social determinants of reproductive seasonality, that I further test through three complementary methodological approaches: (i) a populational study, (ii) a theoretical modelling study and (iii) a comparative analysis. We found support for nine of these eleven hypotheses, even though some of these findings may be taxon-specific. In particular, we show that the intensity of reproductive seasonality declines as species live in less seasonal (1), more productive (2) and more unpredictable environments (3), spread their reproductive effort in time (4), buffer annual food shortage through foraging innovations (cognitive buffer) (5) or a broader dietary range (ecological buffer) (6), suffer from high infant mortality relatively to adults (7) and experience acute reproductive competition among females (8), with rank-related variations (9). These results show the relevance of this new theoretical framework that offer a comprehensive synthesis to understand the complexity of the determinants of reproductive seasonality in mammals, thereby improving our predictive potential with regard to their resilience to climate change. They also shed new light on the emergence and maintenance of non-seasonal breeding in slow-living species, with implications in ecology, life-history, behavioural ecology and anthropology.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS 7

INTRODUCTION GÉNÉRALE 12

1. Qu'est-ce que la saisonnalité reproductive et pourquoi s'y intéresser ? 12
2. Que sait-on de la saisonnalité reproductive ? 19
3. Quels déterminants possibles de la saisonnalité reproductive ? 23
4. Quelles méthodes pour étudier l'évolution de la saisonnalité reproductive ? 32

CHAPITRE 1 : APPROCHE POPULATIONNELLE 37

Introduction 39

Methods 42

Results 51

Discussion 54

References 60

Supplementary material 75

CHAPITRE 2 : APPROCHE THÉORIQUE DE MODÉLISATION 96

Introduction 98

Methods 102

Results 111

Discussion 115

References 122

Supplementary material 128

CHAPITRE 3 : APPROCHE COMPARATIVE 152

Introduction 154

Methods 159

Results 166

Discussion 174

References 181

Supplementary material 186

DISCUSSION GÉNÉRALE 232

1. Quels effets de l'écologie sur la saisonnalité reproductive ? 233

2. Quels effets de l'histoire de vie sur la saisonnalité reproductive ? 242

3. Quels effets de la socialité sur la saisonnalité reproductive ? 247

4. Perspectives sur le cadre théorique 251

CONCLUSION GÉNÉRALE 259

RÉFÉRENCES 260

ANNEXE 1 : Modèle sanglier 273

ANNEXE 2 : Vulgarisation scientifique 313

1. Article de vulgarisation scientifique 313

2. Séminaire OFB de mobilisation des scolaires 315

ANNEXE 3 : Citations non retenues 316

REMERCIEMENTS

Une thèse est un travail solitaire par définition : c'est ce qui le rend si difficile mais aussi si gratifiant. Pourtant, ce travail est impossible à réaliser entièrement seul et, étant venu le temps d'écrire ces remerciements, vous êtes nombreux à vous bousculer dans mes pensées. Il y a ceux, bien sûr, qui ont directement contribué à ce travail, mais également ceux qui, par leur simple présence à mes côtés, m'ont donné la force d'en venir à bout. Après plus de quatre ans de thèse (presque six ans depuis mon premier jour de stage), ce travail représente une vraie tranche de ma vie : merci à tous de m'avoir accompagnée dans cette aventure.

Elise, Bernard, ces premiers mots vous sont évidemment destinés. Merci pour votre soutien continu et sans faille, pour votre écoute, pour votre confiance, pour votre intelligence. Merci d'avoir toujours été là quand j'en avais besoin, tout en me laissant mon indépendance : c'était les conditions de travail idéales pour moi. Notre aventure commune a commencé en décembre 2017, lorsque j'ai contacté Elise pour un stage après avoir assisté à un de ses cours. Un an après, le corps des IPEF m'offrait la possibilité de faire une thèse, dans le labo de mon choix, sur le sujet de mon choix, avec les encadrants de mon choix (sous réserve d'arriver à convaincre la commission doctorale), et c'est tout naturellement (mais tout de même après une courte réflexion) que je suis revenue vers vous. Avant même mon intérêt pour le sujet, mon besoin d'aller au bout des choses ou mon envie de retourner dans le sud, c'est d'abord vous et votre encadrement que j'ai choisis. Je crois que quand tout va bien, on a tendance à prendre les choses pour acquises, mais je sais que les encadrements de thèse ne se passent pas toujours aussi bien, alors encore une fois : merci !

Bernard, merci pour ta sagesse infinie et ton érudition qui m'ont permis d'apprendre tant de choses, et merci pour ta curiosité envers toutes les choses que tu ne connais pas encore : aucune question (scientifique ou non) ne te fait peur ! Merci également pour ton humour et ta générosité, merci d'avoir toujours eu du temps pour moi malgré toutes tes obligations, et merci de m'avoir toujours apporté de la clarté, quand je me tournais vers toi avec un problème.

Elise, merci pour ton esprit scientifique hors du commun, merci d'avoir pensé ce sujet de recherche, merci pour tes explications toujours pertinentes, merci pour tout le travail que tu as fourni sur ce manuscrit (et tous les manuscrits qui le composent), merci de n'avoir jamais été avare en temps, malgré quatre doctorants simultanés, mais merci avant tout d'avoir été plus

qu'une directrice de thèse pour moi. Merci pour nos nombreux échanges sur tant de sujets, merci de m'avoir guidée aussi bien professionnellement que personnellement : tu es un exemple pour moi à bien des niveaux.

Merci également à mes quatre co-doctorants : Jules, Axelle, Nikos et Berta : merci pour les bons moments passés ensemble, pour les pauses thé, pour les soirées à la coloc, pour les verres au drapeau rouge. J'aurais aimé pouvoir en passer plus avec vous, mais, ce n'est pas à vous que je vais l'apprendre, il y a toujours des compromis dans l'allocation des ressources (notamment temporelles) et un chien, un conjoint et une rénovation de maison ont consommé la majorité de mon budget-temps… Mention spéciale à Jules, qui en plus d'avoir été un excellent co-doctorant (notre guide à tous), a été (et est toujours) un co-auteur très précieux ! C'était un plaisir de partager ce sujet avec toi.

Merci à tous les membres de l'équipe d'Anthropologie évolutive (ex « Biologie évolutive humaine ») dont j'ai croisé la route et en particulier à Marie, Claire, Charlotte, Mel, Valérie, Alex, Clément, Michel (dans l'ordre des bureaux si je ne me trompe pas). Merci pour tous les repas, les journal-clubs, les conversations scientifiques, les conversations non-scientifiques : merci pour l'excellente vie d'équipe qui a fait que c'était toujours un plaisir pour moi de venir au labo. J'en profite également pour remercier ici mes nouveaux collègues du Ministère pour leur accueil et leurs encouragements à chacun de mes départs en « congés de thèse ».

Merci à mes stagiaires, Clothilde, Marie, Suzie, Fantine, Amandine et Julien de m'avoir donné la possibilité de devenir moi-même une encadrante, et pour tout le travail accompli au service de cette thèse ! Mention spéciale à Clothilde, que j'ai encadrée pendant 6 mois : merci pour ton engagement, ton travail a été décisif dans le développement des hypothèses de cette thèse.

Many thanks to you too Dieter, for your invaluable help on this comparative analysis: thanks for your pedagogy, for your explanations and your answers, and thanks for reviewing my (too long) code and my work.

Merci aux membres de mon comité de thèse, Simon, Pierre-Yves, PierreO, Ophélie Ronce, Charles Favier et Sonia Kéfi pour leurs conseils. Mention spéciale à Simon et Pierre-Yves, fidèles au poste depuis la première année jusqu'à la dernière. Merci également à mes rapporteurs et à mes examinateurs, Gilles Yoccoz, Anne Loison, Céline Teplitsky, Pierre-Yves Henry et Guillaume

Péron d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Merci enfin au corps des IPEF, pour les conditions particulièrement favorables dans lesquelles j'ai pu réaliser cette thèse.

Avec une contribution à ce travail un peu moins directe, mais peut être la plus importante, puisque vous êtes les « auteurs de l'auteur », merci Maman, merci Papa. Merci d'avoir créé le terrain fertile pour que je puisse grandir et m'épanouir, merci pour votre soutien, votre écoute, vos conseils. Merci également à Maman pour sa relecture, la dernière je l'espère d'une longue série de relectures pendant ma scolarité. Je suis très heureuse que cette thèse me permette de vous ressembler un peu plus, Docteure Cantillon et Professeur Burtschell, et le fait de m'être moi-même confrontée à l'exercice renforce d'autant plus mon admiration pour vous.

Merci aussi au reste de ma famille. Mes frères, Romaric et Hugues, mes grands-parents, Mamie Odile et Papy Bernard, mon filleul Léo, mes cousines et cousins, leurs merveilleux enfants, mes oncles et tantes : merci à tous pour les (trop rares) moments passés en famille. Et une tendre pensée pour ceux qui ne sont plus là et que je n'oublie pas.

Merci également à ma ou plutôt mes belles-familles, car il y a beaucoup de monde sous cette étiquette : conjoint.e.s de parents, parents de conjoint, enfants de conjoint.e.s de parents, enfants d'enfants de conjoint.e.s de parents, conjointes de frères, sœurs de conjoint, conjoint.e.s de sœurs de conjoint, enfant de sœur de conjoint,… Derrière cette apparente complexité réside une richesse humaine inestimable : merci à tous de faire partie de ma vie. Mention spéciale à Sandra, Jacques et Flavy : merci de prendre tant soin et depuis tant de temps de trois personnes parmi celles que j'aime le plus au monde. Mention spéciale également à Anne, Didier, Aurélie et Solène : merci de m'avoir accueillie parmi vous il y a plus de 11 ans maintenant, depuis rejoints par Marie, Fabrice, et tout récemment par Louis. Merci pour les repas, les sorties, les voyages, et pour tous les moments partagés.

Merci évidemment à tous mes amis et amies, ceux de toujours, ceux de longtemps, ceux de moins longtemps : Lola, Maëva, Maxime, Maude, Philippe, Dimitri, Agnès, Osmin, Charles, Marie, Hadrien, Romain, Karl, Emile, Mehdi, Cédric, Florian, Manu, Maxime, les copains du rugby, tous leurs merveilleux enfants, et tous ceux que je ne cite pas. Une chose vous réunit tous : j'aurais aimé avoir plus de temps à vous consacrer pendant cette thèse ! Merci à tous pour votre soutien et vos encouragements, pour votre amitié et les bons moments passés ensemble, ces oasis de joie au milieu de périodes de travail parfois longues et difficiles. Mention spéciale à mon copain

de galère, Dimitri : merci pour les semaines de thèse, pour les GIFs, pour les Pomodoro at Hogwarts, pour les jeux de société, pour les cocktails, pour les repas et pour les films (sauf un).

Merci à Mistrale pour son amour inconditionnel, pour faire de chaque retrouvaille une fête, pour être toujours de bonne humeur et tout simplement pour être la meilleure remonteuse de moral de la terre !

Enfin, ces derniers mots sont pour toi, Arnaud. Merci d'avoir été, particulièrement en cette fin de thèse, mon relecteur, ma petite main, mon trouveur de mot, mon *sparring partner* de réflexion, mon motivateur, mon réconforteur, mon cuisinier, mon homme de ménage, mon promeneur de chien, mon partenaire de jeux de société, mon barman, mon fournisseur officiel de fun... Mais bien au-delà de cette thèse, merci pour ces onze dernières années, et merci d'avance pour toutes les suivantes. Merci de me donner constamment l'envie de m'améliorer, tout en me faisant toujours sentir que je n'ai rien besoin de changer. Merci de te nourrir de mes succès comme je me nourris des tiens et merci d'être aussi fier de moi que je le suis de toi.

PS : Parce que je côtoie également des gens extrêmement brillants en dehors du labo, et pour favoriser l'interdisciplinarité, voici quelques travaux des non-ISEMiens cités dans ces remerciements (désolée si j'en ai oublié) :

Burtschell, Yves; Tchuen, Ghislain; Zeitoun, David E. (2010) H2 injection and combustion in a Mach 5 air inlet through a Viscous Mach Interaction. In: European Journal of Mechanics - B/Fluids, vol. 29, n° 5, p. 351–356. DOI: 10.1016/j.euromechflu.2010.03.007.

Cantillon, Marielle (1990) Influence de gradients thermiques dans un mélange de jets turbulents. Aix-Marseille 1. En ligne : https://www.theses.fr/1990AIX11320.

Cherabier, Philippe; Ferrière, Régis (2022) Eco-evolutionary responses of the microbial loop to surface ocean warming and consequences for primary production. In: The ISME Journal, vol. 16, n° 4, p. 1130–1139. DOI: 10.1038/s41396-021-01166-8.

Courtiol, Pierre; **Maussion, Charles**; Moarii, Matahi; Pronier, Elodie; Pilcer, Samuel; Sefta, Meriem et al. (2019) Deep learning-based classification of mesothelioma improves prediction of patient outcome. In: Nature Medicine, vol. 25, n° 10, p. 1519–1525. DOI: 10.1038/s41591-019-0583-3.

Degrandi, **Marie** (2017) Du délire au rétablissement : regards croisés neurocognitif, phénoménologique et expérientiel sur la schizophrénie. En ligne : https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01827841.

Gasser, T.; **Kechiar, Mehdi**.; Ciais, P.; Burke, E. J.; Kleinen, T.; Zhu, D. et al. (2018) Path-dependent reductions in CO2 emission budgets caused by permafrost carbon release. In: Nature Geoscience, vol. 11, n° 11, p. 830–835. DOI: 10.1038/s41561-018-0227-0.

Hajjar, Karl; Chizat, Lenaic (2022) On the symmetries in the dynamics of wide two-layer neural networks. En ligne : http://arxiv.org/pdf/2211.08771v4.

Keriven Serpollet, Dimitri; Hartnagel, David; James, Yannick; Buffat, Stéphane; Vayatis, Nicolas; Bargiotas, Ioannis; Vidal, Pierre-Paul (2023) Tilt perception is different in the pitch and roll planes in human. In: Physiological Reports, vol. 11, n° 3, e15374. DOI: 10.14814/phy2.15374.

Lacombe, Osmin; Mukohyama, Shinji (2022) Self-tuning of the cosmological constant in brane-worlds with P(X,φ). In: Journal of Cosmology and Astroparticle Physics, vol. 2022, n° 10, p. 14. DOI: 10.1088/1475-7516/2022/10/014.

Landemard, Agnès; Bimbard, Célian; Demené, Charlie; Shamma, Shihab; Norman-Haignere, Sam; Boubenec, Yves (2021) Distinct higher-order representations of natural sounds in human and ferret auditory cortex. In: eLife, vol. 10. DOI: 10.7554/eLife.65566.

Le Pillouer-Prost, Anne; Cartier, Hugues (2016) Photodynamic Photorejuvenation: A Review. In: Dermatologic surgery : official publication for American Society for Dermatologic Surgery [et al.], vol. 42, n° 1, p. 21–30. DOI: 10.1097/DSS.0000000000000528.

Nazarkov, I. S.; Kalegaev, V. V.; Vlasova, N. A.; Beresneva, E. A.; Bobrovnikov, S. Yu.; **Prost, Arnaud**. (2018) Dynamics of the Magnetospheric Magnetic Field during Strong Magnetic Storms in 2015 According to Measurements on Board Van Allen Probes and Modeling Results. In: Cosmic Research, vol. 56, n° 6, p. 442–452. DOI: 10.1134/S0010952518060072.

Prost, Didier (1991) Contribution à l'étude des prothèses tricompartimentales à glissement de genou : à propos de 60 cas. Aix-Marseille 2. En ligne : https://www.theses.fr/1991AIX20709.

Prost, Solène; Pesenti, Sébastien; Fuentes, Stéphane; Tropiano, Patrick; Blondel, Benjamin (2021) Treatment of osteoporotic vertebral fractures. In: Orthopaedics & Traumatology: Surgery & Research, vol. 107, n° 1S, p. 102779. DOI: 10.1016/j.otsr.2020.102779.

Roseren, Flavy; Pithioux, Martine; Robert, Stéphane; Balasse, Laure; Guillet, Benjamin; Lamy, Edouard; Roffino, Sandrine (2021) Systemic Administration of G-CSF Accelerates Bone Regeneration and Modulates Mobilization of Progenitor Cells in a Rat Model of Distraction Osteogenesis. In: International journal of molecular sciences, vol. 22, n° 7. DOI: 10.3390/ijms22073505.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Qu'est-ce que la saisonnalité reproductive et pourquoi s'y intéresser ?

Définition et exemples

La saisonnalité de la reproduction est définie comme le regroupement temporel des évènements de reproduction (les naissances, le plus souvent) d'individus d'une même espèce et d'une même population à une période spécifique de l'année (Lindburg, 1987). Elle peut être caractérisée en intensité, par la taille du pic des naissances (plus la période des naissances est courte, plus la saisonnalité est intense), et en temporalité, par la date moyenne des naissances.

L'intensité de la saisonnalité de la reproduction présente une importante diversité au sein du règne animal, et plus particulièrement des mammifères (Figure 1). Par exemple, tandis que les chimpanzés de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii*, Gombe, Tanzanie) se reproduisent toute l'année de manière relativement uniforme (Campos *et al.*, 2017), chez les mandrills (*Mandrillus sphinx*, Lekedi, Gabon), 50% des naissances sont concentrées en deux mois, avec très peu de naissances pendant la moitié de l'année. La saisonnalité de la reproduction ne se réduit cependant pas à un concept binaire (saisonnier *ou* non-saisonnier) mais représente un véritable continuum. Les gnous noirs (*Connochaetes gnou,* Lombard, Afrique du Sud), ont par exemple une saisonnalité des naissances encore plus intense que les mandrills : ils ne se reproduisent que pendant huit mois de l'année avec 90% des naissances concentrées en deux mois (Skinner *et al.*, 1974). Il existe aussi des espèces qui se reproduisent toute l'année mais qui présentent tout de même des variations importantes dans les fréquences mensuelles des naissances. C'est le cas des zèbres de Burchell (*Equus burchelli*, Serengeti, Tanzanie), dont les naissances sont plus fréquentes en décembre et janvier que pendant le reste de l'année (Sinclair *et al.*, 2000). Enfin, ces variations observées entre espèces sont aussi parfois visibles au sein de populations d'une même espèce. C'est le cas par exemple de la capucette (*Menidia menidia*), un poisson que l'on rencontre dans les eaux saumâtres de l'Atlantique ouest, et dont les périodes de reproduction durent entre un et quatre mois selon les populations (Conover, 1992).



Figure 1 : Illustration schématique du continuum de la saisonnalité de la reproduction. *Quatre espèces de saisonnalité reproductive croissante sont présentées : les chimpanzés orientaux (©Friedrich Böhringer), les zèbres de Burchell (©Charles James Sharp), les mandrills (©Berta Roura-Torres) et les gnous noirs (©Derek Keats).*

Une adaptation aux cycles saisonniers

La quasi-totalité des environnements terrestres présente des variations saisonnières. Ce phénomène est flagrant dans les zones tempérées, où les températures varient de manière maximale entre l'été et l'hiver, mais existe également dans les zones tropicales, où ce sont les variations de précipitations qui différencient la saison sèche de la saison des pluies (Peel *et al.*, 2007). Ces modifications saisonnières ont un impact majeur sur la disponibilité des ressources, en induisant d'abord une variation de la production primaire qui se propage ensuite sur la chaine trophique (par exemple, Rubenstein & Lovette, 2007). Enfin, même à disponibilité de ressources constante, les variations dans la durée du jour se traduisent, pour beaucoup d'espèces, en une variation du temps disponible pour se nourrir, et donc en une variation d'énergie acquise quotidiennement (Russell Hill, 2005).

En parallèle, les besoins énergétiques des individus varient également, notamment pour financer leur reproduction. Ces variations sont particulièrement intenses pour les femelles mammifères qui doivent subvenir aux besoins de leurs petits durant la gestation et la lactation (Lee, 1996; Speakman, 2008). Cette augmentation des besoins énergétiques durant la reproduction peut être facilement mesurée en étudiant la quantité de nourriture ingérée par des animaux captifs. Par exemple, une étude montre que des femelles babouin jaune (*Papio cynocephalus*) captives et nourries *ad libitum* augmentent de 27% leurs apports énergétiques après la naissance, par rapport à la période pré-reproduction (Roberts *et al.*, 1985). Cette augmentation est portée à 70% au cours de la lactation dans le cas de biches (*Odocoileus hemionus columbianus*) ayant donné naissance à deux faons (Sadleir, 1982) et jusqu'à 111% chez des souris de laboratoire (*Mus musculus*), avec des portées de plus de 9 petits en moyenne (Myrcha *et al.*, 1969).

Compte tenu de ces variations en besoins énergétiques dues à la reproduction et des variations environnementales en disponibilité des ressources, la reproduction saisonnière constitue une adaptation majeure aux cycles saisonniers. Elle permet en effet aux individus de synchroniser les périodes les plus énergétiquement couteuses de leur reproduction avec les périodes d'abondance de ressources dans l'environnement (Figure 2). D'abord émise par Baker (1938) pour expliquer la saisonnalité de la reproduction chez les mammifères et les oiseaux, cette hypothèse a ensuite été largement reprise (Boyce, 1979; Brockman & van Schaik, 2005b) et confirmée chez de nombreuses espèces (Takahashi, 2002; English *et al.*, 2012).

Plus particulièrement, les bénéfices de la saisonnalité reproductive ont depuis été largement documentés (Lindström, 1999). La période de naissance a en effet été démontrée comme critique pour la survie des petits chez de nombreuses espèces, comme la chèvre des montagnes Rocheuses (*Oreamnos americanus*) (Côté & Festa-Bianchet, 2001) ou le tamarin-lion doré (*Leontopithecus rosalia*) (Dietz *et al.*, 1994). Au-delà de la survie des petits, leur développement peut également être influencé par la période de naissance, comme c'est le cas chez le chevreuil d'Europe (*Capreolus capreolus*) (Andersen & Linnell, 1996). Ces effets de la date de naissance sur les traits d'histoire de vie des petits ne sont pas toujours limités aux premières phases de la vie, et peuvent s'étendre à plus long terme, se montrant parfois encore visibles à l'âge adulte (Plard *et al.*, 2015).

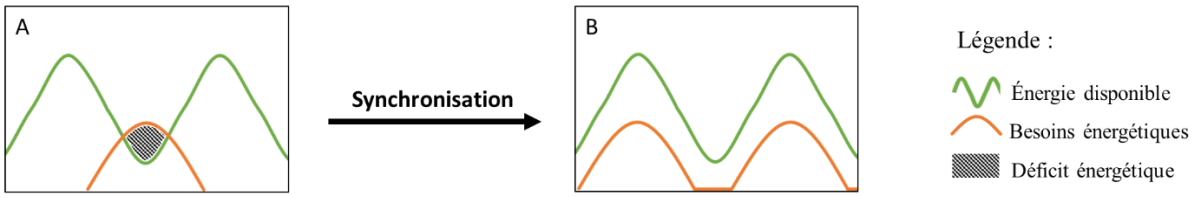


Figure 2 : La reproduction saisonnière consiste à synchroniser le pic des besoins énergétiques avec le pic d'abondance des ressources (énergie disponible). *En A, les besoins énergétiques nécessaires pour financer la reproduction ne sont pas disponibles dans l'environnement et la reproduction échoue. En B, la reproduction est synchronisée avec le pic de ressources et peut se répéter chaque année. Entre deux reproductions, les besoins énergétiques retombent à leur niveau habituel.*

Un intérêt sociétal pour la protection et la régulation des espèces

Étudier les stratégies d'adaptation aux cycles saisonniers, dont fait partie la saisonnalité de la reproduction, apparait particulièrement pertinent pour prédire la résilience des espèces au changement climatique (Thackeray *et al.*, 2016). En effet, les variations environnementales vont être de plus en plus impactées par des perturbations des cycles saisonniers et une augmentation de la fréquence des évènements extrêmes (Easterling *et al.*, 2000). En particulier, de nombreuses

désynchronisations entre besoins et disponibilité des ressources ont d'ores et déjà été documentées et attribuées au réchauffement climatique (Damien & Tougeron, 2019). Ces désynchronisations peuvent avoir lieu lorsque les vitesses d'adaptation au changement climatique diffèrent entre une espèce et les ressources qu'elle utilise. Un des cas les plus étudiés est celui des Mésanges charbonnières (*Parus major*), qui utilisent des chenilles comme source de nourriture pour leurs petits. À cause du réchauffement climatique, le pic d'abondance des chenilles se déplace de plus en plus tôt dans l'année, tandis que le pic des éclosions et donc des besoins des oisillons reste inchangé (Visser *et al.*, 2006). Ce type de phénomène, en désynchronisant saisonnalité reproductive et saisonnalité environnementale peut avoir des conséquences considérables sur le succès reproducteur des individus (Reed *et al.*, 2013).

De manière générale, étudier la saisonnalité de la reproduction contribue à mettre en évidence les espèces les plus vulnérables au changement climatique et d'élaborer des stratégies de conservation appropriées. Cela est d'autant plus pertinent dans le cas d'espèces qui sont déjà particulièrement susceptibles d'être impactées par le changement climatique, que ce soit par une possibilité de dispersion limitée ou des temps de génération longs, ne permettant pas une adaptation suffisamment rapide. À l'inverse, d'autres espèces qui prolifèrent pourraient bénéficier d'une altération des cycles saisonniers pour étendre la durée des périodes propices à la reproduction. C'est par exemple le cas des sangliers (*Sus scrofa*) dont la période de reproduction pourrait être modifiée par le réchauffement climatique (Cachelou *et al.*, 2022). Enfin, étudier la saisonnalité de la reproduction des espèces pourrait permettre d'identifier les fenêtres critiques (de vulnérabilité ou de multiplication) de leur cycle reproductif. Celles-ci sont particulièrement déterminantes pour le succès reproducteur d'une espèce, et pourraient être des périodes cruciales à cibler pour les actions de protection et de régulation de populations.

Caractérisation

Il existe de nombreuses méthodes pour caractériser l'intensité de la saisonnalité reproductive (Tableau 1). Une première approche consiste à séparer les espèces en deux groupes, les saisonnières et les non saisonnières. Cette dichotomie est le plus souvent établie sur l'observation (ou non) d'une période de l'année sans naissances (Janson & Verdolin, 2005). Si des naissances ont lieu toute l'année, l'espèce est considérée comme non saisonnière, même si des variations dans le nombre de naissances peuvent être observées d'un mois à l'autre. À l'inverse, s'il existe une saison des naissances, suivie d'une période pendant laquelle strictement aucune naissance

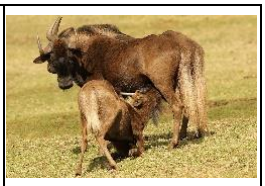
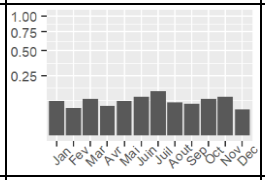
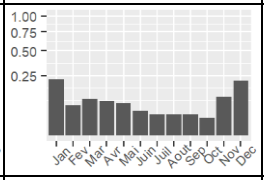
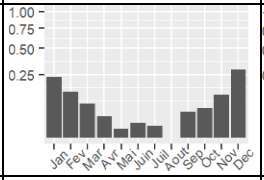
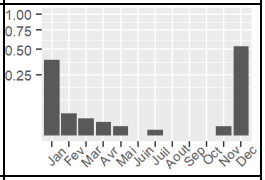
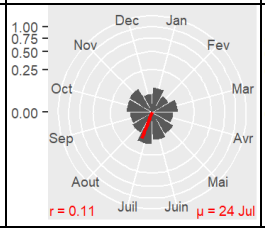
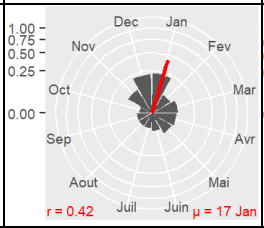
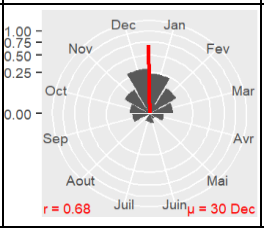
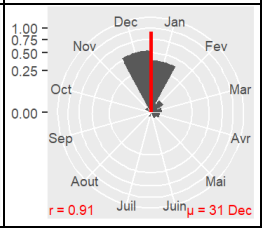
n'a lieu, l'espèce est considérée comme saisonnière. On parle alors souvent de saisonnalité stricte. Catégoriser les espèces selon cette approche binaire représente cependant une perte d'information puisqu'elle ne permet pas de rendre compte des variations d'intensité de saisonnalité pouvant exister entre deux espèces saisonnières ou non saisonnières.

D'autres approches catégorielles ont également été utilisées dans plusieurs études. Tout d'abord, une catégorisation en trois niveaux a été proposée en utilisant les trois mois consécutifs pendant lesquels le plus de naissances sont observées (Lancaster & Lee, 1965). Les plus hauts et plus bas niveaux de saisonnalité correspondent aux espèces pour lesquelles plus de 66% des naissances, ou moins de 33%, respectivement, sont observées pendant ces trois mois, les espèces restantes constituant le niveau intermédiaire. Une autre catégorisation en cinq niveaux et établie sur la forme des distributions annuelles des naissances a également été utilisée dans une série d'études sur la saisonnalité de la reproduction des mammifères (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab, 2021b, 2021a; Heldstab *et al.*, 2021). Les espèces les plus saisonnières (catégorie 1) sont celles pour lesquelles le pic des naissances est étroit (moins de 60 jours environ), sans aucune naissance pendant le reste de l'année. La catégorie 2 rassemble les espèces avec un pic élargi (supérieur à 60 jours) ou un double pic, mais toujours aucune naissance pendant le reste de l'année, tandis que la catégorie 3 autorise un faible nombre de naissances tout au long de l'année, accompagné de pic(s) plus visibles. Enfin, pour les catégories 4 et 5, les naissances ont lieu tout au long de l'année, avec des saisons préférentielles possibles pour la catégorie 4 et aucune saison préférentielle claire pour la catégorie 5.

Des mesures continues de l'intensité de la saisonnalité de la reproduction existent également et consistent à mesurer la largeur du pic des naissances (« *Birth Peak Breadth* » ou BPB) : plus le pic est étroit, plus la saisonnalité est intense. Pour cela, une première approche consiste à compter le nombre de mois consécutifs dans lesquels sont regroupés une certaine proportion des naissances, le plus souvent 80% (BPB 80) (Rutberg, 1987; Heldstab *et al.*, 2018). D'autres proportions sont parfois également utilisées (par exemple 50%, 70%, 90%, Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2021), les proportions les plus élevées étant les plus adaptées pour décrire des espèces saisonnières (et inversement). D'autres métriques utilisent une approche opposée et consistent à fixer une durée, par exemple 2 ou 3 mois, et à mesurer la proportion des naissances annuelles ayant lieu sur cette période (Owen-Smith & Ogutu, 2013). Cette multiplication de métriques peut rendre difficile la compilation de résultats entre études. De plus, selon le choix fait pour le paramètre fixe (proportion de naissances ou durée), ces métriques ne discriminent

pas aussi bien les espèces saisonnières que non saisonnières et ne sont donc pas bien adaptées pour décrire dans son intégralité le continuum de saisonnalité reproductive observé dans le règne animal. Enfin, ces métriques peuvent créer des difficultés de calcul lorsque le pic de naissances ne se situe pas au milieu de l'année mais est réparti sur les deux extrémités de la distribution, par exemple en décembre et janvier, comme chez le gnou noir (Skinner *et al.*, 2002).

Tableau 1 : Comparaison des méthodes de caractérisation de la saisonnalité reproductive pour quatre espèces. *Illustration avec les chimpanzés orientaux (©Friedrich Böhringer), les zèbres de Burchell (©Charles James Sharp), les mandrills (©Berta Roura-Torres) et les gnous noirs (©Derek Keats) : caractérisation binaire (Janson & Verdolin, 2005), caractérisation en 3 niveaux (Lancaster & Lee, 1965), caractérisation en 5 niveaux (par exemple Heldstab et al., 2021), nombre minimum de mois comprenant 80% des naissances (BPB80, Rutberg, 1987), pourcentage maximum de naissances en trois mois (Owen-Smith & Ogutu, 2013), longueur du vecteur résultant « r » et test de Rayleigh (Fisher, 2005).*

Espèce	 Chimpanzés orientaux	 Zèbres de Burchell	 Mandrills	 Gnous noirs
Localisation	Gombe, Tanzanie	Serengeti, Tanzanie	Lekedi, Gabon	Lombard, Afrique du Sud
Référence	Campos *et al.*, 2017	Sinclair *et al.*, 2000	Dezeure *et al.*, 2022	Skinner *et al.*, 1974
Distribution des naissances (linéaire)				
Caractérisation binaire	Non saisonnier	Non saisonnier	Saisonnier	Saisonnier
Caractérisation 3 niveaux	Saisonnalité faible	Saisonnalité intermédiaire	Saisonnalité forte	Saisonnalité forte
Caractérisation 5 niveaux	5	3	2	1
BPB 80	9 mois	7 mois	5 mois	2 mois
Max nais. en 3 mois	32,3%	53,1%	66,1%	95,4%
Distribution des naissances (circulaire)				
r	0,107	0,421	0,682	0,912
Test de Rayleigh	Non saisonnier (p-value = 0,32)	Saisonnier (p-value < 0,05)	Saisonnier (p-value < 0,05)	Saisonnier (p-value < 0,05)

Pour remédier à cela, les statistiques circulaires (Batschelet, 1981; Fisher, 2005), contrairement aux statistiques classiques, sont particulièrement adaptées car elles permettent de rendre compte de la cyclicité annuelle (c'est-à-dire que janvier et décembre sont temporellement « proches »). Pour cela, chaque jour ou mois de l'année est retranscrit par un angle sur un cercle et chaque naissance observée y est représentée via un vecteur dont la norme est égale à un et dont la direction est donnée par l'angle correspondant à sa date. On calcule ensuite le vecteur résultant (ou moyen) de tous les vecteurs de naissances (Figure 3). Sa direction (μ) indique la date moyenne des naissances et sa norme (r), comprise entre zéro (naissances parfaitement équiréparties) et 1 (naissances ayant toutes lieu le même jour ou mois), indique l'intensité de la saisonnalité (Di Bitetti & Janson, 2000; Janson & Verdolin, 2005).

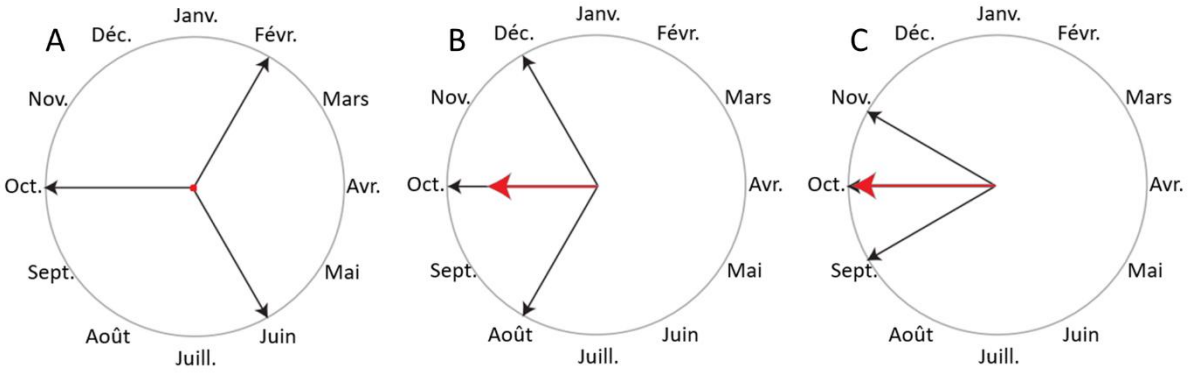


Figure 3 : Illustration de la construction du vecteur résultant. *En A, trois naissances en février, juin et octobre donnent une longueur de vecteur résultant de zéro (non saisonnier), puisque les naissances sont uniformément réparties sur le cercle. En B, trois naissances en août, octobre et décembre donnent une longueur vectorielle résultante de 0,66 (saisonnier), avec une date moyenne commune en octobre. En C, trois naissances en septembre, octobre et novembre donnent une longueur vectorielle résultante de 0,91 (fortement saisonnier) avec la même direction moyenne. Les vecteurs résultants sont représentés en rouge et sont obtenus en faisant la moyenne des trois vecteurs noirs. Le cercle gris clair est le cercle unitaire. Figure adaptée de Berens (2009).*

De plus, les statistiques circulaires fournissent également un critère binaire, le test de Rayleigh (Fisher, 2005), permettant de tester l'uniformité d'une distribution circulaire. Le résultat de ce test est une *p-value* : plus cette valeur est petite, plus la distribution étudiée dévie d'une distribution uniforme. Ainsi, une distribution de naissances dont le test de Rayleigh est associé à une faible *p-value* (seuil généralement fixé à 0,05) peut être interprété comme une distribution saisonnière (Bercovitch & Berard, 1993; Dezeure *et al.*, 2021).

La liste de métriques précitées n'est pas exhaustive et de nombreuses autres manières de caractériser la saisonnalité reproductive existent, aussi bien en intensité, qu'en temporalité ou dans d'autres dimensions. Une récente revue de la littérature répertoriant et comparant 52 métriques a permis de démontrer les fortes corrélations existantes entre elles, soulignant ainsi

qu'une telle diversité de métriques est non justifiée (Thel *et al.*, 2022). Cette étude confirme que les statistiques circulaires, notamment par le calcul du vecteur résultant (Figure 3), fournissent les métriques les plus adaptées pour décrire la saisonnalité de la reproduction.

2. Que sait-on de la saisonnalité reproductive ?

Des mécanismes physiologiques bien connus

L'étude des mécanismes physiologiques à l'origine de la saisonnalité de la reproduction (causes proximales) a longtemps dominé la littérature scientifique sur la saisonnalité reproductive (par exemple, Stearns, 1992; Knobil & Neill, 1994; Plant & Zeleznik, 2014). Deux principaux mécanismes ont ainsi été mis en évidence pour expliquer les régulations physiologiques déterminant la temporalité de la reproduction.

Tout d'abord, un déclenchement de la reproduction fondé sur la photopériode, qui caractérise la durée du jour, semble être à l'origine de la saisonnalité de la reproduction observée chez de nombreuses espèces (Sharp, 2005; Bradshaw & Holzapfel, 2007; Clauss *et al.*, 2021). Des manipulations expérimentales, consistant à étudier la reproduction d'individus soumis à des conditions de photopériode artificielles, ont notamment permis de mettre en évidence l'utilisation de la photopériode comme signal de déclenchement de la reproduction chez des poissons (Mañanós *et al.*, 1997), des oiseaux (Follett *et al.*, 1974), ou des mammifères (Sempéré *et al.*, 1992). La prédominance de l'utilisation de la durée du jour pour réguler la reproduction peut s'expliquer par le fait que la photopériode est un signal extrêmement fiable pour indiquer le jour calendaire. Cette fiabilité est néanmoins largement réduite lorsqu'on se rapproche de l'équateur, où les variations annuelles de durée du jour sont très limitées. D'autres facteurs environnementaux, comme la température ou l'humidité ambiante, pourraient alors être utilisés, bien que cela soit beaucoup moins répandue que pour les signaux photopériodiques (Paul *et al.*, 2008).

Le deuxième grand mécanisme physiologique permettant de déclencher la reproduction est un mécanisme interne dépendant de l'état physique des individus (Paul *et al.*, 2008; Clauss *et al.*, 2021). Cette condition-dépendance suppose que les individus aient des ressources énergétiques suffisantes pour pouvoir initier un nouvel évènement de reproduction, et ce,

indépendamment des conditions environnementales. Une étude sur les babouins jaunes (*Papio cynocephalus*) a par exemple démontré que le cycle reproducteur des femelles était initié par un passage d'une balance énergétique négative à une balance énergétique positive (Gesquiere *et al.*, 2018).

Cette dichotomie entre signaux environnementaux exogènes (photopériode) et signaux endogènes (condition-dépendance) peut être illustrée par la comparaison de saisonnalité reproductive entre des individus captifs et sauvages (Zerbe *et al.*, 2012; Clauss *et al.*, 2014; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021). En effet, les ressources alimentaires sont abondantes en conditions de captivité, et le critère de condition dépendance est très probablement toujours atteint. Ainsi, des individus à la reproduction saisonnière dans la nature, mais dont les conspécifiques sont non-saisonniers en captivité, utilisent très probablement des signaux internes pour déclencher leur reproduction. À l'inverse, quand dans une espèce la reproduction reste saisonnière en captivité, c'est qu'elle utilise probablement des signaux environnementaux pour déclencher sa reproduction. De manière générale, si la photopériode est plus adaptée à des environnements saisonniers et promeut une saisonnalité stricte, la condition-dépendance rend possible une saisonnalité plus flexible, notamment dans le cas d'environnements imprévisibles (Clauss *et al.*, 2021).

Des modalités temporelles très étudiées

Les modalités temporelles de la saisonnalité reproductive ont été particulièrement étudiées, notamment à travers les liens entre date de naissance et avantages sélectifs, à court et long terme (Dietz *et al.*, 1994; Andersen & Linnell, 1996; Côté & Festa-Bianchet, 2001; Plard *et al.*, 2015). Une attention importante a également été portée sur l'existence de désynchronisations entre le pic des naissances et le pic des ressources, particulièrement en contexte de changement climatique. Malgré une surreprésentation des études sur les oiseaux des régions tempérées (Visser *et al.*, 2006; Charmantier *et al.*, 2008; Reed *et al.*, 2013), des désynchronisations similaires ont aussi été documentées chez des mammifères comme les chevreuils d'Europe (*Capreolus capreolus*) (Plard *et al.*, 2014) ou les mouflons canadiens (*Ovis canadensis*) (Renaud *et al.*, 2019).

La temporalité de la saisonnalité de la reproduction a également été largement étudiée sous le prisme de l'utilisation du stockage d'énergie, avec les concepts de « *income breeder* » ou de « *capital breeder »* (comprendre une reproduction financée grâce à des revenus réguliers,

versus par du capital accumulé). Ils ont été proposés pour la première fois pour expliquer la reproduction des oiseaux (Drent & Daan, 1980), puis généralisés à d'autres espèces (Jönsson, 1997). Tandis que les « *income breeders* » utilisent l'énergie directement disponible dans l'environnement pour leur reproduction, les « *capital breeders »* peuvent stocker de l'énergie et l'utiliser pour se reproduire plus tard (Stearns, 1989). Cette théorie a notamment été utilisée pour prédire le moment de la reproduction ainsi que le mécanisme physiologique associé (exogène ou endogène) chez les primates (Brockman & van Schaik, 2005a – mais voir Clauss *et al.*, 2021 pour discussion).

Au-delà du concept de « *income* » ou de « *capital breeder »*, la question de la phase du cycle reproductif qui est effectivement synchronisée avec le pic des naissances est également importante. En effet, si, chez les mammifères, la lactation est la phase la plus énergétiquement couteuse (Bronson, 1989), d'autres périodes de vulnérabilité comme la naissance ou le sevrage sont parfois aussi synchronisées avec le pic des ressources (Di Bitetti & Janson, 2000). Ces différentes stratégies correspondent à un dilemme entre une minimisation des coûts reproductifs de la mère (synchronisation de la période la plus énergivore avec le pic de ressources), et une optimisation de la survie des petits (synchronisation de la période la plus vulnérable avec le pic des ressources), comme cela a été récemment montré chez les babouins chacma (*Papio ursinus*) (Dezeure *et al.*, 2021).

La diversité d'intensité de la saisonnalité reproductive encore mal expliquée

Si les mécanismes physiologiques et les modalités temporelles de la reproduction saisonnière sont aujourd'hui bien connus, les déterminants de la saisonnalité reproductive (causes ultimes) ont à l'inverse été assez peu étudiés. Autrement dit, si de nombreux travaux ont cherché à répondre aux questions du « comment » et du « quand » de la saisonnalité reproductive, la question du « pourquoi » a longtemps été laissée de côté.

En effet, les arguments proposés pour expliquer pourquoi certaines espèces ont une reproduction saisonnière tandis que d'autres se reproduisent toute l'année ont longtemps été quasi-unanimes. Le bénéfice principal de la saisonnalité reproductive étant la synchronisation du cycle reproductif avec les cycles saisonniers, la diversité de saisonnalité reproductive reflèterait les variations de saisonnalité environnementale (Rutberg, 1987; Di Bitetti & Janson, 2000). En d'autres termes, des environnements plus saisonniers favoriseraient des espèces à la

reproduction plus saisonnière. Et en effet, la latitude, qui peut être considérée comme un proxy de la saisonnalité environnementale, est le prédicteur le plus robuste de la saisonnalité reproductive, comme le montrent de nombreuses études chez les poissons (Conover, 1992), les oiseaux (Wyndham, 1986), les ruminants (Rutberg, 1987; Zerbe *et al.*, 2012), les rongeurs (Heldstab, 2021b), les lagomorphes (Heldstab, 2021a), les carnivores (Heldstab *et al.*, 2018) et les primates (Janson & Verdolin, 2005; Heldstab *et al.*, 2021).

Néanmoins, s'il est certain qu'une grande partie de la variation de saisonnalité reproductive observée est due à une variation de la saisonnalité environnementale, il est impossible de prédire la saisonnalité de la reproduction d'une espèce sur la seule base de la saisonnalité de son environnement. On trouve par exemple des espèces avec des pics de naissances prononcés proche de l'équateur, comme les mandrills (*Mandrillus sphinx*) (Dezeure *et al.*, 2022), ainsi que des espèces à la reproduction non saisonnière dans des environnements saisonniers, comme les babouins chacma (*Papio ursinus*) qui vivent en savane saisonnière (Dezeure *et al.*, 2021). Enfin, il existe également des espèces sympatriques dont les stratégies reproductives diffèrent (Alberts *et al.*, 2005), y compris entre espèces phylogénétiquement proches comme la gazelle de Grant (*Gazella granti*) et le bubale de Coke (*Alcelaphus buselaphus*), deux espèces d'antilopes africaines (Sinclair *et al.*, 2000). En conclusion, la saisonnalité environnementale n'est pas suffisante pour expliquer toute la diversité de saisonnalité reproductive observée et d'autres déterminants doivent être envisagés.

De nouveaux déterminants testés

Récemment, et suite à un premier article publié en 2012 sur les ruminants (Zerbe *et al.*, 2012), une série d'études a testé l'influence d'autres facteurs sur la saisonnalité de la reproduction chez plusieurs taxons de mammifères : les carnivores (Heldstab *et al.*, 2018), les lagomorphes (Heldstab, 2021a), les rongeurs (Heldstab, 2021b) et les primates (Heldstab *et al.*, 2021). En plus de confirmer l'effet de la latitude, ces études ont permis de mettre en évidence d'autres déterminants de la saisonnalité reproductive liés à l'écologie (température, précipitations, origine géographique, amplitude latitudinale, régime alimentaire), l'histoire de vie (durée de gestation, âge au sevrage, âge à maturité sexuelle, taille de portée, nombre de portées

par an, implantation différée, masse corporelle), ou encore à la socialité (dimorphisme sexuel, système d'accouplement, dichotomie « *cachés/suiveurs* » chez les grands herbivores[1]).

Néanmoins, ces études restent relativement descriptives, et mis à part la latitude, dont l'effet a été testé et confirmé sur tous les groupes taxonomiques, la grande majorité de ces déterminants n'a pas été testée sur l'ensemble d'entre eux. De plus, parmi les déterminants qui ont été testés dans au moins deux groupes, aucun n'a présenté un effet significatif robuste dans tous ces groupes (autrement dit, il y a toujours au moins un groupe où l'effet est non-significatif), à l'exception de la latitude et de la température moyenne. D'un point de vue méthodologique, trois de ces études utilisent des données de saisonnalité reproductive récoltées en conditions de captivité (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021), qui peuvent différer très largement de celles observées dans des populations sauvages. Ces études elles-mêmes ont en effet montré que de nombreuses espèces présentaient une saisonnalité reproductive notablement moins forte en conditions de captivité. Une telle diminution de saisonnalité entre populations sauvages et captives concerne environ 11% des espèces de ruminants, 13 % de carnivores et jusqu'à 30% de primates. Enfin, ces études quantifient la saisonnalité reproductive de manière catégorielle (en cinq catégories), ce qui limite leur pouvoir analytique. En conclusion, si leurs résultats semblent confirmer qu'à la fois l'écologie, l'histoire de vie et la socialité ont pu façonner l'évolution de la saisonnalité reproductive, ces études ne permettent pas, tant d'un point de vue théorique que méthodologique, de conclure fermement sur les déterminants évolutifs de la saisonnalité reproductive.

3. Quels déterminants possibles de la saisonnalité reproductive ?

Cadre théorique proposé

Dans cette thèse, je propose un cadre théorique global pour expliquer l'évolution de la (non-)saisonnalité de la reproduction, mis à l'épreuve ensuite à travers trois approches complémentaires : une étude populationnelle, un modèle théorique et une analyse comparative. Ce cadre théorique est résumé dans la Figure 4 et est explicité dans les sections suivantes. La

[1] La dichotomie « cachés/suiveurs » (« *hider/follower* ») décrit la relation spatiale entre la mère et son petit après la naissance. Chez les « cachés », le petit est caché à distance de la mère, tandis que chez les « suiveurs », le petit reste proche de sa mère avec le reste du troupeau (Lent, 1974).

définition de ce cadre théorique a été nourrie par de nombreux travaux antérieurs, et particulièrement par des réflexions sur l'évolution de l'histoire de vie lente des primates (Jones, 2011), ainsi que sur le financement énergétique des grands cerveaux (van Woerden, 2011).

Ce cadre théorique renvoie principalement à des considérations énergétiques et repose sur une analyse des coûts et des bénéfices de la reproduction saisonnière. En effet, si elle constitue une adaptation majeure aux variations environnementales, la reproduction saisonnière est également coûteuse car elle introduit des délais entre les cycles de reproduction, particulièrement après un échec de reproduction, où il faut attendre la prochaine saison de reproduction pour se resynchroniser (van Schaik & Brockman, 2005). Cet équilibre entre coûts et bénéfices de la saisonnalité reproductive peut être illustré par l'existence d'espèces à la reproduction non saisonnière, mais chez lesquelles on peut tout de même mettre en évidence une période de naissance qui favorise la survie des petits, comme les girafes Masaï (*Giraffa camelopardalis tippelskirchi*) (Lee *et al.*, 2017) ou les babouins chacma (*Papio ursinus)*. Le fait que ces espèces ne se reproduisent pas saisonnièrement malgré l'existence d'une période optimale démontre l'existence de coûts additionnels à ne pas se reproduire toute l'année. La saisonnalité de la reproduction apparait donc comme un compromis entre d'une part les avantages d'une reproduction saisonnière où les besoins et la disponibilité énergétique sont synchronisés, et d'autre part ses coûts liés à l'attente de la saison de reproduction optimale.

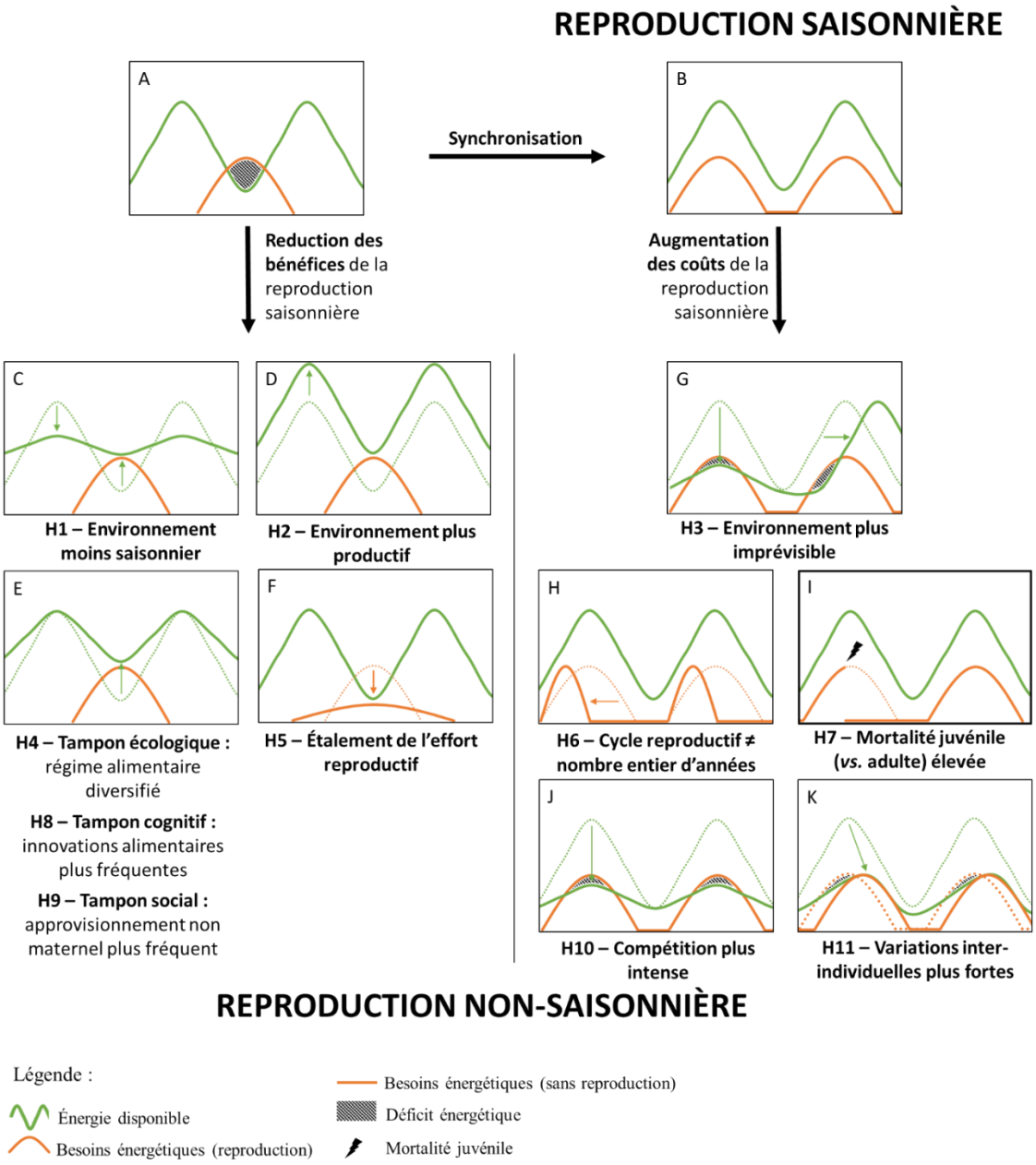


Figure 4 : Cadre théorique proposé pour expliquer l'évolution de la (non-)saisonnalité. *Dans une situation où la disponibilité énergétique environnementale est variable (A), la reproduction saisonnière est bénéfique car elle permet de synchroniser les besoins énergétiques avec les pics de ressources (B). Néanmoins, il peut exister des situations où les bénéfices énergétiques de la saisonnalité reproductive sont réduits voire supprimés, notamment si les besoins énergétiques maximaux sont inférieurs au minimum d'énergie disponible dans l'environnement (courbe orange sous la courbe verte). Dans ces cas, la reproduction non saisonnière peut être favorisée. C'est par exemple le cas si l'environnement est moins saisonnier (C) ; si l'environnement est plus productif (D) ; si une stratégie alternative (tampon écologique, cognitif ou social) permet d'extraire plus d'énergie de l'environnement lorsque les ressources sont rares (E) ou si l'effort reproductif est étalé dans le temps (F). De plus, d'autres conditions peuvent augmenter les coûts associés à la reproduction saisonnière, favorisant ainsi la non-saisonnalité. C'est le cas d'un environnement imprévisible, qui modifie l'amplitude du pic de ressources ou le déplace dans le temps (G) ; d'un cycle reproductif dont la durée n'est pas synchronisée avec le cycle annuel créant de longs intervalles entre les évènements de reproduction (H) ; d'une mortalité juvénile élevée, créant également des longs intervalles sans naissances après un échec de reproduction (I) ; d'un contexte de compétition forte réduisant les ressources disponibles pour chaque individu du groupe (J) ; de variations inter-individuelles fortes dans l'extraction de l'énergie, modifiant la perception des variations environnementales de certains individus du groupe (K). Ces hypothèses peuvent être regroupées selon trois axes : l'écologie (H1-4), l'histoire de vie (H5-8) et la socialité (H9-11).*

Réduction des bénéfices de la saisonnalité reproductive

D'un point de vue énergétique, la reproduction saisonnière est bénéfique lorsqu'il existe un moment de l'année où les ressources disponibles dans l'environnement sont insuffisantes pour rendre possible la reproduction (Figure 4A). Dans ce cas, la saisonnalité reproductive est une stratégie adaptative, car elle permet de synchroniser les besoins énergétiques liés à la reproduction avec les pics annuels de ressources (Figure 4B). À l'inverse, les bénéfices de la saisonnalité reproductive diminuent (voire s'annulent), lorsque les besoins énergétiques liés à la reproduction peuvent être satisfaits plus souvent dans l'année (voire tout au long de l'année). Les coûts de la saisonnalité reproductive associés à l'introduction de délais dans le calendrier reproductif restant identiques par ailleurs, la reproduction non saisonnière sera alors plus avantageuse.

Selon ce raisonnement, et en accord avec les prédictions les plus répandues sur la saisonnalité reproductive (Rutberg, 1987; Di Bitetti & Janson, 2000), la reproduction non saisonnière serait donc favorisée par un environnement moins saisonnier (Figure 4C). En effet, dans un environnement moins saisonnier, les variations de disponibilité des ressources intra-annuelles sont moins importantes. Il n'y a pas dans ce cas de pic de ressources à exploiter, ni de période où les ressources sont particulièrement rares. Notamment, même la période la moins favorable de l'année peut suffire pour satisfaire les besoins énergétiques liés à la reproduction, libérant de fait les contraintes temporelles pesant sur le calendrier reproductif, favorisant ainsi une reproduction non saisonnière.

De même, dans un environnement plus productif, c'est-à-dire dans lequel le niveau moyen d'énergie disponible est plus élevé, les bénéfices d'une reproduction saisonnière pourraient également être limités (Figure 4D). Une augmentation de la productivité environnementale rend de manière globale l'environnement plus favorable aux espèces qui y vivent. Elle peut donc permettre de passer d'une situation où les ressources sont limitantes pour la reproduction pendant certaines périodes à une situation dans laquelle la reproduction est possible toute l'année. Dans ce cas, se reproduire saisonnièrement devient moins indispensable (même si cela peut toujours permettre d'exploiter un excès de ressources pendant la bonne saison) et de la non-saisonnalité reproductive peut être observée. Il est intéressant de noter que la latitude, qui est un prédicteur majeur de la saisonnalité reproductive (par exemple Heldstab, 2021b) est fortement corrélée à la saisonnalité environnementale mais aussi à la productivité

environnementale (Botero *et al.*, 2015). Pourtant, la plupart des études ne s'intéressent qu'à l'effet global de la latitude sans chercher à distinguer les effets de la productivité et de la saisonnalité environnementale, ni à étudier leurs interactions.

Alternativement, des stratégies « tampons » pourraient contribuer à augmenter la quantité de ressources disponibles pendant les périodes les plus défavorables de l'année, réduisant ainsi la saisonnalité environnementale ressentie par les individus (Figure 4E). Tout d'abord, un « tampon écologique » pourrait consister en un régime alimentaire plus varié (Kissling *et al.*, 2014). En exploitant de sources alimentaires plus nombreuses, et notamment en utilisant des aliments de repli (« *fall-back food* ») lorsque les ressources principales sont indisponibles, comme cela a été observé chez les primates (Altmann, 1998; Hemingway & Bynum, 2005), les individus peuvent, ici encore, réduire leur vulnérabilité lors de la mauvaise saison. De la même manière, un « tampon cognitif », consistant en des capacités cognitives accrues, pourrait donner lieu à une flexibilité comportementale permettant une extraction d'énergie dans l'environnement plus efficace (van Woerden *et al.*, 2010), notamment via le développement d'innovations dans ce domaine (Navarrete *et al.*, 2011; Reader *et al.*, 2011). Ces « innovations alimentaires » (« *foraging innovations* ») peuvent rendre possible l'accès à des ressources cachées ou protégées, particulièrement en période de faible disponibilité des ressources (Melin *et al.*, 2014), comme chez l'aye-aye, un petit primate des forêts malgaches, qui a développé une technique consistant à taper doucement sur du bois pour localiser les cavités qui contiendraient des larves d'insectes dont il pourrait se nourrir (Erickson, 1991). Enfin, une troisième manière de tamponner les fluctuations environnementales pourrait reposer sur la vie en groupe (Lukas & Clutton-Brock, 2017). Ce « tampon social » serait réalisé grâce aux soins allomaternels (c'est-à-dire fournis par d'autres individus que la mère), notamment dans le cas de reproduction coopérative (« *cooperative breeding* »). Dans ces systèmes sociaux, plusieurs individus autres que les parents (« *helpers* ») s'occupent des petits, notamment en leur fournissant de la nourriture. De manière générale, l'approvisionnement non maternel, c'est-à-dire lorsque de la nourriture est fournie aux petits par d'autres individus que leur mère, pourraient également amortir les coûts de la reproduction pendant la période défavorable, en allégeant les coûts maternels de la reproduction (Heldstab *et al.*, 2017). Il a par exemple été prouvé chez les suricates, dont seuls les individus dominants se reproduisent et sont aidés par les individus subordonnés, que la reproduction coopérative contribue à atténuer les effets néfastes liés à des conditions environnementales défavorables (Groenewoud & Clutton-Brock, 2021).

Enfin, une stratégie alternative consistant à étaler les coûts de la reproduction pour diminuer les besoins énergétiques quotidiens pourrait également permettre de se reproduire toute l'année (Figure 4F), même dans un environnement saisonnier, peu productif et en l'absence de stratégie « tampon ». Cette diminution consisterait en un ralentissement du rythme de vie, au sens du « continuum rapide-lent » (« *fast-slow continuum* »), proposé pour la première fois par Sæther (1987) dans la continuité des modèles évolutifs r/K (MacArthur & Wilson, 1967). L'extrémité « lente » de ce continuum regroupe les espèces qui ont des durées de vie longues et des taux de mortalité faibles, qui se reproduisent peu souvent et qui font peu de petits à la fois (Oli, 2004; Bielby *et al.*, 2007). Ces espèces peuvent donc étendre leur cycle reproductif sur de longues périodes et maintenir ainsi leurs besoins énergétiques journaliers en dessous du seuil minimal d'énergie disponible. Les orangs-outans de Bornéo (*Pongo pygmaeus wurmbii*) dont l'intervalle entre naissances peut durer jusqu'à 7 ans, en sont un exemple extrême (van Noordwijk *et al.*, 2013). À l'inverse, les espèces dont le cycle de vie est rapide, avec un investissement maternel intense et limité dans le temps (Bielby *et al.*, 2007) sont plus susceptibles de devoir exploiter les pics saisonniers de ressources et donc d'avoir une reproduction saisonnière. Cette hypothèse est cohérente avec les résultats comparatifs sur les liens entre histoire de vie et saisonnalité reproductive, montrant notamment que les espèces se reproduisent de façon plus saisonnière si leur durée de gestation est plus courte (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021) ou si leur nombre de portées par an est plus élevé (Heldstab, 2021b, 2021a).

Augmentation des coûts de la saisonnalité reproductive

En plus des quatre hypothèses précédentes illustrant des cas où les bénéfices de la saisonnalité reproductive seraient limités voire inexistants, la non-saisonnalité reproductive pourrait avoir évolué dans des cas où les bénéfices d'une reproduction saisonnière existent, mais sont contrebalancés par des coûts exacerbés. Par exemple, se reproduire dans un environnement imprévisible, où le pic de ressources est parfois réduit ou retardé (Figure 4G), peut engendrer des désynchronisations entre un calendrier de reproduction fixe et un pic de ressources qui varie d'une année à l'autre (Vatka *et al.*, 2014). Dans ce cas, et même si l'environnement reste par ailleurs saisonnier, une reproduction strictement saisonnière serait associée à de forts coûts et une reproduction plus flexible, voire non saisonnière, serait préférée (Loe *et al.*, 2005; Clauss *et al.*, 2021). Des variations interannuelles dans les saisons de naissances de macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*) ont par exemple ainsi été attribuées à une forte imprévisibilité sur

l'amplitude du pic de ressource annuel (van Schaik & van Noordwijk, 1985). De plus, en induisant des échecs de reproduction à cause d'un pic de ressource absent ou décalé dans le temps, un environnement imprévisible pourrait exacerber les coûts déjà existants de la saisonnalité reproductive liés à des délais allongés entre les évènements de reproduction. En effet, alors qu'un individu non saisonnier pourrait enchainer rapidement sur une nouvelle reproduction à la suite d'un échec, un individu à la reproduction saisonnière connaitrait des coûts supplémentaires liés à l'attente de la prochaine saison de reproduction. Cette hypothèse selon laquelle la non-saisonnalité de la reproduction pourrait être favorisée par des environnements imprévisibles a été rarement testée mais est supportée par une étude réalisée sur 38 espèces d'ongulés[2] montrant que la longueur de la saison des naissances augmentait lorsque les variations interannuelles de ressources étaient plus fortes (English *et al.*, 2012).

Indépendamment du rythme de vie, la durée du cycle de reproduction en elle-même pourrait également induire d'importants coûts à la saisonnalité reproductive, si elle ne permet pas de synchroniser le cycle avec le calendrier annuel, c'est-à-dire si elle n'est pas multiple d'un nombre entier d'années (Figure 4H). Dans ce cas, des délais sont introduits entre les événements de reproduction et sont d'autant plus longs et couteux que la durée du cycle est éloignée d'un nombre entier d'années (van Schaik & Brockman, 2005). Ce raisonnement est valable à la fois pour des espèces à histoire de vie rapide, qui pourraient être capables de réaliser plusieurs cycles reproductifs par an, ainsi que pour des espèces à histoire de vie plus lente dont les cycles reproductifs s'étendraient au-delà d'un an sans être un nombre entier d'années (par exemple exactement un an ou deux ans). Suivant ce raisonnement, Bronson (1989) fait l'hypothèse que seules les espèces de taille moyenne qui ne peuvent se reproduire qu'une fois par an présentent une saisonnalité de la reproduction très forte, tandis que les espèces plus petites, pouvant se reproduire plusieurs fois par an, ou plus grande, incapables de terminer leur reproduction en une année seulement, sont beaucoup moins saisonnières.

Comme dans le cas d'un environnement plus imprévisible, un plus grand taux de mortalité infantile multiplierait l'occurrence d'échecs reproductifs et entrainerait des coûts élevés pour les espèces saisonnières qui, après la perte de leur progéniture, devraient attendre la saison de reproduction suivante pour concevoir à nouveau (Figure 4I). Cet effet serait particulièrement fort

[2] Le terme d'« ongulés », bien que décrivant un groupe polyphylétique (Prothero (1993) est le terme utilisé dans l'étude, sans que les espèces ne soient explicitement citées ni que le terme ne soit défini. Il est donc impossible de décrire les espèces étudiées par un terme phylogénétiquement plus approprié, mais l'on peut supposer qu'il s'agit d'espèces écologiquement proches (grands herbivores terrestres).

chez les espèces à rythme de vie lent, qui ont souvent de petites portées ou des singletons qui peuvent être perdus en une seule fois. À l'inverse, des espèces à histoire de vie plus rapide, qui connaissent aussi une mortalité adulte élevée à laquelle elles font face en augmentant le nombre de descendants produits, seraient moins touchées par une mortalité juvénile accrue et auraient moins de chances de perdre l'ensemble de leur portée (Bielby *et al.*, 2007). La non-saisonnalité reproductive ne serait donc pas favorisée par une forte mortalité juvénile en soi, mais plutôt par une mortalité juvénile élevée par rapport à celle des adultes, qui est une caractéristique déterminante des histoires de vie lentes (Jones, 2011). Ainsi, l'infanticide par les mâles comme par les femelles, en tant que cause de mortalité affectant sélectivement les jeunes, pourrait avoir favorisé la non-saisonnalité de la reproduction. L'infanticide par les mâles est en effet connu pour être associé à la reproduction non saisonnière (Lukas & Huchard, 2014), car l'avantage de l'infanticide pour les mâles consiste à rendre rapidement les mères des petits tués à nouveau sexuellement disponibles, ce qui ne serait pas le cas dans un contexte de saisonnalité reproductive. Selon ce scenario, la reproduction non saisonnière précèderait nécessairement l'apparition de l'infanticide par les mâles, mais un scénario alternatif prenant en compte les coûts d'une mortalité juvénile accrue et selon lequel la reproduction non saisonnière et l'infanticide auraient évolué conjointement, en s'auto-renforçant, pourrait également être proposé.

Au-delà des hypothèses précédentes valables à l'échelle d'un individu, des coûts supplémentaires liés à la saisonnalité reproductive peuvent émerger à l'échelle du groupe et à travers le prisme de la socialité. Au sein d'un groupe d'individus, la saisonnalité reproductive est un cas particulier de synchronie reproductive, c'est-à-dire lorsque toutes les naissances ont lieu en même temps (Ims, 1990b). La synchronie reproductive peut avoir des avantages adaptatifs importants, par exemple lorsqu'elle permet de diluer la prédation par un phénomène de rassasiement des prédateurs (Ims, 1990a), mais elle peut également être la source de coûts importants liés à la compétition entre individus. Notamment, une compétition forte pour les ressources au moment de la saison des naissances pourrait mener à une diminution des ressources disponibles par individu, même si la reproduction est synchronisée avec le pic environnemental des ressources (Figure 4J). Cette compétition pour la nourriture peut s'étendre à d'autres ressources, comme l'accès aux partenaires ou aux soins paternels (Stockley & Bro-Jørgensen, 2011) et peut favoriser un étalement des événements reproductifs au sein du groupe pour en diminuer l'intensité (Ims, 1990b), menant ainsi à de la non-saisonnalité reproductive.

Enfin, certains coûts liés à la socialité peuvent être modulés par le rang ou d'autres caractéristiques individuelles et des variations peuvent exister dans la saisonnalité des ressources effectivement ressentie par les individus d'un même groupe. Notamment, les ressources acquises par des individus subordonnés peuvent être moins nombreuses ou disponibles plus tardivement que pour un individu dominant (Figure 4K). Cet accès différencié aux ressources est en effet particulièrement observé dans les sociétés hiérarchiques où les femelles subordonnées bénéficient de nourriture moins abondante et de moins bonne qualité (Stockley & Bro-Jørgensen, 2011). Ces situations peuvent entrainer des coûts différents et donc des stratégies reproductives optimales différentes en fonction des individus, pouvant mener à une non-saisonnalité globale à l'échelle de la population, ou du moins à une saisonnalité moins intense. Ce type de variations inter-individuelles a par exemple été observé chez le renne (*Rangifer tarandus*) (Holand *et al.*, 2004) ou chez le chevreuil d'Europe (*Capreolus capreolus*) (Plard *et al.*, 2014) avec des naissances observées plus tôt chez les femelles dominantes ou chez les femelles plus longévives et plus lourdes (respectivement).

Déterminants de la saisonnalité reproductive et hypothèses testées

En mettant en avant des situations dans lesquelles la saisonnalité reproductive pourrait présenter des bénéfices limités et des coûts plus élevés, ce cadre théorique propose 11 hypothèses non exclusives pour expliquer l'évolution de la (non-)saisonnalité reproductive (Figure 4). Tout d'abord, l'écologie pourrait jouer un rôle majeur, avec une reproduction non saisonnière favorisée par un environnement moins saisonnier (H1), plus productif (H2), plus imprévisible (H3) et chez des espèces au régime alimentaire plus varié (« tampon écologique » - H4). L'histoire de vie pourrait également avoir façonné l'évolution de la non-saisonnalité reproductive, notamment à travers un étalement des coûts de la reproduction (H5), des durées de cycles reproductifs différentes d'un nombre entier d'années (H6), une mortalité juvénile élevée par rapport à la mortalité adulte (H7) et des capacités cognitives élevées permettant des innovations en matière de recherche de nourriture (« tampon cognitif » - H8). Enfin, la socialité peut également orienter vers une reproduction moins saisonnière à travers des comportements coopératifs comme l'approvisionnement non maternel (« tampon social » - H9), une compétition pour les ressources accrue entre individus (H10) ou des variations inter-individuelles dans l'accès aux ressources (H11).

4. Quelles méthodes pour étudier l'évolution de la saisonnalité reproductive ?

Cadre(s) d'étude : mammifères, primates, babouins

Pour étudier la saisonnalité de la reproduction, j'ai utilisé trois approches complémentaires, au potentiel de généralisation croissant, correspondant à des systèmes d'études de plus en plus variés. À l'échelle la plus large, j'ai étudié l'influence de l'écologie, de l'histoire de vie et de la socialité chez les mammifères. Ce groupe taxonomique est un sujet d'étude particulièrement intéressant dans le cadre de l'évolution de la saisonnalité de la reproduction. En effet, les mammifères ont une physiologie énergétique comprenant des phases de gestation et de lactation particulièrement énergivores et souvent prolongées (Speakman, 2008), ce qui rend la synchronisation de leur reproduction avec le pic de disponibilité des ressources fortement déterminante pour leur succès reproducteur. Leurs possibilités de migration pour éviter la saison difficile sont également plus limitées que celles d'autres groupes, comme les oiseaux (Salewski & Bruderer, 2007), ce qui favorise le développement de stratégies alternatives pour s'adapter aux cycles saisonniers. Malgré des bénéfices potentiels très importants de la saisonnalité reproductive pour les mammifères, ils présentent néanmoins une diversité remarquable dans la saisonnalité de leur reproduction (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021a, 2021b), y compris entre espèces phylogénétiquement proches (Sinclair *et al.*, 2000). Cette variabilité de saisonnalité reproductive fait écho à l'immense variété d'habitats (Mazel *et al.*, 2017), de traits d'histoire de vie (Bielby *et al.*, 2007), et de systèmes sociaux (Clutton-Brock, 2009) qui les caractérisent et en font d'excellents candidats pour tester le cadre théorique proposé. Pour des raisons de disponibilité des données et afin de limiter l'hétérogénéité écologique et biologique entre les espèces considérées au sein d'une même analyse, certains groupes de mammifères ne sont pas inclus dans cette étude. Des études spécifiques pourraient cependant apporter des éclairages supplémentaires importants, considérant notamment les caractéristiques biologiques et écologiques particulières de certains groupes, comme les mammifères marins (Stephens *et al.*, 2014), les mammifères volants (Szekely *et al.*, 2015), ainsi que les marsupiaux et les monotrèmes (Hamilton *et al.*, 2011).

Au sein des mammifères, les primates sont un sous-groupe taxonomique particulièrement intéressant pour étudier la saisonnalité de la reproduction. Ils présentent également une grande variabilité de saisonnalité reproductive (Campos *et al.*, 2017; Heldstab *et al.*, 2021) mais diffèrent par plusieurs aspects des espèces dont la saisonnalité reproductive est traditionnellement étudiée. Particulièrement, les études empiriques sur le sujet se sont longtemps concentrées sur des organismes solitaires, à histoire de vie rapide, et des régions tempérées, comme les passereaux (Bronson, 1985; Vatka *et al.*, 2014). Ce biais limite terriblement notre compréhension de la saisonnalité reproductive des espèces tropicales, sociales et à histoire de vie lente, comme les primates. Pourtant, les tropiques concentrent la majeure partie de la biodiversité globale (Myers *et al.*, 2000), ce qui appelle à une meilleure compréhension de la reproduction des espèces qui y vivent. Enfin, les espèces longévives et dont les cycles de reproduction s'étalent sur plusieurs années, comme les primates, pourraient apporter des éléments importants pour comprendre également l'évolution de la (non-)saisonnalité de la reproduction humaine.

Enfin, parmi les primates, les babouins (*Papio*) sont des espèces modèles intéressantes et originales pour étudier l'évolution de la saisonnalité reproductive. En effet, les espèces modèles utilisées traditionnellement se reproduisent souvent de façon saisonnière, tandis que les babouins sont, dans leur majorité, des espèces à la reproduction non saisonnière (Bercovitch & Berard, 1993; Bentley-Condit & E. O. Smith, 1997; Barrett *et al.*, 2006). Se concentrer sur un reproducteur non saisonnier constitue donc une approche nouvelle, qui pourrait permettre de mieux comprendre comment la saisonnalité de la reproduction pourrait émerger à partir d'une situation non saisonnière. Le genre *Papio* est particulièrement adapté pour répondre à cette question car il est caractérisé par une flexibilité phénologique, avec notamment une des espèces de babouin, le babouin kinda (*Papio kindae*) qui a une reproduction saisonnière (Petersdorf *et al.*, 2019). Les babouins forment également un genre de primates très étudié, avec de nombreuses données empiriques et de long-terme (Fischer *et al.*, 2019). Enfin, l'organisation sociale des babouins, et particulièrement la hiérarchie sociale qui les caractérisent, en font des modèles de premier choix pour étudier l'influence de la socialité sur l'évolution de la saisonnalité reproductive, notamment à travers l'effet du rang sur l'accès aux ressources (Post *et al.*, 1980).

Trois approches méthodologiques complémentaires

L'objectif de cette thèse est de proposer et de mettre à l'épreuve un cadre théorique complet et nouveau sur les déterminants écologiques, d'histoire de vie et sociaux de la

saisonnalité reproductive, à travers trois approches méthodologiques complémentaires, (i) une étude populationnelle, (ii) une étude théorique de modélisation et (iii) une analyse comparative.

L'étude populationnelle utilise des données de long terme issues d'une population de babouins chacma (*Papio ursinus*) vivant en savanes saisonnières à Tsaobis, en Namibie, pour mieux comprendre la non-saisonnalité reproductive observée chez cette espèce. Ce travail fait en effet suite à une étude antérieure ayant notamment mis en évidence l'existence de variations dans la survie des petits selon leur période de naissance (Dezeure *et al.*, 2021), questionnant ainsi la stratégie reproductive non saisonnière observée. Le volet populationnel de cette thèse se concentre donc sur les déterminants écologiques et sociaux de la non-saisonnalité reproductive. Il teste trois hypothèses non exclusives faisant partie du cadre théorique global proposé : la non-saisonnalité observée est le résultat d'une pression de sélection écologique au niveau populationnel, due à l'imprévisibilité de l'environnement (H3) ; elle est le résultat d'une pression de sélection sociale, au niveau du groupe, liée à la compétition entre individus et favorisant l'étalement des naissances (H10) ; elle résulte d'une pression de sélection à l'échelle individuelle, où des variations dans la manière dont les femelles sont affectées par les variations environnementales saisonnières entrainent des variations de stratégie reproductive et une perte de saisonnalité de la reproduction au niveau de la population (H11).

Le volet théorique constitue quant à lui un travail de modélisation centré sur les déterminants écologiques et d'histoire de vie de la saisonnalité reproductive. En utilisant le babouin jaune (*Papio cynocephalus*), comme modèle, dont la reproduction est non saisonnière dans la nature (Campos *et al.*, 2017), j'ai étudié les conditions d'apparition de la saisonnalité reproductive en induisant des variations artificielles de six traits écologiques et d'histoire de vie. Pour ce faire, j'ai évalué l'intensité de la saisonnalité reproductive selon les valeurs de ces 6 traits, en simulant diverses stratégies reproductives (avec différents degrés de saisonnalité) et en déterminant lesquelles étaient optimales. Grace à ce modèle d'optimisation réaliste et individu-centré, j'ai ainsi pu tester l'influence de 6 des 11 déterminants potentiels identifiés de la (non-)saisonnalité reproductive, à savoir : la saisonnalité environnementale (H1), la productivité environnementale (H2), l'imprévisibilité environnementale (H3), l'étalement des coûts de la reproduction (H5), la durée du cycle reproductif (H6), le taux de mortalité extrinsèque des juvéniles (H7). Cette approche est novatrice car jusqu'à présent, pratiquement aucune tentative n'avait été faite pour modéliser les déterminants évolutifs de la saisonnalité de la reproduction. En effet, si quelques modèles ont cherché à modéliser différentes stratégies de reproduction en

milieu saisonnier (Tökölyi *et al.*, 2012; Stephens *et al.*, 2014; Kristensen *et al.*, 2015), seulement un, à ma connaissance, s'est penché sur la saisonnalité de ces stratégies de reproduction (Sun *et al.*, 2020), sans néanmoins chercher à mettre en évidence des déterminants potentiels autres que la saisonnalité environnementale. Ce volet théorique a été complété par un stage de Master 2 consistant en une adaptation du modèle à une espèce à l'histoire de vie très différente, celle du sanglier (*Sus scrofa*), qui a notamment permis de mettre en évidence l'importance de l'histoire de vie dans l'évolution de la (non-)saisonnalité reproductive et en particulier de l'étalement des coûts reproductifs (H5).

Enfin, le volet comparatif s'est appuyé sur deux jeux de données, utilisant des mesures quantitatives différentes d'intensité de saisonnalité reproductive. Le premier, hautement résolu, utilise les statistiques circulaires pour déterminer, à partir de distributions annuelles des naissances collectées dans la littérature, la longueur du vecteur résultant (r) comme mesure continue de l'intensité de la saisonnalité reproductive chez 132 populations de 93 espèces de primates. Le second, à plus large échelle mais moins résolu, compile les données publiées pour 633 espèces de cinq ordres ou sous-ordres de mammifères, les primates, mais aussi les carnivores, les rongeurs, les lagomorphes et les ruminants (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021a, 2021b), en utilisant une mesure catégorielle de l'intensité de la saisonnalité reproductive. Après avoir assemblé un large jeu de données sur l'écologie, l'histoire de la vie et la socialité des mêmes espèces, j'ai pu tester 8 hypothèses du cadre théorique proposé, dont les trois dernières qui n'avaient pas encore été testées dans les volets précédents (hypothèses des « tampons » H4, H8 et H9). En plus de confirmer l'effet traditionnellement observé de la latitude, j'ai ainsi pu tester l'influence de la saisonnalité environnementale (H1), de la productivité environnementale (H2), de l'imprévisibilité environnementale (H3), de la diversification du régime alimentaire (« tampon écologique » – H4), de l'étalement des coûts de la reproduction (H5), de l'infanticide (comme proxy du taux de mortalité extrinsèque des juvéniles – H7), du nombre d'innovations alimentaires (« tampon cognitif » – H8) et de l'approvisionnement non maternel (« tampon social » – H9). Des données moins résolues (durée de la période des naissances et catégorisation binaire de la saisonnalité) ont également été compilées sur les primates, ainsi qu'un troisième jeu de données similaire, compilé sur les artiodactyles (en excluant les cétacés). L'ensemble de ces données, qui concernent en tout 477 populations de 352 espèces de primates et d'artiodactyles, ont été compilées avec l'aide de 5 étudiants de Licence 2. Les données complémentaires qui n'ont pas encore été utilisées dans cette analyse comparative (c'est-à-dire l'ensemble des données sur les artiodactyles et les données peu

résolues sur les primates) ne sont pas explicitées dans ce manuscrit mais pourront faire l'objet d'études comparatives futures.

Au-delà de présenter une gradation dans leur potentiel de généralisation due aux sujets étudiés, ces trois approches sont complémentaires dans leur manière d'exploiter la variabilité des traits associés aux hypothèses testées. En effet, l'étude populationnelle utilise des données réelles empiriques de long terme sur une population identifiée : ce sont les variations temporelles existantes des traits écologiques et sociaux testés qui permettent de mettre en évidence leur effet sur la saisonnalité de la reproduction. Dans le cas du volet théorique de modélisation, des variations artificielles des traits écologiques et d'histoires de vie testés sont induites, sans qu'elles ne représentent une situation réelle existante par ailleurs (par exemple un autre habitat ou une autre espèce). La possibilité de faire varier un seul paramètre tout en conservant les autres constants donne la possibilité de tester l'effet potentiel individuel de chacun de ces traits sur l'intensité de la saisonnalité reproductive et de démontrer une causalité au sein du modèle : c'est bien la variation d'un paramètre d'entrée qui entraine la variation d'un paramètre de sortie. Enfin, l'analyse comparative utilise cette fois les variations réelles moyennées entre espèces et entre populations de ces traits écologiques, d'histoire de vie et sociaux, en les replaçant sur un arbre phylogénétique. En exploitant leur très large gamme de variations naturelles, mais sans toutefois pouvoir s'affranchir des covariations observées entre ces traits d'intérêt, elle permet cette fois de mettre en évidence l'influence réellement observée de ces traits sur la saisonnalité reproductive. Une des forces de cette approche comparative est qu'elle s'inscrit temporellement à une échelle évolutive (grâce au nombre important d'espèces considérées), venant compléter la temporalité écologique exploitée dans l'approche populationnelle grâce aux données de suivi de long terme.

Les trois chapitres de cette thèse reprennent ces trois approches méthodologiques, présentées par ordre chronologique et par potentiel de généralisation croissant. Le premier chapitre présente donc l'étude populationnelle, le second chapitre l'approche théorique de modélisation et le troisième l'analyse comparative. Les travaux supplémentaires de modélisation réalisés dans le cadre d'un stage de Master 2 sont présentés en Annexe 1, ainsi qu'un article de vulgarisation scientifique corédigé durant cette thèse (Annexe 2).

CHAPITRE 1 : APPROCHE POPULATIONNELLE

Evolutionary determinants of non-seasonal breeding in wild chacma baboons

Jules Dezeure[1], **Lugdiwine Burtschell[1,2]**, Alice Baniel[3], Alecia J. Carter[4], Bernard Godelle[1], Guy Cowlishaw[5, †] & Elise Huchard[1, †]

[1]Institute of Evolutionary Sciences of Montpellier (ISEM), Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France

[2] AgroParisTech, Paris, France

[3]Department of Anthropology, Stony Brook University, Stony Brook, NY, USA

[4]Department of Anthropology, University College London, London, UK

[5]Institute of Zoology, Zoological Society of London, Regent's Park, London NW1 4RY

†equal contributions

Article published in The American Naturalist (2023): https://doi.org/10.1086/722082

Abstract

Animal reproductive phenology varies from strongly seasonal to non-seasonal, sometimes among closely related or sympatric species. While the extent of reproductive seasonality is often attributed to environmental seasonality, this fails to explain many cases of non-seasonal breeding in seasonal environments. We investigated the evolutionary determinants of non-seasonal breeding in a wild primate, the chacma baboon (*Papio ursinus*), living in a seasonal environment with high climatic unpredictability. We tested three hypotheses proposing that non-seasonal breeding has evolved in response to (1) climatic unpredictability, (2) reproductive competition between females favoring birth asynchrony, and (3) individual, rank-dependent variations in optimal reproductive timing. We found strong support for an effect of reproductive asynchrony modulated by rank: (i) birth synchrony is costly to subordinate females, lengthening their interbirth intervals, (ii) females alter their reproductive timings (fertility periods and conceptions) in relation to previous conceptions in the group, and (iii) the reported effect of birth synchrony on interbirth intervals weakens the intensity of reproductive seasonality at the population level. This study emphasizes the importance of sociality in mediating the evolution of reproductive phenology in group-living organisms, a result of broad significance for understanding key demographic parameters driving population responses to increasing climatic fluctuations.

Keywords: Primate, reproductive seasonality, reproductive phenology, reproductive suppression, paternal care, female-female competition.

Introduction

Reproduction is energetically costly, and many species therefore adjust the timing of their reproduction, referred to as reproductive phenology, to seasonal fluctuations in food availability (Boyce 1979). Reproductive seasonality, the temporal clustering of reproductive events in one period of the annual cycle (Lindburg 1987), is widespread taxonomically and geographically (Brockman and van Schaik 2005; Bronson 2009), and usually characterized by the timing and width of the birth peak. Although non-seasonal breeders can reproduce at any point in the annual cycle (unlike seasonal breeders, who experience a period without any births), non-seasonal breeding populations may still exhibit a seasonal peak in the annual distribution of births (Janson and Verdolin 2005).

Ultimate explanations for seasonal reproduction have largely assumed that variation in the intensity of reproductive seasonality reflects variation in the intensity of environmental seasonality (Rutberg 1987; Conover 1992; Di Bitetti and Janson 2000). However, numerous sympatric species exhibit a range of reproductive schedules despite sharing the same climate. For example, in the Serengeti National Park (Tanzania), the korrigum *Damascilus korrigum* is a highly seasonal breeder while the phylogenetically related hartebeest *Alcelaphus buselaphus* is not, and seasonal breeders vary widely in the timing and length of their breeding season (Sinclair et al. 2000). More generally, numerous species living in highly seasonal environments breed year round (Burthe et al. 2011; Swedell 2011; Campos et al. 2017). Overall, the intensity of environmental seasonality is not always a reliable predictor of a species' reproductive seasonality.

Several additional predictors of seasonal breeding could be considered. First, if the height and/or the timing of the annual food peak vary between years, individuals may benefit from maintaining a flexible reproductive schedule (Colwell 1974; van Schaik and van Noordwijk 1985; Loe et al. 2005). For example, across 38 ungulate species, the intensity of seasonal breeding decreases with increasing seasonal unpredictability, i.e., inter-annual variation in the timing and strength of environmental seasonality (English et al. 2012). In environments where within-year (seasonal) variations are negligible compared to between-year (non-seasonal) variations, individuals adjusting their reproductive events with relative flexibility might be favored to exploit the unpredictable food peak opportunistically (van Schaik and van Noordwijk 1985); this flexibility may cause the absence of reproductive seasonality. Yet, few studies have asked whether seasonal predictability could represent an evolutionary driver of reproductive seasonality.

Second, social factors might further affect reproductive seasonality by modulating reproductive synchrony, the 'phenomenon caused by biological interactions to produce a tighter clustering of reproductive events than environmental seasonality alone' (Ims 1990; page 135). Synchronizing births in order to satiate predators is a common anti-predator adaptation producing extreme reproductive synchrony for numerous species, including some ungulates (Rutberg 1987; Ims 1990; Sinclair et al. 2000; Canu et al. 2015) and squirrel monkeys (Boinski 1987). Sociality could also lead to the reverse pattern where reproductive events are staggered to decrease reproductive competition over access to mates, paternal care or food (Wiebe et al. 1995). For instance, estrus asynchrony has been reported in both seasonal breeding ring-tailed lemurs (*Lemur catta)* (Pereira 1990) and non-seasonal breeding chimpanzees (*Pan troglodytes)* (Matsumoto-Oda et al. 2007), apparently allowing females greater mate choice by decreasing female mating competition.

Third, individual variation in reproductive seasonality might also occur, leading to non-seasonal breeding across the population as a whole. This is especially true in hierarchical societies, where dominant females often have privileged access to resources and may subsequently exhibit earlier age at first reproduction, shorter interbirth intervals, higher offspring survival and increased longevity (Clutton-Brock and Huchard 2013; Stockley and Bro-Jørgensen 2011). The consequences of rank-related variation in foraging success and life history traits on reproductive seasonality have not been studied, but may mediate both the effects of environmental variation and group reproductive synchrony described above. If females compete mainly over food, we should detect rank-related variation in sensitivity to environmental fluctuations. If females compete mainly over mating opportunities and/or paternal care, we should detect rank-related variation in sensitivity to group synchrony.

Here, we propose three non-exclusive hypotheses that could explain the evolution of non-seasonal reproduction. (H1) The 'non-seasonal environment hypothesis' proposes that the absence of reproductive seasonality stems from a population-level factor, namely non-seasonal (i.e. between-year) environmental fluctuations. (H2) The 'group asynchrony hypothesis' proposes that the absence of reproductive seasonality results from a group-level factor, where females within a group stagger their reproductive events to minimize reproductive synchrony in response to reproductive competition. (H3) The 'social rank hypothesis' proposes that an individual-level factor, namely social rank, leads to the absence of reproductive seasonality at the population level

because there are dominance-related differences in how females are affected by seasonal and non-seasonal environmental variation (H3a), and/or reproductive synchrony (H3b).

Our study model is a wild social primate, the chacma baboon (*Papio ursinus*). Focusing on a long-lived mammal in the tropics will bring a fresh perspective on the breeding seasonality literature, which is biased towards short-lived passerines in northern temperate climates (Verhulst and Nilsson 2008; Bronson 2009; Varpe et al. 2009). In addition, the selective pressures affecting breeding seasonality in tropical latitudes, where the environment is characterized by more unpredictable rainfall (Feng et al. 2013), have been less studied. Extensive variations in patterns of reproductive synchrony occur across primate populations (Ostner et al. 2008; Gogarten and Koenig 2013), and may reflect female reproductive competition (Beehner and Lu 2013). Finally, social primates such as baboons, which live in large multimale-multifemale groups where the female dominance hierarchy is linear and affects foraging success and reproductive performance (Pusey 2012), may provide a valuable model for understanding rank differences in sensitivity to environmental and social factors likely to lead to individual variations in seasonal breeding strategies. In our study population, a recent study showed that baboons breed year-round despite living in a seasonal environment and revealed fitness variations associated with seasonal birth timing (Dezeure et al. 2021*a*). It hence raises the question of the nature of the benefits of non-seasonal breeding.

We tested these three hypotheses according to their predicted effects on (1) females' fitness, assayed by: female interbirth interval (IBIs) and offspring survival until weaning; and (2) on reproductive timings, assayed by the monthly probabilities of cycle resumption and conception (see Table 1 below). Under the non-seasonal environment hypothesis (H1), we predicted that female reproduction should be particularly sensitive to unpredictable environmental variations (i.e. deviations from seasonal averages), such that an unusually low amount of food for a given season should lead to longer IBIs, higher infant mortality, and lower probabilities of cycling resumption and conception. This may occur on top of the effects of predictable, seasonal variations. Under the reproductive synchrony hypothesis (H2), female reproduction should be responsive to the degree of reproductive synchrony in the group, such that higher group synchrony should lead to longer IBIs, higher infant mortality, and lower probabilities of cycling resumption and conception. Under the social rank hypothesis, lower-ranking females should be more restricted in their access to food resources (H3a), or experience greater costs of reproductive synchrony (H3b), such that the respective negative effects of food scarcity and group

synchrony on IBI, infant mortality, cycle resumption, and conception would be greater for subordinate females.

Methods

Field site and population

Data were collected between 2005 and 2019 from three habituated groups of wild chacma baboons (J and L since 2005, and M, a fission group from J, since 2016) living on the edge of the Namib Desert at Tsaobis Nature Park (22°23S, 15°44'50E) in central Namibia. The Tsaobis environment is characterized by steep rocky hills descending towards alluvial plains, and crossed by the ephemeral Swakop riverbed (Cowlishaw and Davies 1997). It is a strongly seasonal environment: the desert vegetation responds quickly to the austral summer rains, which usually fall between December and April, and then dies back during the dry winter months (Dezeure et al. 2021*a*). The annual rainfall is sparse and highly variable between years. Each year, a field season of variable length (mean = 137 days, range: 57-240 days) was conducted, mainly during the dry winter season (between May and October). The groups were followed on foot from dawn to dusk on a daily basis, allowing us to collect demographic and behavioral data, as well as GPS locations.

Individual data

A female was considered adult when she reached menarche. The reproductive state of each adult female was monitored on a daily basis. A female could be assigned as: (i) lactating, for the period until the female resumed cycling after an infant birth; (ii) cycling, including both swollen females in estrus (i.e., sexually receptive with a perineal swelling) and non-swollen females (i.e. at other stages of their menstrual cycle); (iii) pregnant, with pregnancy being determined *post hoc* following an infant's birth when field observers were absent around conception, and encompassing the six months between the conceptive cycle and the birth. Alternatively, when observers were present, a conception was determined based on the interruption of cycling combined with the subsequent reddening of female paracallosal skin following the first third of pregnancy, and was usually confirmed by a birth. Both methods may miss early abortions, which would be hard to distinguish from natural variations in menstrual cycle length. The first post-partum cycle (i.e. cycle resumption) is the first cycle following an infant's

birth, when the female resumes cycling after lactation. The exact date of the cycle resumption corresponds to the first day of estrus of the first post-partum cycle, i.e. the first day when a sexual swelling is recorded. The dates of these reproductive events were known with accuracy when they were recorded by field observers, and were otherwise estimated using the methods detailed below.

For females born after 2005, their dates of births were either witnessed in the field or estimated with relative precision (see below). For females born before 2005, age was estimated through dentition, using both tooth eruption schedules and tables of molar wear (Huchard et al. 2009; Kahumbu and Eley 1991).

Females' parity was determined using long-term life history data and defined as: nulliparous (before the birth of her first infant), primiparous (between the birth of her first and second infant) and multiparous (after the birth of her second infant).

Female social rank was established annually for each group using *ad libitum* and focal observations of agonistic interactions between adult females: supplants, displacements, attacks, chases and threats (Huchard and Cowlishaw 2011). We computed a linear hierarchy using Matman 1.1.4 (Noldus Information Technology, 2013), and then converted to a relative rank to control for group size. Each female was thus assigned one rank per year, ranging from 0 (lowest ranking) to 1 (highest ranking).

Each year, we also computed the number of adult females in each group. A female was considered in the group each year if she was present for more than half of the annual field season.

Individual reproductive data

To test our hypotheses, we considered two measures of female fitness, namely the interbirth interval ('IBI') duration and offspring mortality before weaning, and two measures of the timing of female reproduction, namely the monthly probabilities of conception and of cycle resumption.

As baboons are not followed throughout the year at Tsaobis, we had to estimate dates of conceptions, births and cycle resumptions in a number of cases. The dates of those unobserved events—as well as the number of days of uncertainty around those events—were established using a combination of photographs and field observations of infant fur and skin color (ears, eye contours, hands and feet, muzzle, muzzle tip, and ischial callosities), following a protocol detailed

in a recent study (Dezeure et al. 2021*b*). In all, we generated a sample of 241 conceptions, with a median uncertainty of 10 days (range: 0-164 days) (Supplement, Table S1); 215 births, with a median uncertainty of 10 days (range: 0-153 days); and 155 cycle resumptions, with a median uncertainty of 93 days (range: 0-272 days), between 2005 and 2019. The uncertainty of each reproductive event date has been considered in all analyses (see Supplement, Section S1).

We defined interbirth intervals (IBIs) as the number of days between two consecutive live births of a mother. We only considered IBIs for which the first infant reached weaning (i.e. survived until 550 days old) (Gesquiere et al. 2017), because females resumed cycling rapidly after their infant's death (median = 21 days, range = 9-51, n = 9 observed deaths), and their IBIs would have been shortened regardless of environmental or social factors. This age threshold (550 days) was estimated to be the maximum length of post-partum anestrus in our population (Dezeure et al. 2021*a*), and presumably reflected the upper threshold of weaning age, assuming that females who resumed cycling had weaned their offspring (Lee et al. 1991; Saltzman et al. 2011; Borries et al. 2014). We further removed one IBI where the infant closing the IBI was stillborn (because it might have been due to premature delivery). We computed a total of 120 IBIs from 43 adult females, ranging from 397-1132 days with a mean of 678 days (SD = 128).

For each infant born between 2005-01-01 and 2018-08-01, we investigated whether it died (yes/no) before weaning, i.e. reaching 550 days of age. Death was recorded when a corpse was observed or when the infant had been missing in the group for five consecutive days. Infants born later than August 2018 were not considered as their survival outcome at 550 days was unknown. Four infants that disappeared between two consecutive field seasons (in the absence of observers) were omitted because we could not establish whether the age of death was before or after 550 days. In our final dataset, a total of 39 of 195 infants died before reaching 550 days of age, with mortality occurring at a median age of 74 days (range 1-284 days, n = 17 known dates of death).

Characterization of environmental variation

We first considered four aspects of environmental variation at Tsaobis: the temperature, rainfall, vegetation cover (food availability) and photoperiod (daytime length) (see Supplement, Section S2). However, we found that our indicator of food availability (vegetation cover) was always selected as the best environmental variable affecting reproductive success and timings (see Supplement, Sections S2, S3 and S4, for further details on the selection of this variable).

Therefore, we only present in the main text the methods and results associated with food availability.

We used the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) as a measure of vegetation cover and therefore food availability. NDVI is computed using the near-infrared and red light reflected by the surface of an area and measured with satellite sensors; it produces a quantitative index of primary productivity with higher values corresponding to a higher degree of greenness (Didan et al. 2015). It has previously been used as an indicator of habitat quality for the Tsaobis baboons (Baniel et al. 2018*a*; Dezeure et al. 2021*b*) and other baboon populations (Zinner et al. 2001). We computed home ranges for each group using kernel density estimates and the adehabitatHR package ('kernelUD' function) (Calenge 2006) based on the daily 30-min GPS locations from 2005-2019 (in Figure 1, we plotted NDVI values for the J group home range; the two other groups' range showed identical patterns). We then extracted the mean NDVI per 16 day-period on a 500 m × 500 m resolution (these 16-days windows are imposed by the resolution of the NASA datasets) across these periods using the MODIS13A1 data provided by NASA (Didan et al. 2015) within these home ranges. Daily NDVI was computed by linear interpolation and then averaged to obtain a monthly value (see also Dezeure et al. 2021*a*).

In subsequent analyses, to test the influence of environmental unpredictability on baboon reproductive seasonality, we disentangled seasonal from non-seasonal variations of NDVI (Figure 1A). To achieve this, and for each month of the calendar year, we first computed seasonal variation using the mean monthly NDVI values across all 15 years of study, and labelled this variable 'NDVI_S'. We then computed non-seasonal variation as the differences between each actual monthly value in a given year and this mean monthly value across years, and labelled this variable 'NDVI_NS'. For example, for L group in January, NDVI_S=0.140. This refers to the NDVI value observed in January averaged across years throughout the study period (2005-2019). In January 2005, when NDVI=0.158, we calculated NDVI_NS=0.018 (i.e. 0.158 minus 0.140). This positive value of NDVI_NS indicates that the habitat in January 2005 was greener than for an average month of January. More broadly, seasonal variables reflect within-year variation only (predictable variations, consistent between years), while non-seasonal variables reflect between-year variation only (unpredictable, inconsistent between years).

Statistical analyses

We tested our three hypotheses about the causes of non-seasonal breeding in a series of four models (Table 1). Models 1 and 2 tested our hypotheses in relation to their effects on female fitness, using two measures: IBI and infant mortality, respectively. Models 3 and 4 tested our hypotheses in relation to their effects on female reproductive timings, again using two measures: the timing of cycle resumption and probability of conception, respectively.

Models 1 and 2

For Model 1, exploring the length of the IBI following the birth of an infant (in days), we ran a linear mixed model (LMM), while for Model 2, exploring the probability of infant mortality before weaning (i.e. before 550 days), we ran a generalized linear mixed model (GLMM) with a binomial error structure (see also Supplement, Section S3). The identity of the female/mother was included as a random effect to control for the non-independence of observations of the same female/mother. Both models comprised the following fixed effects.

First, to test our hypotheses, we included *: (i) non-seasonal environmental variation (NDVI_NS)*. Under the non-seasonal environment hypothesis (H1), female reproductive performance should be highly sensitive to non-seasonal environmental variations in an environment with important between-year fluctuations of rainfall and food availability. Therefore, we expected females to have longer IBIs and higher offspring mortality before weaning when monthly food availability was lower than average for those months (i.e. accounting for seasonal variation). We estimated the non-seasonal environmental variation using the NDVI_NS variable described above. We averaged NDVI_NS across the whole period spanning the IBI for Model 1, and from conception to 550 days of age (for live infants) or to death (for dead infants) for Model 2. (ii) *Reproductive synchrony.* Under the asynchrony hypothesis (H2), we expected that when reproductive synchrony increased, IBI would be longer and infant survival would be lower. In both models, we considered as a proxy of reproductive synchrony the number of infants born in the same group, in a given time window of variable length around the birth of the focal infant. We computed the number of infants born *x* months before, *x* months after, and *x* months surrounding the birth of the focal infant, where *x* = 1, 2, 4 = or 6 months for a total of 12 variables. We identified the best of these twelve variables as the one minimizing the AIC of a model including only this fixed effect (but controlling for all random effects) for each of our two response variables. We then incorporated this best-synchrony variable, which was the number of infants born in the

4 months surrounding the birth of the focal infant (i.e. 2 months before and 2 months after) for IBI, and the month after for infant mortality, into the full model (see also Supplement, Section S3). *(iii) Interactions between female rank and both seasonal (see metric below) and non-seasonal (NDVI_NS) environmental variations*. Under the social rank hypothesis (H3a), we expected lower-ranking females to suffer higher fitness costs during environmental harshness. *(iv) Interaction between female rank and reproductive synchrony*. Under the social rank hypothesis (H3b), we expected lower ranking females to suffer higher fitness costs when reproductive synchrony in the group was higher.

Second, as control variables, we included: (i) *Seasonal environmental variation*, to control for those seasonal variations that are known to affect individual fitness, even for this non-seasonal breeder (Dezeure et al. 2021*a*). Seasonal environmental variation at Tsaobis is unimodal, with one rainy season followed by one food peak per year, in a pattern that is by definition periodic with a period of one year. Because such periodic variation can be represented by sine waves (English et al. 2012*b*; Rickard et al. 2012), which allow for the introduction of a circular variable into a multivariate model (See Supplement, Section S2), we used a sine term of the birth date of the focal infant to describe the timing of that infant's birth in the annual cycle (in radians). We used only one harmonic and changed the phase value ϕ (to 0, $\pi/6$, $\pi/3$, $\pi/2$, $2*\pi/3$ or $5*\pi/6$), to account for potential phase shifts across the year (see Supplement, Sections S3 and S4) (Dezeure et al. 2021*b*). For these models, we could not average NDVI_S to capture seasonal environmental variation across extended periods such as the mean duration between two births (for IBI) and between conceptions and weaning (for mortality) because those equal two years on average (and thus an average of two years would be constant for every individual). Nonetheless, the sine wave with the best phase was highly correlated with seasonal fluctuations of NDVI (phase = $5*\pi/6$, for J group, Pearson correlation test: $R = -0.92$, $t = -31.5$, $p < 0.001$) so we used only this fixed effect to capture seasonal environmental variation. (ii) *The number of adult females in the group* during the birth year of the focal infant, which is an indicator of within-group competition. A reduction in group size is often associated with an increase of primate (including baboon) female fertility, in particular by shortening IBI (Altmann and Alberts 2003; Borries et al. 2008). There may be an optimum in group size which makes living in both small and large group costly in terms of reproduction (Markham et al. 2015). Therefore, we tested both the quadratic and simple effect of the number of adult females in the group by selecting the full models (i.e. with all random and fixed effects except the reproductive synchrony variable and the rank interaction terms) with the lowest AICs. We selected the quadratic effect for Model 1 and the simple effect for Model 2. (iii)

Group identity, to control for possible differences between social groups. (iv) *Maternal social rank* during the birth year. Lower-ranking females were expected to have longer IBIs and lower infant survival (Bulger and Hamilton 1987; Gesquiere et al. 2017; Dezeure et al. 2021a). (v) *Maternal parity.* Primiparous females have not yet achieved full body size and may lack the relevant experience to provide optimal offspring care in comparison to multiparous females. Consequently, they could have longer IBIs, and their offspring could face a higher mortality probability (Altmann and Alberts 2005; Gesquiere et al. 2017). (vi) *Infant sex.* We expected mothers of males to have longer IBIs than mothers of female infants, and possibly lower survival, in this sexually dimorphic species (Bercovitch and Berard 1993; but see Cheney et al. 2004; Gesquiere et al. 2017).

For Model 1, the IBI model, we also included a quadratic effect of female age (years). Following Gesquiere et al. (2017), we expected both younger and older females to have longer IBIs. We kept parity as fixed effect in the IBI model for consistency, and after checking for the absence of collinearity between our fixed effects (parity and female age) in our model (vif < 2).

Models 3 and 4

In the case of Models 3 and 4, because seasonal reproduction is usually characterized by a mating season (determined by the seasonality of female fertility or sexual receptivity) and/or a birth season (determined by the seasonality of conceptions), we tested our hypotheses in relation to both the monthly timing of cycle resumptions, i.e., the beginning of the mating period for each female (Model 3), and the monthly timing of conceptions (Model 4). We did not analyze births because conceptions and births were highly dependent in our dataset (most conceptions had been estimated based on the dates of birth), and because females should have more flexibility to adjust the timings of conceptions than births.

To calculate the 'cycle resumption' response variable (Model 3), we assessed the monthly probability that a female would resume cycling during those time windows in which cycle resumption was possible, i.e., following the post-partum anestrus period, which lasts between 223 to 550 days in our population (7-18 months). During the 14 years of study and for each female, we considered only those months that were included within this window of possibility (7-18 months after each birth) and coded 0 if she did not commence cycling in a given month, and 1 if she did. Similarly, to calculate the 'conception' response variable (Model 4), we considered whether a female was cycling during each month of the 14 years of study, and for each cycling

month coded 0 if she did not conceive and 1 if she did. For each model, we ran a GLMM with a binomial error structure, with the identity of the female set as a random effect.

Regarding our predictors, there were several differences in our approach between Models 1 and 2 versus Models 3 and 4, reflecting their different foci on fitness and timing effects respectively. First, we used a different proxy of reproductive synchrony in Models 3 and 4: the 'monthly number of conceptions' in the same group as the focal event.

Second, the effects of environmental variations (NDVI_S and NDVI_NS) and group reproductive synchrony (number of conceptions per month) on the timing of cycle resumptions and conceptions may operate over various time periods. We thus used a moving-window approach to consider possible time period effects (van de Pol et al. 2016). For our two environmental variables, we identified the best time window testing periods covering 0 to over 12 months prior to the focal event using an AIC-based selection procedure in a univariate mixed model containing only the fixed effect of interest (see Supplement, Figure S1 and Section S4). We then added the best variable as a fixed effect in our final multivariate model. For group reproductive synchrony, we investigated the effects of the number of conceptions *x* months before (labelled 'Xb' and in blue in Figure 2), *x* months after (labelled 'Xa' and in green in Figure 2), and *x* months surrounding (labelled 'Xs' and in red in Figure 2), with x=1, 2, 4 or 6 months, resulting in 12 different models for each response variable. Details on these procedures are given in Figure 2 and in the Supplement, Section S4. Note that a female's probability of conceiving can, in theory, be related to the future conceptions of her group mates; specifically, if a subordinate female has her probability of conception reduced due to the harassment of a higher-ranking lactating female who resumes cycling shortly thereafter (Baniel et al. 2018*b*).

To test our hypotheses, the fixed effects in both models comprised: (i) *Non-seasonal environmental variations (NDVI_NS).* Under the non-seasonal environment hypothesis (H1), we expected the probabilities of cycling resumption and conception to increase when the food availability was higher than average for this particular time of the year. (ii) *Reproductive synchrony*. Under the asynchrony hypothesis (H2), we expected the probabilities of cycling resumption and conception to increase when the group synchrony decreased. (iii) *Interactions between female rank and environmental variations (both seasonal and non-seasonal)*. Under the social rank hypothesis (H3a), we expected that higher-ranking females would be less sensitive to environmental variation than lower-ranking ones. (iv) *Interaction between reproductive synchrony and female rank*. Under the social rank hypothesis (H3b), we expected that higher-

ranking females would be less sensitive to group reproductive synchrony than lower-ranking ones.

As control variables we also included: (i) *Seasonal environmental variations (NDVI_S)*. Even for non-seasonal breeders, the intensity of the seasonal environment (regardless of its non-seasonal variation) could affect both the probability to resume cycling and to conceive for females (Cheney et al. 2004). In this population, the annual conceptive peak occurs at the end of the rainy season (Dezeure et al. 2021*a*) and we therefore expect seasonal environmental variation to affect conception probabilities. (ii) *The number of adult females in the group* during the year of the reproductive event. We expected to find a negative effect of this indicator of within-group competition on the probability of conception (Bulger and Hamilton 1987; Beehner et al. 2006; Roberts and Cords 2013), and possibly on cycle resumption timings. As for Models 1 & 2, we tested both the quadratic and simple effect of the number of adult females in the group by selecting the full models (i.e. with all random and fixed effects, except the reproductive synchrony variable and the rank interaction terms) with the lowest AICs. The simple effect was selected for both Models 3 & 4. (iii) *Group identity*, to control for possible differences between social groups. (iv) *Female rank*. Higher-ranking females could exhibit a higher probability of conception, even if this has not been found in previous baboon studies (Wasser et al. 1998; Beehner et al. 2006; Gesquiere et al. 2017). (v) *Female parity*. Nulliparous and primiparous females often have lower reproductive performances than multiparous females, in particular a lower probability of conception (Gesquiere et al. 2017).

Statistical tests

Statistical analyses were conducted in R version 4.0.2 (R Core Team, 2018). To test our hypotheses with our four mixed models, we used the 'lmer' (for LMM, i.e. Model 1) or 'glmer' (for binomial GLMMs, i.e Models 2, 3 and 4) function of the lme4 package (Bates et al. 2015). The distribution of residuals were checked using the 'qqPlot' function of the car package for LMMs (Fox et al. 2019) and using 'simulateResiduals' from DHARMa package for binomial GLMMs (Hartig 2020). All quantitative variables were z-transformed to have a mean of zero and a standard deviation of one in order to facilitate model convergence. When the fits obtained were singular, we double-checked the results by running the exact same models with a Bayesian approach, using the 'bglmer' function from the blme package (Dorie 2015). To diagnose the presence of multicollinearity, we calculated the variance inflation factor (VIF) for each of the predictors in each full model using the vif function of the R car package (Fox et al. 2019). These VIFs were < 2.5

across all our final models. We also removed from the models presented in the main text the non-significant interactions, in order to interpret the estimates of the simple effects (and when an interaction was significant, we also tested the significance of the simple effects without their interaction term, and present the results where necessary). During the model selection process (see Supplement, Sections S3 and S4), some variables had very close AIC values (ΔAIC < 2, see Supplement, Tables S2 and S3) suggesting that they were equally supported. In such cases, we re-ran the final model by including the variable with the second lowest AIC value (instead of the variable with the lowest AIC value) to check whether it would affect our results. We found that the results were qualitatively similar and this extra step can be found in the code uploaded into the Dryad Digital Repository https://doi.org/10.5061/dryad.dr7sqvb1n (Dezeure et al. 2022).

Uncertainty in the dates of conceptions, births, and cycle resumptions were taken into account in all models, by running 1000 models with randomized dates (Supplement, Section S1). We pooled the 1000 obtained estimates for each fixed effect of each model using Rubin's rules (Van Buuren and Groothuis-Oudshoorn 2011). Briefly, the estimates are simply averaged, but not their standard errors, as both the variation between imputations and within an imputation must be taken into account (see Supplement, Section S1 for more details on such computations). We thus extracted and presented in the Results section (Tables 2-5) the mean estimates and their pooled standard errors, along with their 95% confidence intervals and associated P-values. Only those fixed effects whose confidence intervals did not cross zero and whose P-values < 0.05 were treated as having support.

Results

We tested our three non-exclusive hypotheses using four models to explain the evolution of non-seasonal breeding, focusing on two fitness parameters (IBI and infant mortality before weaning, Models 1 and 2) and two timings of reproductive events (cycle resumption and conception, Models 3 and 4). See Table 1 for a summary of predictions and results. Below we describe the support for each hypothesis based on the results across the four models.

Minimal support for the non-seasonal environment hypothesis (H1)

Non-seasonal NDVI variation (NDVI_NS), despite being substantial at Tsaobis (Figure 1A), had no effect on our first indicator of reproductive performance: IBI (Table 2). However, survival to weaning was lower for infants who were raised in relatively bad periods in terms of food availability (Table 3, Figure 1C), in support of H1. Non-seasonal variation of NDVI did not affect the timing of cycle resumption (Table 4), or probability of conception (Table 5), and thus failed to support H1 in these models. In contrast, we found various effects of seasonal environmental variation, either expressed by the sine term derived from the infant date of birth (for IBI and infant mortality, Tables 2 and 3) or by seasonal NDVI variation (for conception, Table 5 and Supplement, Figure S2). However, we did not detect any effect of seasonal environment variation on cycle resumption timings (Table 4). In all, we found more effects of seasonal than non-seasonal environmental variation on baboon reproduction.

Minimal support for the reproductive asynchrony hypothesis (H2)

We found no effect of reproductive synchrony on IBI (Table 2), infant mortality (Table 3), or the timing of cycle resumption (Tables 4 and S2), contrary to H2. Moreover, the influence of reproductive synchrony on the probability of conception was positive, contrary to H2 (Table 5; without the interaction between rank and reproductive synchrony, estimate = 0.28, SE = 0.08, 95% CI = [0.11, 0.44], P-value = 0.001). Additional analyses were run to characterize female's temporal sensitivity to others' conceptions. First, we found that conception likelihood is better explained by the mean number of conceptions occurring before, rather than around or after, the focal event (Figure 2C). Second, conception likelihood is better explained by the mean number of conceptions occurring 4 or 6 than 1 or 2 months before (Figure 2C). Taken together, our results indicate that female conceptive probability responds more to past than current or future numbers of conceptions in the group.

Social rank hypothesis: strong support for rank-related variation in response to reproductive synchrony (H3b), but not in response to environmental fluctuations (H3a)

We did not detect any rank-related variation of reproductive seasonality in relation to non-seasonal environmental fluctuations (H3a), tested by our interactions between rank and

environmental variation for each of our four measures of reproduction: IBI (Table 2), infant survival (Table 3), the timing of cycle resumption (Tables 4), and the probability of conceptions (Table 5). However, we did find support for rank-related variation in reproductive seasonality in relation to reproductive synchrony (H3b), tested by interactions between rank and synchrony, in three of our four measures: IBI (Table 2), the timing of cycle resumption (Table 4) and the probability of conception (Table 5); but such effects were not seen on infant survival (Table 3). We will consider each of these three observed effects in turn. Firstly, subordinate females experienced longer IBIs when more infants were born in the group in the four months surrounding their parturition; this effect was not detectable for high-ranking females (Table 2, Figure 3A). Secondly, lower-ranking females were less likely to resume cycling when there had been more conceptions over the past 6 months, whereas higher-ranking females were unaffected (Table 4, Figure 3B). More precisely, and as for conceptions, we found that conceptions occurring before (over the past 2, 4 or 6 months) better explain cycle resumption probabilities than conceptions occurring soon before (1 month), around or after the focal cycle resumption (Figure 2B). Thirdly, subordinate females were more likely to conceive when there had been more conceptions in the group over the past 4 months, and this pattern was less pronounced in dominant females (Table 5, Figure 3C).

Finally, we designed a set of simple simulations in order to link observed patterns of behavior to demography, by examining how the results of our models, and specifically the rank-related influence of reproductive synchrony on IBI, affects emerging patterns of reproductive seasonality at the population-level (Supplement, Section S5, Figure S3). We did not examine separately the contrasting effects of reproductive synchrony on individual cycling resumption and probability of conception, because variation in IBI length is generated by variation in both the timing to cycling resumption post-birth and the number of cycles to conception (Gesquiere et al. 2017), and is thus not independent from these effects. We found that the negative, rank-related effect of reproductive synchrony on IBI length translates into a weakened intensity of reproductive seasonality at the population level, although the magnitude of the effect remains modest for populations exhibiting low reproductive seasonality as in Tsaobis (Supplement, Figure S3). Nevertheless, the effect size increases when the intensity of reproductive seasonality increases (Supplement, Figure S4).

Discussion

Our study emphasizes the importance of the social environment, and more precisely of group reproductive synchrony, on reproductive phenology in a wild social primate. Female reproductive competition may alter reproductive timings, regardless of the season. Below we speculate about the potential drivers of such intrasexual reproductive competition, with limited access to paternal care as a primary candidate. We further shed light on individual variation in strategies over reproductive phenology dependent on female rank, and on the possible significance of our findings to understand the evolution of vertebrate breeding seasonality.

The rank-related asynchrony hypothesis may help to explain non-seasonal breeding (H3b)

Several results converged to indicate that non-seasonal breeding may be an emergent consequence of individual strategies facing reproductive competition, leading to breeding asynchrony and a decreased intensity of reproductive seasonality. First, our results showed a fitness cost of birth synchrony for subordinate females only, who experienced a longer interval to the next birth when more infants were born in the same group in the two months surrounding the birth of their own infant. Such an effect may reflect the influence of reproductive synchrony on cycle resumption experienced by subordinate females when breeding soon after other females of the group. It could also reflect the costs suffered by subordinate females with lower phenotypic quality who miss the optimal conception peak and thus breed after dominants in a given year. Second, the more conceptions that occurred during the previous six months within the group, the less likely it was that a lower-ranking female would resume cycling. In addition, there was no effect of seasonal or non-seasonal environmental variation on the probability of cycling resumption, indicating that reproductive competition may be an important factor causing the extension of a mating season in chacma baboons, and thus decreasing the strength of reproductive seasonality. Third, the likelihood to conceive increased after conceptions had peaked in a female's group in the previous four months, but was less affected by the number of conceptions occurring during the same month or the following months. Subordinate females were more strongly affected by this positive effect. A positive effect of others' conceptions on a female's conceptive probability was unexpected, and is thus hard to interpret in the context of our hypotheses and predictions, although perhaps not incompatible (see below). Fourth, we used

a simple set of simulations informed by the output of our multivariate GLMMs in order to examine the link between individual competitive strategies and group-level reproductive phenology. Variations in the probability of conception and in the timing of cycling resumption are the two key components of variation in the length of interbirth interval (Gesquiere et al. 2017). As such, it is critical to understand how the effects of reproductive synchrony on the length of interbirth interval may affect the group-level reproductive seasonality. The results of such simulations indicate that the cost of reproductive synchrony observed on the length of IBI translates into a decreased intensity of reproductive seasonality.

At the proximate level, the alteration of subordinates' reproductive timings dependent on other females' reproductive phenology may be explained by female-female competition at different stages of the reproductive cycles. Indeed, both the longer IBIs and later cycling resumption experienced by subordinate females after periods of high reproductive synchrony most likely reflect late weaning and/or a delay to cycling resumption after weaning in these females. An increase in the number of cycles to conception could also theoretically lead to longer IBIs, but this seems unlikely given that the probability of conception increases with reproductive synchrony. Both late weaning and a delay to cycling resumption may be caused by poor female condition, which reflects reduced access to food resources in periods of high reproductive synchrony. We know that this is not related to food availability in the environment as we controlled for such signals in our models, and male-mediated access to the best food patches may thus be the critical factor explaining this pattern. In our baboon population, higher-ranking pregnant and lactating females monopolize access to the dominant males at the expense of subordinate females (Baniel et al. 2016, 2018*a*): when more females are pregnant or lactating, subordinate females will be increasingly excluded from sharing the best food patches with the dominant males. This mechanism may underpin the negative effects of reproductive synchrony on IBI length and cycling resumption. Additionally, this same mechanism of male access may also explain the positive effect of reproductive synchrony on the probability of conception. Once females are in sufficient condition to resume cycling, their probability of conception will be contingent on competition for access to males from other cycling females (Tsaobis: Huchard and Cowlishaw 2011; Baniel et al. 2018*a*; other baboons: Zinner et al. 1994). As such, following a period of high synchrony in conceptions, there will be relatively fewer cycling females to compete for access to males, thus leading to an increase in conception probability for subordinate females, as observed. Crucially, pregnant and lactating females may be less able to keep fertile females away from their male partners, because males are strongly motivated to mate with such females

(Baniel et al. 2017). At the ultimate level, females likely adopt competitive tactics to minimize the number of other females with whom they will have to share paternal care in a polygynous mating system, where the alpha male sires nearly 70% of offspring born in the group (Tsaobis: Huchard et al. 2010; other baboons: Alberts 2012). Such an interpretation is strengthened by recent evidence that pregnant and lactating females aggressively target cycling females who mate with the father of their offspring, presumably in an attempt to delay the birth of a paternal half-sibling (Baniel et al. 2018*b*). Paternal care in baboon societies increases offspring survival and growth (Charpentier et al. 2008) through several mechanisms, including protection against infanticide (Huchard et al. 2010; Palombit 2012; Palombit 2003; Palombit et al. 1997), aggression from conspecifics (Lemasson et al. 2008; Nguyen et al. 2009), and increased access to food during weaning (Huchard et al. 2012).

More generally, although fitness costs of synchronous births have been reported in several species, including social primates like yellow baboons (Wasser and Starling 1988) and bonnet macaques (Silk 1989), cooperative breeders such as meerkats and banded mongooses (Clutton-Brock et al. 2001; Nichols et al. 2012), and polygynous birds where females compete over paternal care (Yasukawa et al. 1990, 1993; Slagsvold and Lifjeldt 1994), their consequences for patterns of seasonal reproduction have never been established at the population level. Our study provides the first empirical evidence that reproductive competition at the individual level may alter reproductive phenology at the population level.

Weak support for the non-seasonal environment hypothesis (H1) and no support for a rank-mediated response to seasonal and non-seasonal environmental variations (H3a)

Periods of unusual food scarcity (beyond the seasonal norm) increased offspring mortality before weaning. Food scarcity is known to negatively impact offspring survival before weaning in baboon and other primate populations (Altmann et al. 1977; Cheney et al. 2004; Kleindorfer and Wasser 2004; Gogarten et al. 2012; Campos et al. 2020). Nonetheless, these studies did not disentangle predictable/seasonal from unpredictable/non-seasonal environmental variation, whereas our results show that when infants face harsher periods in early life than usual (i.e. lower than the yearly average), they are less likely to survive. Extreme climatic conditions, including severe droughts, become more frequent with climate change (Easterling et al. 2000; Dai 2013), and our results confirm, in addition to other studies (Wiederholt and Post 2011; Korstjens and

Hillyer 2016; Campos et al. 2020), that extreme climatic conditions negatively affect the demography of wild primates – and probably many other taxa.

We failed to detect any additional evidence in support of the non-seasonal environment hypothesis. Females did not adjust their cycle resumptions or conceptions in relation to between-year variation of rainfall or food availability, but only adjusted their conceptions in line with seasonal variation in food availability (Table 5). Despite important year-to-year variation in cumulative rainfall and thus food availability in Southern Africa, rainfall nearly always occurs during the rainy season (Figure 1A; Alberts et al. 2005). In other words, the timing of rains, when they occur (and the associated food peak), remains relatively predictable, which may explain why female reproductive phenology is more responsive to seasonal than non-seasonal environmental variations. In addition, our 15-year sample in this study may limit our ability to detect the impact of year-to-year environmental variation in such long-lived species. Two aspects of baboons' biology may also help them to cope with non-seasonal environmental variation and thus explain the absence of strong support for the non-seasonal environment hypothesis in this study. First, baboons are generalist, eclectic omnivores and as such, they are well-equipped to face periods of food scarcity by extracting and exploiting various fallback food resources (Altmann 2009; Swedell 2011). Second, in the context of the income-capital breeder continuum, a common framework for the study of alternative strategies to finance offspring production, capital breeders such as baboons are able to store energy for later use and are often better adapted to such between-year variable environments than income breeders (which rely on current energy available to breed) (Drent and Daan 1980; Brockman and van Schaik 2005; Stephens et al. 2014). In all, our results suggest that females may have their reproduction timed according to predictable food peaks rather than relying on the energetic stores accumulated from past unpredictable food availability.

Females show similar reproductive responses to variation in food availability irrespective of their social rank. A large fraction of baboon resources at Tsaobis is non-monopolizable, and it is possible that subordinate females use fallback foods during food scarcity, or negotiate the tolerance of dominant females to access monopolizable food patches (Sick et al. 2014; Marshall et al. 2015). This ability of subordinates to develop counter-strategies to limit the costs of contest feeding competition has been found in a wide range of animal species (Bugnyar and Kotrschal 2004; Hewitson et al. 2007; Held et al. 2010). Nevertheless, although subordinate females might have been able to minimize competition for food, it appears they were less able to minimize competition over access to mates, given the observed rank-dependent effects of reproductive

synchrony on female reproduction. This may reflect the fact that males are more monopolizable than food, e..g, subordinate females can spread out and forage away from dominant females to minimize feeding competition, but cannot do the same for mating competition because dominant females tend to be closely associated with males.

Other perspectives to explain the evolution of non-seasonal breeding

On top of reproductive asynchrony, several additional ecological or evolutionary mechanisms can help to explain non-seasonal breeding in social primates, and probably beyond. First, a previous study in this population showed the existence of two optimal birth timings in the annual cycle, because the timing that minimizes the mother's IBI occurs four months before the timing that minimizes offspring mortality (Dezeure et al. 2021*a*). Maternal trade-offs over birth timing may be widespread, and help to explain extended birth seasons between these optima due to individual variation in trade-off resolution. Second, offspring mortality occurs year-round for a variety of reasons including disease, predation, and infanticide; the latter cause can affect up to 30% of offspring in some baboon populations (Palombit 2012). Females typically resume reproduction quickly after losing an infant in social primates (Palombit et al. 2000; Palombit 2003, 2012, 2015) and this may occur even outside the reproductive season. For example, in geladas (*Theropithecus gelada*), females who lose an infant from infanticide following male takeovers can conceive outside the main mating season, resulting in a second annual peak of births, as male takeovers are seasonal (Tinsley Johnson et al. 2018). Such ability to conceive/resume reproduction year-round, which may have evolved in response to high levels of infanticide or more broadly extrinsic infant mortality (infanticide is the cause of 19 to 28 % of infant death in our population: Baniel et al. in prep.), may contribute to the absence of seasonal breeding at the population level. Future studies could usefully explore the interplay between ecology, life-history and sociality that may influence variation in the intensity of reproductive seasonality across mammals, a field that has been largely understudied.

Conclusion

We detected fitness costs associated with birth synchrony, and showed that the reproductive phenology of females, in particular subordinates, may be influenced by the phenology of other females in the group, in a way that decreases the intensity of reproductive seasonality. Such results likely reflect the occurrence of intrasexual competition over access to

paternal care. In contrast, female reproductive events were poorly predicted by unpredictable variations in resource availability, such as droughts or peaks of primary productivity, suggesting that females have their reproduction timed according to future, predictable food peaks, rather than relying on the energetic stores accumulated from past unpredictable food availability. This study highlights the importance of female reproductive competition as one driver of the evolution of reproductive seasonality in social mammals, opening new avenues for future research. It further points to the necessity of understanding the causes and mechanisms of competition at the behavioral level to gain insights on key demographic parameters of a population, including its responses to environmental change.

Acknowledgements

We thank all the field research assistants and volunteers who work at the Tsaobis Baboon Project between 2005 and 2019 and contribute to build this long-term dataset. We also would like to thank two anonymous reviewers and the associate editor Emily Duval for their valuable comments. This research was carried out with the permission of the Ministry of Environment and Tourism, the Ministry of Land Reform, and the National Commission on Research, Science, and Technology. We further thank the Tsaobis beneficiaries for permission to work at Tsaobis, the Gobabeb Namib Research Institute for affiliation, and Johan Venter and the Snyman and Wittreich families for permission to work on their land. This study was funded by a grant from the Agence Nationale de la Recherche (ANR ERS-17-CE02-0008, 2018-2021) awarded to EH. This paper is a publication of the ZSL Institute of Zoology's Tsaobis Baboon Project. Contribution ISEM n°2022-143.

Authors' contribution statement

JD, LB, GC and EH conceived the ideas and designed the methodology; JD, AB, AJC, GC, EH collected the data; JD analyzed the data; LB created the simulation model, JD led the writing of the manuscript. EH funded the study. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Data, code and supporting material

Data and codes used in this study are provided in the following Dryad repository: https://doi.org/10.5061/dryad.dr7sqvb1n

References

Alberts, S. 2012. Magnitude and sources of variation in male reproductive performance. Pages 412–431 in The Evolution of Primates Societies. The University of Chicago.

Alberts, S. C., J. A. Hollister-smith, R. S. Mututua, S. N. Sayialel, P. M. Muruthi, K. J. Warutere, and J. Altmann. 2005. Seasonality and long-term change in a savanna environment. Pages 157–195 in D. K. Brockman and C. P. van Schaik, eds. Seasonality in Primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge Univ. Press., Cambridge.

Altmann, J., and S. C. Alberts. 2003. Variability in reproductive success viewed from a life-history perspective in baboons. American Journal of Human Biology.

Altmann, J., and S. C. Alberts. 2005. Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects. Behavioral Ecology and Sociobiology 57:490–501.

Altmann, J., S. A. Altmann, G. Hausfater, and S. A. Mccuskey. 1977. Life History of Yellow Baboons : Physical Development , Reproductive Parameters , and Infant Mortality. Primates 18:315–330.

Altmann, S. A. 2009. Fallback foods, eclectic omnivores, and the packaging problem. American Journal of Physical Anthropology 140:615–629.

Baniel, A., G. Cowlishaw, and E. Huchard. 2016. Stability and strength of male-female associations in a promiscuous primate society. Behavioral Ecology and Sociobiology 70:761–775.

Baniel, A., G. Cowlishaw, and E. Huchard. 2017. Male Violence and Sexual Intimidation in a Wild Primate Society. Current Biology.

Baniel, A., G. Cowlishaw, and E. Huchard. 2018a. Context-dependence of female reproductive competition in wild chacma baboons. Animal Behaviour 139:37–49.

Baniel, A., G. Cowlishaw, and E. Huchard. 2018b. Jealous females? Female competition and reproductive suppression in a wild promiscuous primate. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 285.

Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker, and S. C. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software 67.

Beehner, J. C., and A. Lu. 2013. Reproductive suppression in female primates: A review. Evolutionary Anthropology 22:226–238.

Beehner, J. C., D. A. Onderdonk, S. C. Alberts, and J. Altmann. 2006. The ecology of conception and pregnancy failure in wild baboons. Behavioral Ecology 17:741–750.

Bercovitch, F. B., and J. D. Berard. 1993. Behavioral Ecology and Sociobiology Life history costs and consequences of rapid reproductive maturation in female rhesus macaques. Behav Ecol Sociobiol 32:103–109.

Boinski, S. 1987. Birth synchrony in squirrel monkeys (Saimiri oerstedi) A strategy to reduce neonatal predation. Behavioral Ecology and Sociobiology 21:393–400.

Borries, C., E. Larney, A. Lu, K. Ossi, and A. Koenig. 2008. Costs of group size: lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. Behavioral Ecology 19:1186–1191.

Borries, C., A. Lu, K. Ossi-Lupo, E. Larney, and A. Koenig. 2014. The meaning of weaning in wild Phayre's leaf monkeys: Last nipple contact, survival, and independence. American Journal of Physical Anthropology 154:291–301.

Boyce, M. S. 1979. Seasonality and Patterns of Natural Selection for Life Histories. The American Naturalist 114:569–583.

Brockman, D. K., and C. van Schaik. 2005. Seasonality and reproductive function. Pages 269–305 in D. K. Brockman and C. P. van Schaik, eds. Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates. Cambridge University Press.

Bronson, F. H. 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 364:3331–3340.

Bugnyar, T., and K. Kotrschal. 2004. Leading a conspecffic away from food in ravens (Corvus corax)? Animal Cognition 7:69–76.

Bulger, J., and W. J. Hamilton. 1987. Rank and density correlates of inclusive fitness measures in a natural chacma baboon (Papio ursinus) troop. International Journal of Primatology 8:635–650.

Burthe, S., A. Butler, K. R. Searle, S. J. G. Hall, S. J. Thackeray, and S. Wanless. 2011. Demographic consequences of increased winter births in a large aseasonally breeding mammal (Bos taurus) in response to climate change. Journal of Animal Ecology 80:1134–1144.

Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecological Modelling 197:516–519.

Campos, F. A., U. Kalbitzer, A. D. Melin, J. D. Hogan, S. E. Cheves, E. Murillo-Chacon, A. Guadamuz, et al. 2020. Differential impact of severe drought on infant mortality in two sympatric neotropical primates. Royal Society Open Science 7:200302.

Campos, F. A., W. F. Morris, S. C. Alberts, J. Altmann, D. K. Brockman, M. Cords, A. Pusey, et al. 2017. Does climate variability influence the demography of wild primates? Evidence from long-term life-history data in seven species. Global Change Biology 23:1–15.

Canu, A., M. Scandura, E. Merli, R. Chirichella, E. Bottero, F. Chianucci, A. Cutini, et al. 2015. Reproductive phenology and conception synchrony in a natural wild boar population. Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy 26:77–84.

Charpentier, M. J. E., R. C. Van Horn, J. Altmann, and S. C. Alberts. 2008. Paternal effects on offspring fitness in a multimale primate society. Proceedings of the National Academy of Sciences 105:1988–1992.

Cheney, D. L., R. M. Seyfarth, J. Fischer, J. Beehner, T. Bergman, S. E. Johnson, D. M. Kitchen, et al. 2004. Factors affecting reproduction and mortality among baboons in the Okavango Delta, Botswana. International Journal of Primatology 25:401–428.

Clutton-Brock, T. H., P. N. M. Brotherton, A. F. Russell, M. J. O'Riain, D. Gaynor, R. Kansky, A. Griffin, et al. 2001. Cooperation, control and concession in meerkat groups. Science 291:478–481.

Clutton-Brock, T., and E. Huchard. 2013. Social competition and its consequences in female mammals. Journal of Zoology 289:151–171.

Colwell, R. K. 1974. Predictability, Constancy, and Contingency of Periodic Phenomena. Ecology 55:1148–1153.

Conover, D. 0. 1992. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. Journal of Fish Biology 41:161–178.

Cowlishaw, G., and J. G. Davies. 1997. Flora of the Pro-Namib Desert Swakop River catchment, Namibia: community classification and implications for desert vegetation sampling. Journal of Arid Environments 36:271–290.

Dai, A. 2013. Increasing drought under global warming in observations and models. Nature Climate Change 3:52–58.

Dezeure, J., A. Baniel, A. Carter, G. Cowlishaw, B. Godelle, and E. Huchard. 2021a. Birth timing generates reproductive trade-offs in a non-seasonal breeding primate. Proceedings of the Royal Society B 288:1–9.

Dezeure, J., J. Dagorrette, A. Baniel, A. J. Carter, G. Cowlishaw, H. H. Marshall, C. Martina, et al. 2021b. Developmental transitions in body color in chacma baboon infants: Implications to estimate age and developmental pace. American Journal of Physical Anthropology 174:89–102.

Dezeure, J., Burtschell, L., Baniel, A., Carter, A. J., Godelle, B., Cowlishaw, G., Huchard, E. 2022. Data from: Evolutionary determinants of non-seasonal breeding in wild chacma baboons. American Naturalist, Dryad Digital Repository, https://doi.org/10.5061/dryad.dr7sqvb1n

Di Bitetti, M. S., and C. H. Janson. 2000. When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. American Journal of Primatology 50:109–130.

Didan, K., A. Barreto Munoz, R. Solano, and A. Huete. 2015. MOD13A1 MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 500m SIN Grid V006 [Data set].

Dorie, V. 2015. blme: Bayesian Linear Mixed-Effects models.

Drent, R. H., and S. Daan. 1980. The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding. Ardea 55:225–252.

Easterling, D. R., G. A. Meehl, C. Parmesan, S. A. Changnon, T. R. Karl, and L. O. Mearns. 2000. Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. Science 289:2068--2074.

English, A. K., L. Chauvenet, K. Safi, and N. Pettorelli. 2012a. Reassessing the Determinants of Breeding Synchrony in Ungulates. PLoS ONE 7:1–7.

English, S., A. W. Bateman, and T. H. Clutton-Brock. 2012b. Lifetime growth in wild meerkats: Incorporating life history and environmental factors into a standard growth model. Oecologia 169:143–153.

Feng, X., A. Porporato, and I. Rodriguez-Iturbe. 2013. Changes in rainfall seasonality in the tropics. Nature Climate Change 3:811–815.

Fox, J., Sanford Weisberg, Brad Price, Daniel Adler, Douglas Bates, Gabriel Baud-Bovy, Ben Bolker, et al. 2019. Companion to Applied Regression.

Gesquiere, L. R., J. Altmann, E. A. Archie, and S. C. Alberts. 2017. Interbirth intervals in wild baboons: Environmental predictors and hormonal correlates. American Journal of Physical Anthropology 166:107–126.

Gogarten, J. F., L. M. Brown, C. A. Chapman, M. Cords, D. Doran-Sheehy, L. M. Fedigan, F. E. Gre, et al. 2012. Seasonal mortality patterns non-human primates: Implications for variation selection pressures across environments. Evolution 66:3252–3266.

Gogarten, J. F., and A. Koenig. 2013. Reproductive seasonality is a poor predictor of receptive synchrony and male reproductive skew among nonhuman primates. Behavioral Ecology and Sociobiology 67:123–134.

Hartig, F. 2020. Package "DHARMa": Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models.

Held, S. D. E., R. W. Byrne, S. Jones, E. Murphy, M. Friel, and M. T. Mendl. 2010. Domestic pigs, Sus scrofa, adjust their foraging behaviour to whom they are foraging with. Animal Behaviour 79:857–862.

Hewitson, L., I. J. Gordon, and B. Dumont. 2007. Social context affects patch-leaving decisions of sheep in a variable environment. Animal Behaviour.

Huchard, E., A. Alvergne, D. Féjan, L. A. Knapp, G. Cowlishaw, and M. Raymond. 2010. More than friends? Behavioural and genetic aspects of heterosexual associations in wild chacma baboons. Behavioral Ecology and Sociobiology 64:769–781.

Huchard, E., M. J. Charpentier, H. Marshall, A. J. King, L. A. Knapp, and G. Cowlishaw. 2012. Paternal effects on access to resources in a promiscuous primate society. Behavioral Ecology 24:229–236.

Huchard, E., A. Courtiol, J. A. Benavides, L. A. Knapp, M. Raymond, and G. Cowlishaw. 2009. Can fertility signals lead to quality signals? Insights from the evolution of primate sexual swellings. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 276:1889–1897.

Huchard, E., and G. Cowlishaw. 2011. Female – female aggression around mating : an extra cost of sociality in a multimale primate society. Behavioral Ecology 22:1003–1011.

Ims, R. A. 1990. The Ecology and Evolution of Reproductive Synchrony. Elsieveir Science Publishers.

Janson, C. H., and J. Verdolin. 2005. Seasonnality of primate births in relation to climate. Seasonnality in primates.

Kahumbu, P., and R. M. Eley. 1991. Teeth emergence in wild olive baboons in Kenya and formulation of a dental schedule for aging wild baboon populations. American Journal of Primatology 23:1–9.

Kleindorfer, S., and S. K. Wasser. 2004. Infant handling and mortality in yellow baboons (Papio cynocephalus): Evidence for female reproductive competition? Behavioral Ecology and Sociobiology 56:328–337.

Korstjens, A. H., and A. P. Hillyer. 2016. Primates and climate change: a review of current knowledge. Pages 175–192 inAn Introduction to Primate Conservation. Oxford University Press.

Lee, P. C., P. Majluf, and I. J. Gordon. 1991. Growth, weaning and maternal investment from a comparative perspective. Journal of Zoology 225:99–114.

Lemasson, A., R. A. Palombit, and R. Jubin. 2008. Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (Papio hamadryas anubis): Evidence from playback experiments. Behavioral Ecology and Sociobiology 62:1027–1035.

Lindburg, D. 1987. Seasonality of reproduction in primates. Pages 167–218 in G. Mitchell and J. Erwin, eds. Comparative Primate Biology (Alan R. Li.). Alan R. Li., New York.

Loe, L. E., C. Bonenfant, A. Mysterud, J. M. Gaillard, R. Langvatn, F. Klein, C. Calenge, et al. 2005. Climate predictability and breeding phenology in red deer: Timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. Journal of Animal Ecology 74:579–588.

Markham, A. C., L. R. Gesquiere, S. C. Alberts, and J. Altmann. 2015. Optimal group size in a highly social mammal. Proceedings of the National Academy of Sciences 112:14882–14887.

Marshall, H. H., A. J. Carter, A. Ashford, J. M. Rowcliffe, and G. Cowlishaw. 2015. Social effects on foraging behavior and success depend on local environmental conditions. Ecology and Evolution 5:475– 492.

Nguyen, N., R. C. Van Horn, S. C. Alberts, and J. Altmann. 2009. “friendships” between new mothers and adult males: Adaptive benefits and determinants in wild baboons (Papio cynocephalus). Behavioral Ecology and Sociobiology 63:1331–1344.

Nichols, H. J., M. B. V. Bell, S. J. Hodge, and M. A. Cant. 2012. Resource limitation moderates the adaptive suppression of subordinate breeding in a cooperatively breeding mongoose. Behavioral Ecology 23:635–642.

Ostner, J., C. L. Nunn, and O. Schülke. 2008. Female reproductive synchrony predicts skewed paternity across primates. Behavioral Ecology 19:1150–1158.

Palombit, R. 2012. Infanticide: male strategies and female counterstrategies. Pages 432–466 in University of Chicago Press, ed. The Evolution of Primate Societies.

Palombit, R. A. 2003. Male infanticide in wild savannah baboons: adaptive significance and intraspecific variation. Pages 367–412 in American Society of Primatologists, ed. Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions (Jones CB.).

Palombit, R. A. 2015. Infanticide as sexual conflict: Coevolution of male strategies and female counterstrategies. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology 7:1–31.

Palombit, R. A., D. L. Cheney, J. Fischer, S. Johnson, D. Rendall, R. M. Seyfarth, and J. B. Silk. 2000. Male infanticide and defense of infants in chacma baboons. Pages 123–152 in Infanticide by Males and its Implications. Cambridge University Press.

Palombit, R. A., R. M. Seyfarth, and D. L. Cheney. 1997. The adaptive value of “friendships” to female baboons: experimental and observational evidence. Anim. Behav 54:599–614.

Pereira, M. E. 1990. Asynchrony Within Estrous Synchrony Among Ringtailed Lemurs (Primates: Lemuridae). Physiology & Behavior 49:47–52.

Pusey, A. 2012. Magnitude and sources of variation in female reproductive performance. Pages 343–367 in University of Chicago Press, ed. The Evolution of Primate Societies. University of Chicago Press, Chicago.

Rickard, I. J., A. Courtiol, A. M. Prentice, A. J. C. Fulford, T. H. Clutton-Brock, and V. Lummaa. 2012. Intergenerational effects of maternal birth season on offspring size in rural Gambia. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 279:4253–4263.

Roberts, S. J., and M. Cords. 2013. Group size but not dominance rank predicts the probability of conception in a frugivorous primate. Behavioral Ecology and Sociobiology 67:1995–2009.

Rutberg, A. T. 1987. Adaptive Hypotheses of Birth Synchrony in Ruminants: An Interspecific Test. The American Naturalist 130:692–710.

Saltzman, W., S. D. Tardif, and J. N. Rutherford. 2011. Hormones and Reproductive Cycles in Primates. Pages 1–40 in Norris DO and Lopez K, eds. Hormones and reproduction of vertebrates (Vol. 5). NY Academic Press, New York.

Sick, C., A. J. Carter, H. H. Marshall, L. A. Knapp, T. Dabelsteen, and G. Cowlishaw. 2014. Evidence for varying social strategies across the day in chacma baboons. Biology Letters 10.

Silk, J. B. 1989. Reproductive Synchrony in Captive Macaques. American Journal of Primatology 19:137–146.

Sinclair, A. R. E., S. A. R. Mduma, and P. Arcese. 2000. What determines phenology and synchrony of ungulate breeding in Serengeti? Ecology 81:2100–2111.

Slagsvold, T., and J. T. Lifjeldt. 1994. Polygyny in birds : the role of competition between females for male parental care. The American Naturalist 143:59–94.

Stephens, P. A., A. I. Houston, K. C. Harding, I. L. Boyd, and J. M. Mcnamara. 2014. Capital and income breeding: the role of food supply. Ecology 95:882–896.

Stockley, P., and J. Bro-Jørgensen. 2011. Female competition and its evolutionary consequences in mammals. Biological Reviews 86:341–366.

Swedell, L. 2011. African papionins: diversity of social organization and ecological flexibility. Pages 241–277 in C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, S. Bearder, and R. Stumpf, eds. Primates in perspective (Vol. 2). Oxford University Press, Oxford.

Tinsley Johnson, E., N. Snyder-Mackler, A. Lu, T. J. Bergman, and J. C. Beehner. 2018. Social and ecological drivers of reproductive seasonality in geladas. Behavioral Ecology 29:574–588.

Van Buuren, S., and K. Groothuis-Oudshoorn. 2011. mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. Journal of Statistical Software 45:1–67.

van de Pol, M., L. D. Bailey, N. McLean, L. Rijsdijk, C. R. Lawson, and L. Brouwer. 2016. Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. Methods in Ecology and Evolution 7:1246–1257.

van Schaik, C. P., and M. A. van Noordwijk. 1985. Interannual variability in fruit abundance and the reproductive seasonality in Sumatran Long-tailed macaques (Macaca fascicularis). J. Zool., Lond. (A) 206:533–549.

Varpe, Ø., C. Jørgensen, G. A. Tarling, and Ø. Fiksen. 2009. The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments. Oikos 118:363–370.

Verhulst, S., and J.-A. Nilsson. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 363:399–410.

Wasser, S. K., G. W. Norton, R. J. Rhine, N. Klein, and S. Kleindorfer. 1998. Ageing and social rank effects on the reproductive system of free-ranging yellow baboons (Papio cynocephalus) at Mikumi National Park, Tanzania. Human Reproduction Update 4:430–438.

Wasser, S. K., and A. K. Starling. 1988. Proximate and Ultimate Causes of Reproductive Suppression Among Female Yellow Baboons at Mikumi National Park, Tanzania. American Journal of Primatology 16:97–121.

Wiebe, K. L., G. R. Bortolotti, K. L. Wiebe, and G. R. Bortolotti. 1995. Food-dependent benefits of hatching asynchrony in American kestrels Falco sparverius. Behav Ecol Sociobiol 36:49–57.

Wiederholt, R., and E. Post. 2011. Birth seasonality and offspring production in threatened neotropical primates related to climate. Global Change Biology 17:3035–3045.

Yasukawa, K., F. Leanza, and C. D. King. 1993. An observational and brood-exchange study of paternal provisioning in the red-winged blackbird, Agelaius phoeniceus. Behavioral Ecology 4:78–82.

Yasukawa, K., J. L. Mcclure, R. A. Boley, and J. Zanocco. 1990. Provisioning of nestlings by male and female red-winged blackbirds, Agelaius phoeniceus. Animal Behaviour 40:153–166.

Zinner, D., F. Peí Aez, and F. Torkler. 2001. Distribution and habitat associations of baboons (Papio hamadryas) in central Eritrea. International Journal of Primatology 22:397–413.

Zinner, D., M. H. Schwibbe, and W. Kaumanns. 1994. Cycle synchrony and probability of conception in female hamadryas baboons Papio hamadryas. Behav Ecol Sociobiol 35:175–183.

References Cited Only in the Online Enhancements

Agostinelli, C., and U. Lund. 2018. Package “CircStats”: Circular Statistics, from “Topics in Circular Statistics.”

Batschelet, E. 1981. Circular Statistics in Biology (Mathematics in Biology) (Academic Press.).

Huffman, G. J., D. T. Bolvin, E. J. Nelkin, and R. F. Adler. 2016. TRMM (TMPA) Precipitation L3 1 day 0.25 degree x 0.25 degree V7.

Wan, Z., S. Hook, and G. Hulley. 2015. MOD11A2 MODIS/Terra Land Surface Temperature/Emissivity 8-Day L3 Global 1km SIN Grid V006 [Data set].

Tables

Table 1: Models and predictions of each fixed effect depending on the hypothesis tested. *We indicated with a black and bold writing the predictions supported by our results, and with a grey writing the predictions not supported by our results. We used a darker grey and added an asterisk in cases where we found mixed support for the corresponding prediction, which depends on the proposed interpretation (see Discussion).*

	Hypothesis	Fitness effects		Timing effects	
		Model 1	Model 2	Model 3	Model 4
		IBI	Infant survival	Cycling resumption	Conception
H1	Non-seasonal environmental variation: Unpredictable environmental variation leads females to retain a flexible reproductive schedule that responds opportunistically to better environmental conditions	Longer when food is scarce	**Lower when food is scarce**	Less likely when food is scarce	Less likely when food is scarce
H2	Reproductive synchrony: Females avoid simultaneous reproduction to reduce competition for mates, paternal care or ecological resources	Longer when female synchrony is higher	Lower when female synchrony is higher	Less likely when synchrony is higher	**Less likely when synchrony is higher** *
H3a	Rank*environment effects: Subordinate females experience more restricted resource access during the lean season	Negative effects of food scarcity on IBI greater for subordinate females	Negative effects of food scarcity on infant survival greater for subordinate females	Negative effects of food scarcity on cycling resumption greater for subordinate females	Negative effects of food scarcity on conception greater for subordinate females
H3b	Rank*synchrony effects: Costs of reproductive synchrony fall more heavily on subordinate females	**Negative effects of synchrony on IBI greater for subordinate females**	Negative effects of synchrony on infant survival greater for subordinate females	**Negative effects of synchrony on cycling resumption greater for subordinate females**	**Negative effects of synchrony on conception greater for subordinate females** *

Table 2: Environmental and social determinants of interbirth interval (IBI) duration (Model 1). *We ran 1000 models with simulated birth date, in order to consider the uncertainty of birth dates. The table shows the pooled estimates along with their standard errors (SE), their associated 95% confidence intervals and p-values of the predictors computed following Rubin's rules and provided by these 1000 linear mixed models including female identity as random effect, based on 120 observations from 43 females. Significant effects are indicated in bold. The best fit for seasonal environmental variation is the sine term of the infant date of birth with a phase of π/6. The best fit for non-seasonal environmental variation is the mean 'NDVI_NS' between the two births. The best fit for reproductive synchrony is the number of infants born in the group in the four months surrounding the focal birth. For categorical predictors, the tested category is indicated in parentheses. The interactions between female rank and seasonal environmental variation (Estimates=-0.099, SE Estimates=14.505, p=0.995), and between female rank and non-seasonal environmental variation (Estimates=10.164, SE Estimates=10.484, p=0.333), were not significant and were thus excluded from the full model.*

Hypothesis tested	Fixed effects	Estimates	SE Estimates	Confidence intervals (95%)		P-values
				Lower	Upper	
H1	Non-seasonal environmental variation	6.637	11.203	-15.322	28.595	0.554
H2	Reproductive synchrony	3.976	10.544	-16.691	24.643	0.706
H3b	Reproductive synchrony: Rank	-31.927	10.334	-52.182	-11.673	0.002
Control	Seasonal environmental variation	54.462	18.378	18.441	90.483	0.003
	Number of adult females	-268.508	65.694	-397.269	-139.748	$<10^{-3}$
	Number of adult females ^{2}	263.447	62.119	141.694	385.201	$<10^{-3}$
	Group (L)	-55.794	30.339	-115.258	3.671	0.066
	Group (M)	-213.936	85.912	-382.324	-45.549	0.013
	Rank	-37.955	13.671	-64.751	-11.160	0.006
	Parity (primiparous)	5.982	33.812	-60.289	72.253	0.860
	Sex (Male)	45.512	19.565	7.164	83.859	0.020
	Age	-169.302	67.286	-301.183	-37.421	0.012
	Age ^{2}	146.302	63.912	21.033	271.570	0.022

***Table 3: Environmental and social determinants of infant mortality before weaning (0/1: survived until / died before weaning) (Model 2**). We ran 1000 models with simulated birth date, in order to consider the uncertainty of birth dates. The table shows the pooled estimates along with their standard errors (SE), their associated 95% confidence intervals and p-values of the predictors computed following Rubin's rules and provided by these 1000 binomial generalized mixed models including female identity as a random effect, based on 19 dead infants out of 195 from 57 females. Significant effects are indicated in bold. The best fit for seasonal environmental variation is the sine term of the infant date of birth with a phase of π/2. The best fit for non-seasonal environmental variation is the mean 'NDVI_NS' from infant conception to weaning or death. The best fit for reproductive synchrony is the number of infants born in the group in the four months surrounding the focal birth. For categorical predictors, the tested category is indicated in parentheses. The interactions between female rank and seasonal environmental variation (Estimates=-0.584, SE Estimates=0.435, p=0.180), between female rank and non-seasonal environmental variation (Estimates=-0.249, SE Estimates=0.330, p=0.451) and between female rank and group reproductive synchrony (Estimates=0.028, SE Estimates=0.242, p=0.907) were not significant and were thus excluded from the full model.*

Hypothesis tested	Fixed effects	Estimates	SE Estimates	Confidence intervals (95%)		P-values
				Lower	Upper	
H1	Non-seasonal environmental variation	-0.617	0.292	-1.189	-0.045	0.035
H2	Reproductive synchrony	0.315	0.266	-0.206	0.837	0.236
Control	Seasonal environmental variation	-1.338	0.413	-2.147	-0.529	0.001
	Number of adult females	-0.054	0.284	-0.611	0.502	0.849
	Group (L)	-1.214	0.559	-2.309	-0.118	0.030
	Group (M)	0.736	1.824	-2.839	4.312	0.687
	Rank	-0.532	0.265	-1.052	-0.013	0.045
	Parity (primiparous)	-0.476	0.757	-1.961	1.008	0.530
	Sex (Male)	0.197	0.477	-0.738	1.132	0.680

Table 4: Environmental and social determinants on the timing of cycle resumption in a given month (Model 3). *We ran 1000 models with simulated cycle resumption date in order to take into account their uncertainty. The table shows the pooled estimates along with their standard errors (SE), their associated 95% confidence intervals and p-values of the predictors computed following Rubin's rules and provided by these 1000 binomial generalized linear mixed model including female identity as a random effect, based on 155 cycle resumptions out of 1768 observations from 56 females. Significant effects are indicated in bold. The best fit for seasonal environmental variation is the 'NDVI_S' over the past four months. The best fit for non-seasonal environmental variation is the 'NDVI_NS' over the past three months. The best fit reproductive synchrony is the mean number of conceptions in the group over the past six months. For categorical predictors, the tested category is indicated in parentheses. The interactions between female rank and seasonal environmental variation (Estimates=0.013, SE Estimates=0.099, p=0.897), and between female rank and non-seasonal environmental variation (Estimates=-0.050, SE Estimates=0.078, p=0.524), were not significant and were thus excluded from the full model.*

Hypothesis tested	Fixed effects	Estimates	SE Estimates	Confidence intervals (95%)		P-values
				Lower	Upper	
H1	Non-seasonal environmental variation	0.135	0.089	-0.040	0.309	0.131
H2	Reproductive synchrony	-0.200	0.115	-0.424	0.025	0.082
H3b	Reproductive synchrony: Rank	0.218	0.104	0.014	0.423	0.037
Control	Seasonal environmental variation	-0.135	0.106	-0.342	0.073	0.205
	Number of adult females	-0.028	0.156	-0.334	0.277	0.857
	Group (L)	0.136	0.183	-0.224	0.495	0.460
	Group (M)	-0.615	0.707	-2.001	0.771	0.385
	Rank	0.038	0.090	-0.137	0.214	0.669
	Parity (primiparous)	-0.226	0.232	-0.680	0.228	0.330

Table 5: Environmental and social determinants on the probability of conception in a given month (Model 4). *We ran 1000 models with simulated conception date in order to take into account their uncertainty. The table shows the pooled estimates along with their standard errors (SE), their associated 95% confidence intervals and p-values of the predictors computed following Rubin's rules and provided by these 1000 binomial generalized linear mixed model including female identity as a random effect, based on 241 conceptions out of 1484 observations from 68 females. Significant effects are indicated in bold. The best fit for seasonal environmental variation is the 'NDVI_S' over the past two months. The best fit for non-seasonal environmental variation is the 'NDVI_NS' over the past 12 months. The best fit reproductive synchrony is the mean number of conceptions in the group over the past four months. For categorical predictors, the tested category is indicated in parentheses. The interactions between female rank and seasonal environmental variation (Estimates=-0.004, SE Estimates=0.081, p=0.957), and between female rank and non-seasonal environmental variation (Estimates=-0.017, SE Estimates=0.078, p=0.825), were not significant and were thus excluded from the full model.*

Hypothesis tested	Fixed effects	Estimates	SE Estimates	Confidence intervals (95%)		P-values
				Lower	Upper	
H1	Non-seasonal environmental variation	-0.120	0.082	-0.281	0.041	0.146
H2	Reproductive synchrony	0.302	0.085	0.134	0.469	$<10^{-3}$
H3b	Reproductive synchrony: Rank	-0.185	0.079	-0.339	-0.030	0.019
Control	Seasonal environmental variation	0.191	0.082	0.031	0.352	0.020
	Number of adult females	-0.489	0.143	-0.770	-0.209	0.001
	Group (L)	-0.103	0.179	-0.455	0.248	0.564
	Group (M)	-1.143	0.632	-2.381	0.096	0.071
	Rank	0.107	0.088	-0.066	0.280	0.226
	Parity (nulliparous)	-1.006	0.212	-1.421	-0.591	$<10^{-3}$
	Parity (primiparous)	0.160	0.236	-0.301	0.622	0.496

Figures

Figure 1: Non-seasonal environmental variation in Tsaobis and its influence on infant mortality. *In Panel A, we plot variation in Tsaobis food availability (i.e. NDVI, in green) over the study period, and its seasonal (in dashed blue) versus non-seasonal (in dashed red) components. In panel B, the black points are the fitted values of our full model (Table 3) focusing on infant survival before weaning in relation to the mean value of non-seasonal NDVI between infant conception and infant death or the end of weaning (550 days). The blue curve represents the logistic fit, and the shaded area displays the 95% confidence interval around it.*

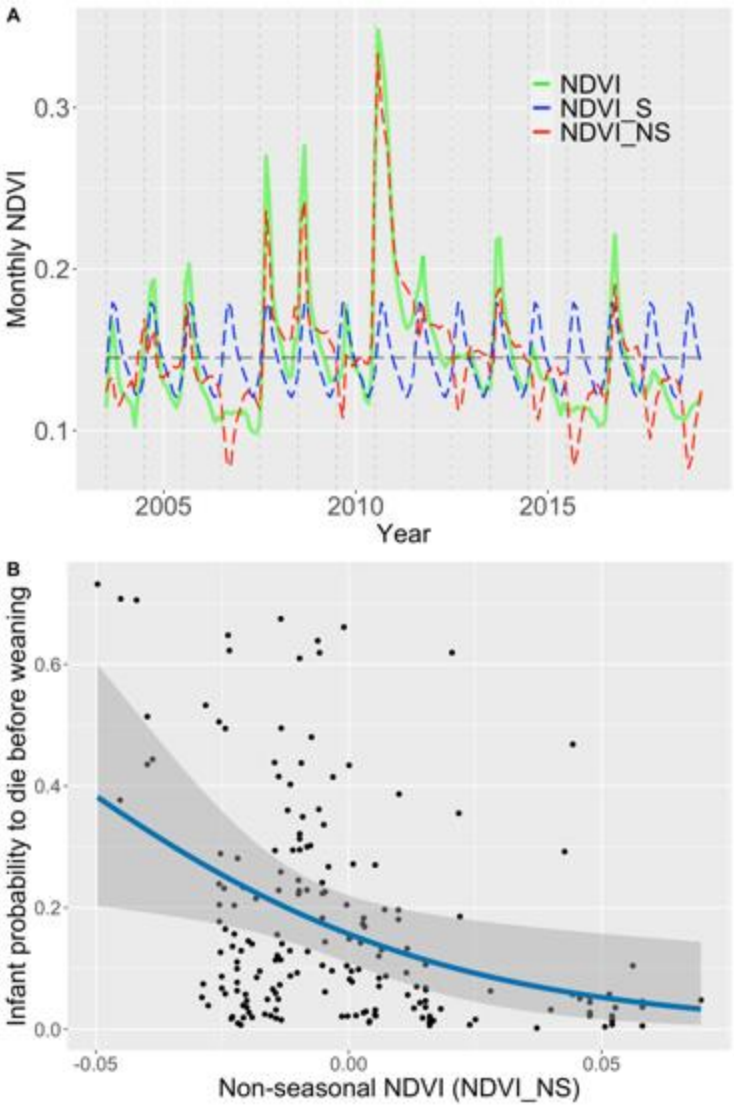


Figure 2: Effects of group reproductive synchrony over various time windows on cycle resumption and conception probabilities*. In Panel A, we illustrate the different time windows investigated when looking at the effects of past, current and future conceptions in the group, our proxy of group reproductive synchrony, on probabilities of cycle resumption and conception (Models 3 & 4). In Panels B & C, we present ΔAIC of each model compared to the best model for respectively the probabilities of cycle resumption (Panel B, model 6b) and of conception (Panel C, model 4b).*

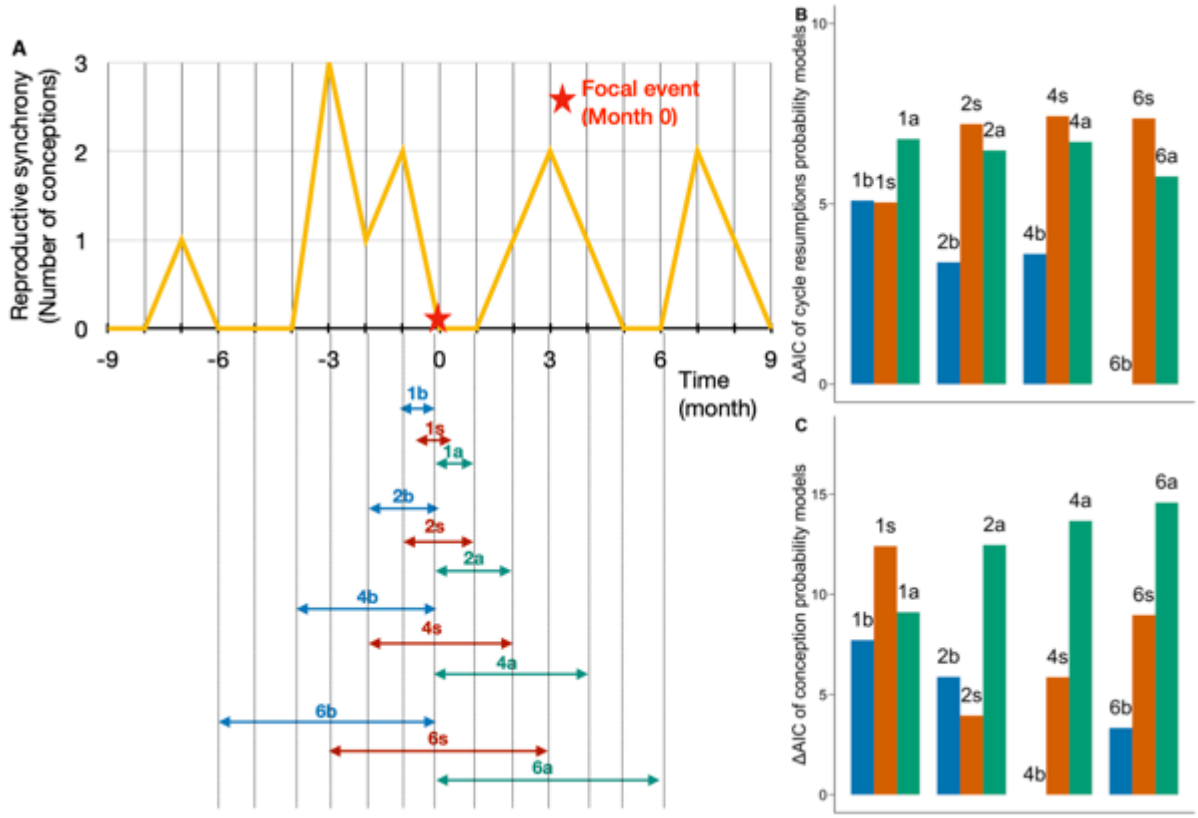
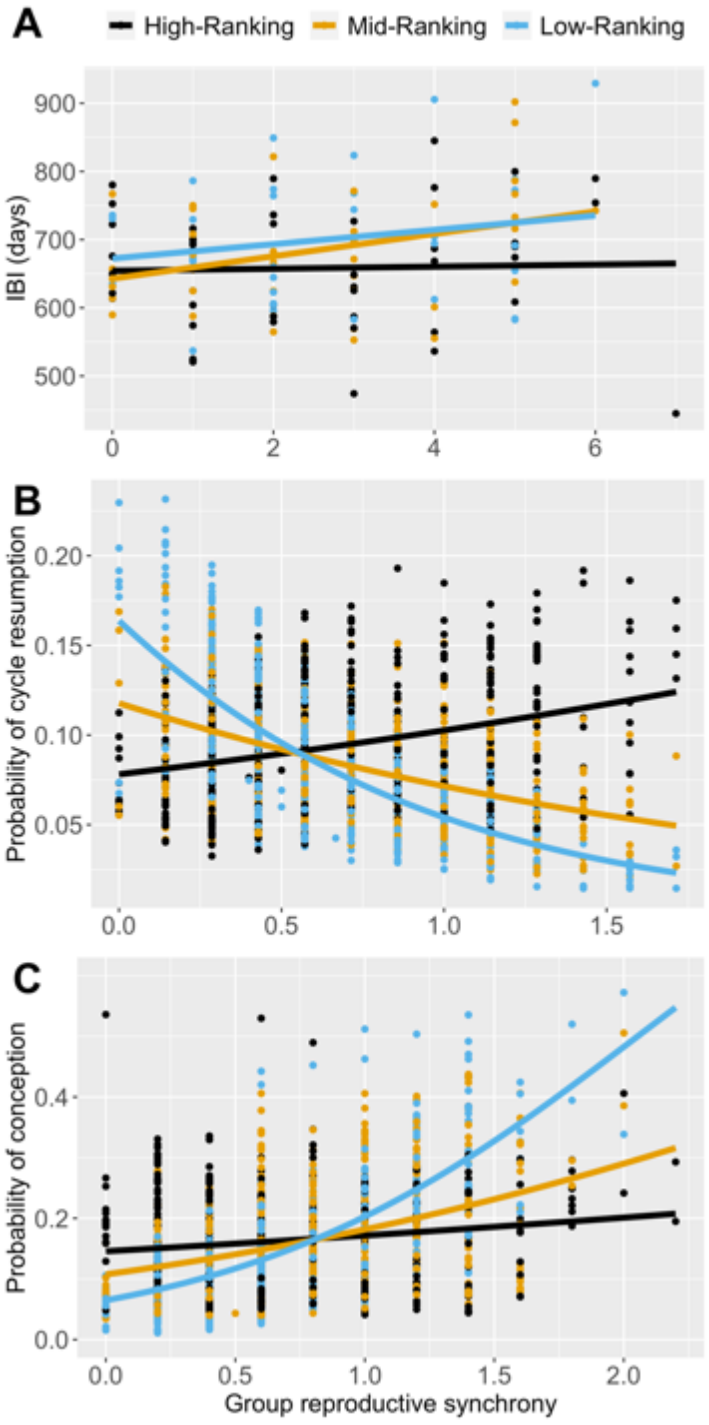


Figure 3: Group reproductive synchrony affects interbirth intervals and probabilities of cycle resumption and conception. *For each panel, each dot represents a fitted value of our full models depending on our proxy of group reproductive synchrony (see Table 2 for Panel A, Table 4 for Panel B and Table 5 for Panel C). For illustrative purposes, female social rank has been converted into a categorical variable, with females being low-ranking when their rank value is below 0.34 (blue points), high-ranking when it is above 0.67 (black points), and mid-ranking otherwise (orange points). The curves represent the linear (Panel A) or logistic (Panels B & C) fits for each social rank.*



Supplementary material

Sections

Section S1. Uncertainty of the dates of conceptions, births and cycle resumptions in our models

Dates of conceptions, births and cycle resumptions were estimated in many cases, because the Tsaobis baboons were not followed all year long. Uncertainty in these estimations varied with the time of year, as we generally followed baboons during the cold and dry months, which introduced a systematic bias in our dataset that was important to account for in these analyses. We ran a set of randomizations to evaluate the robustness of the significant effects (see also Dezeure et al. 2021*a* following the same procedure). For each estimated value of our variables (date of cycle resumptions, conceptions and births), we created an artificial set of 1000 simulated dates covering the full range of potential dates for a given reproductive event. A random date was drawn between the minimal and maximal estimate for each value of a given reproductive parameter, and this procedure was repeated 1000 times. For example, for a birth estimated to occur between the 13th of January and the 2nd of February, we randomly chose a date between Jan 13th and Feb 2nd in one given iteration of our 1000 simulations.

For models 1 and 2, the randomization affected the sine term of the focal infant's date of birth, introduced as a fixed effect in the full model, as these dates of birth could be uncertain. We ran 1000 models, and from these computed manually the pooled estimates of fixed effects along with their standard errors, 95% confidence intervals and p-values based on Rubin's rules, following the same formulae as those used in the package 'mice' (Van Buuren and Groothuis-Oudshoorn 2011). For models 3 and 4, the randomization affected the response variables (probability to resume cycling and to conceive, respectively). Similarly, we ran 1000 models using each of these 1000 simulated datasets, and extracted pooled estimates of the fixed effects, along with their standard errors, 95% confidence intervals and p-values using Rubin's rules (Van Buuren and Groothuis-Oudshoorn 2011). All tables of results presented in the main text (Tables 2-5) report the parameters obtained through this randomization process controlling for uncertainties in the estimates of reproductive events.

Section S2. Characterization of Tsaobis environmental variation

We considered four environmental aspects to characterize environmental variation at Tsaobis: the photoperiod (daytime length), temperature, rainfall and vegetation cover (food availability). First, we extracted these four environmental factors as follows:

Daily daytime length at Karibib (situated 60km north of Tsaobis) was computed using sunset and sunrise time in this town from a website ('https://dateandtime.info'), then converted into minutes and averaged per month.

Mean daily daytime land surface temperatures over an 8-day period per pixel of 1km*1km resolution were obtained using MODIS data (product MOD11A2) provided by NASA (Wan et al. 2015). These data were extracted from a rectangular geographic area encompassing the global ranging area of the Tsaobis baboons, computed using GPS locations collected by observers every 30 minutes when following the study groups. We used the minimal and maximal latitude and longitude recorded between 2005 and 2019, producing a rectangular area of 14km*19km. We extracted the mean pixel value for every 8-period in this area, and further compute the monthly means of the daily temperatures (mean pixel values) across 2004-2019.

Daily rainfall was obtained at 0.25*0.25 degree resolution (corresponding to 28*28km at this latitude) from satellite data sensors (product TRMM 3B42) (Huffman et al. 2016) available on the Giovanni NASA website, using the same geographical area as for temperatures. Monthly accumulated rainfalls (summed across daily values) were subsequently averaged between 2004 and 2019.

The method of extraction of NDVI, our proxy of food availability, reflecting vegetation cover, is provided in the main text and in a recently published paper (Dezeure et al. 2021*a*).

Once extracted, we were interested to disentangle seasonal from non-seasonal variations of our four environmental variables, allowing us to test in subsequent analyses the influence of environmental unpredictability on baboon reproduction. These environmental conditions might show either strong seasonality, varying in a consistent predictable pattern across years, or weak seasonality, varying in less predictable way between years. We identified which of these four conditions showed strong versus weak seasonality by assessing how well they were predicted by a sine wave. Sine waves provide a good representation of seasonal variation (English et al. 2012; Rickard et al. 2012). At Tsaobis where environmental variation is unimodal, with one rainy season followed by one food peak per year, these variations are by definition periodic (with a period of

one year). Importantly, sine waves allow the introduction of a circular variable into a multivariate model: the possible effects of the month or date of birth are circular with a period of one year, and not linear, as the 31st of December is the day before the 1st of January, and should be considered as close as the 31st of October and the 1st of November are, for example. In addition, a sinusoidal term can be used to detect any seasonal effects, i.e. any effect of month or date of birth on reproductive parameters, which may not be captured by our other environmental variables. For example, the phenology of some baboon foods may depend on particular combinations of climatic and photoperiodic cues that very between plant species, and would therefore be difficult to detect using a single environmental predictor. To assess the strength of seasonal variations of each of our environmental factors, we ran four linear models in which each of our four environmental variables was the response variable and a sinusoidal term was the only fixed effect. This sinusoidal term was as follows (as all our environmental variables were monthly values):

$$sin(Month + \varphi)$$

The month of the year in the formula above was converted in a radian measure, so that the period, i.e. one year, equalled to 2*π, ranging from π/6 for January to 2*π for December. We tested different phase values (0, π/6, π/3, π/2, 2*π/3 or 5*π/6), to account for potential phase shifts across the year. For example, a phase of 0 could maximize the months of March or September, a phase of π/6 could maximize the months of February or August (depending on the sign of the fitted coefficient), etc. We then selected the best phase as the one minimizing the AIC in our model. We found that the sine term of phase π/2, maximizing December (the solstice), explains 88% of temperature variation and 99% of photoperiod variation between 2004 and 2019. Thus, in the following analyses, temperature and photoperiod are represented with the sine term only, as we show that between-year variations of temperature and photoperiod are negligible compared to within-year variations. On the contrary, and as expected (see Figure 1A, which shows substantial between-year variations of NDVI), the sinusoidal term with the best phase only explained 18% of NDVI variation and 20% of rainfall variation. For NDVI and rainfall, we thus decomposed their seasonal and non-seasonal variation. We first computed the mean monthly values across all 15 years, and labelled these variables as 'NDVI_S' and 'Rain_S'. We then computed the difference between each actual monthly value in a given year and this averaged monthly value across years. We labelled these differences as 'NDVI_NS' and 'Rain_NS'. Here, seasonal variables (with the suffix 'S') reflect within-year variation only, i.e., predictable variation,

consistent between years; while non-seasonal variables (with the suffix 'NS') reflect between-year variation only, i.e., unpredictable variation, inconsistent between years (see Figure 1A for a graphical representation of this decomposition).

Section S3. Models focusing on interbirth intervals and infant mortality

In these two models, we investigated the costs of environmental variation, group synchrony and rank-related variation of these costs on the fitness of both mothers and offspring, looking at two response variables: interbirth intervals (IBI) and infant mortality before weaning. We tested our three non-exclusive hypotheses, and expected to find fitness costs associated with non-seasonal environmental variations under the non-seasonal environment hypothesis (H1), with reproductive synchrony under the asynchrony hypothesis (H2), and with rank-related fitness costs, possibly linked with environmental fluctuations or synchrony, under the social rank hypothesis (H3). The different fixed effects considered are listed in the main text: non-seasonal environmental variation ('NDVI_NS'), reproductive synchrony ('Number_of_Infants' born before, around or after the focal birth), an interaction term between female rank and environmental variation (both seasonal and non-seasonal: 'sin(Date of Birth + φ):Rank' and 'NDVI_NS:Rank'), an interaction term between female rank and reproductive synchrony, seasonal environmental variation (sine term of juvenile birth date), the number of adult females in the group ('Number_Adult_Females') (we also tested its quadratic effect, see main text and below), group identity ('Group'), female rank ('Rank'), female parity ('Parity'), and infant sex ('Sex'). We also included female identity ('Identity_female') as a random effect. We further included female age ('Age') along with its quadratic effect for the IBI models only as a fixed effect (see main text).The two final global models we ran to test our hypothesis are shown in equations (1) and (2) below:

$$
\begin{aligned}
IBI \sim & NDVI_NS + Number_of_Infants(Window_IBI) + (\sin(Date\ of\ Birth + \varphi) : Rank) \\
& + (NDVI_NS : Rank) + (Number_of_Infants(Window_IBI) : Rank) \\
& + \sin(Date\ of\ Birth + \varphi) + Number_Adult_Females \\
& + \text{Number_Adult_Females}^2 + Group + Rank + Parity + Age + Age^2 + Sex, \\
& random = Identity_female,\ family = 'gaussian'
\end{aligned}
$$

$$Infant\ mortality\ before\ weaning \sim NDVI_NS + Number_of_Infants(Window_Mortality) + (\sin(Date\ of\ Birth + \varphi) : Rank) + (NDVI_NS : Rank) + (Number_of_Infants(Window_IBI) : Rank) + \sin(Date\ of\ Birth + \varphi) + Number_Adult_Females + Group + Rank + Parity + Sex, random = Identity_female, \quad family = 'binomial'$$

In order to run these global models, we first had to identify, among the fixed effects (i) the best sine phase to capture seasonal environmental variation (of six possible phases), (ii) the best measure of non-seasonal environmental variation (of two measures, NDVI_NS or rainfall_NS), and (iii) the best time window to capture reproductive synchrony (of 12 possible time windows), where the best were defined as those which minimized AIC in the corresponding univariate models. We took as example the IBI models, and we followed the exact same steps for the infant mortality models. We selected the best environmental variables in univariate models whereas we selected the best social variables in multivariate models (i) as the effects of environmental variables on the reproductive parameters are less likely to be modulated by social variables than the reverse; and (ii) as reproductive events may be clustered (and/or spaced) due to both environmental (i.e. ecological seasonality) and social (i.e. reproductive competition) variables, we needed to control for the effect of environmental seasonality when assessing social effects on observed patterns of reproductive synchrony in our hypotheses tests.

First, we ran the six following univariate models (3), (4), (5), (6), (7) and (8), considering only the seasonal environmental variations, i.e. the offspring dates of births with a sine term:

$$IBI \sim \sin(Date\ of\ Birth), random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

$$IBI \sim \sin(Date\ of\ Birth + \pi/6), random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

$$IBI \sim \sin(Date\ of\ Birth + \pi/3), random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

$$IBI \sim \sin(Date\ of\ Birth + \pi/2), random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

$$IBI \sim \sin(Date\ of\ Birth + 2 * \pi/3), random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

$$IBI \sim \sin(Date\ of\ Birth + 5 * \pi/6), random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

The only differences between these six models are the value of the phase. For the IBI model, the best phase equaled to π/6 while for infant mortality model it equaled π/2 (Table S2).

By doing so, we characterized the best seasonal environment fluctuations likely to affect our two response variables.

Secondly, we estimated the non-seasonal environmental variation using the NDVI_NS and Rainfall _NS variables described above. We averaged NDVI_NS and Rainfall_NS across the whole period spanning the IBI for Model 1, and from conception to 550 days of age (for live infants) or to death (for dead infants) for Model 2. The two non-seasonal fixed effects: (i) NDVI_NS and (ii) Rain_NS were introduced in separate models given that they reflect the same effect and are well correlated (Pearson correlation test: R=0.51, t=8.10, $p<10^{-4}$). We ran the following models, (9) and (10), to determine which non-seasonal environmental variation was the best in each model:

$$IBI \sim \sin\left(Date\ of\ Birth + \frac{\pi}{6}\right) + NDVI_NS, random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

$$IBI \sim \sin\left(Date\ of\ Birth + \frac{\pi}{6}\right) + Rainfall_NS, random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

For both IBI and infant mortality, the models containing NDVI_NS had lower AIC values (Table S2). NDVI_NS was subsequently used as our metric to represent non-seasonal environmental variation.

Thirdly, we tested both the quadratic and simple effect of the number of adult females in the group by selecting the full models (i.e. with all random and fixed effects except the reproductive synchrony variable and the rank interaction terms) with the lowest AICs, with the structure of the following models (11) and (12):

$$IBI \sim NDVI_NS + \sin(Date\ of\ Birth + \varphi) + Number_Adult_Females + Group + Rank + Parity + Age + Age^2 + Sex, random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

$$IBI \sim NDVI_NS + \sin(Date\ of\ Birth + \varphi) + Number_Adult_Females + Number_Adult_Females^2 + Group + Rank + Parity + Age + Age^2 + Sex, random = Identity_female, family = 'gaussian'$$

We selected the quadratic effect for Model 1 and the simple effect for Model 2 (Table S2).

Fourthly, we selected the best time window for our reproductive synchrony variable, i.e. the number of infants born before, around or after the focal infant (written 'Number_of_Infants'

in models (1) and (2)). 'Window_IBI' and 'Window_Mortality' could be: X months before, surrounding or following the focal birth with X being equal to 1, 2, 4 or 6 months. Therefore, we ran 12 models for each response variable, with these different time windows, with the structure of the following models (13) and (14):

$$\begin{aligned} IBI \sim & NDVI_NS + Number_of_Infants(Window_IBI) + \sin(Date\ of\ Birth + \varphi) \\ & + Number_Adult_Females + Group + Rank + Parity + Age + Age^2 + Sex \\ & + (NDVI_NS : Rank) + (\sin(Date\ of\ birth + \varphi) : Rank) \\ & + (Number_of_infants(Window_IBI) : Rank), \\ & random = Identity_female,\ family = 'gaussian' \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} Infant\ mortality\ before\ weaning \sim & NDVI_NS \\ & + Number_of_Infants(Window_Mortality) + \sin(Date\ of\ Birth + \varphi) \\ & + Number_Adult_Females + Group + Rank + Parity + Sex \\ & + (NDVI_NS : Rank) + (\sin(Date\ of\ birth + \varphi) : Rank) \\ & + (Number_of_infants(Window_Mortality) : Rank), \\ & random = Identity_female,\quad family = 'binomial' \end{aligned}$$

We identified the best time window, 'Window_IBI' and 'Window_Mortality': 'Window_IBI' and 'Window_Mortality' were both the number of infants born in the four months surrounding the focal birth (Table S2). We finally ran our global models (1) and (2) with these best synchrony time windows and best phase of seasonal variation, along with all other predictors.

During this model selection process, some variables had very close AIC values (ΔAIC < 2, see Table S2) suggesting that they were equally supported. In such cases, we re-ran the final model by including the variable with the second lowest AIC value (instead of the variable with the lowest AIC value) to check whether it would affect our results. We found that the results were qualitatively similar and this extra step can be found in the code uploaded into the Dryad repository).

Section S4. Models focusing on timing of cycle resumption and probability of conception

In these two models, we investigated if females adjusted or delayed their reproductive timings, focusing on their onset of cycle resumption and conception, according to (H1) non-

seasonal environmental fluctuations under the non-seasonal environment hypothesis, or (H2) reproductive synchrony under the asynchrony hypothesis. In (H3), we tested whether female reproductive timings showed rank-related adjustments in response to environmental variations or group synchrony. The different fixed effects considered are listed in the main text: non-seasonal environmental variation ('NDVI_NS'), reproductive synchrony ('Mean_Number_of_Conception' before, around or after the reproductive focal event), an interaction term between female rank and environmental variation (both seasonal and non-seasonal: 'NDVI_S:Rank' and 'NDVI_NS:Rank'), an interaction term between female rank and reproductive synchrony ('Mean_Number_of_Conception:Rank'), seasonal environmental variation ('NDVI_S'), the number of adult females in the group ('Number_Adult_Females'), group identity ('Group'), female rank ('Rank') and female parity ('Parity'). We also included female identity ('Identity_female') as a random effect. The two final global models we ran to test our hypothesis are shown in the equations (1) and (2) below:

$$
\begin{aligned}
Conception \sim & NDVI_NS(Window_NS_Conception) \\
& + Mean_Number_of_Conceptions(Window_Conception) \\
& + +(NDVI_S(Window_S_Conception): Rank) \\
& + (NDVI_NS(Window_NS_Conception) \\
& : Rank) + (Mean_Number_of_Conceptions(Window_Conception): Rank) \\
& + NDVI_S(Window_S_Conception) + Number_Adult_Females + Group \\
& + Parity + Rank, \quad random = Identity_female, family = binomial
\end{aligned}
$$

$$
\begin{aligned}
Cycle\ resumption \sim & NDVI_NS(Window_NS_Cycle_resumption) \\
& + Mean_Number_of_Conceptions(Window_Cycle_resumption) \\
& + +(NDVI_S(Window_S_Cycle_resumption): Rank) \\
& + (NDVI_NS(Window_NS_Cycle_resumption) \\
& : Rank) \\
& + (Mean_Number_of_Conceptions(Window_Cycle_resumption): Rank) \\
& + NDVI_S(Window_S_Cycle_resumption) + Number_Adult_Females \\
& + Group + Parity + Rank, \\
& random = Identity_female, family = binomial
\end{aligned}
$$

In order to run these global models, we first had to identify, among the fixed effects (i) the best sine phase to capture seasonal environmental variation (of six possible phases), (ii) the best

time window to capture NDVI (NDVI_S and NDVI_NS) and rainfall (Rain_S and Rain_NS) variation, where the best were defined as those which minimized AIC in the corresponding univariate models, (iii) the best measure of both seasonal and non-seasonal environmental variation (of three measures of seasonal variations: the sine term, NDVI_S and Rain_S ; and of two measures of non-seasonal variations: NDVI_NS or Rain_NS), and (iv) the best time window to capture reproductive synchrony, where the best were defined as those which minimized AIC in the corresponding multivariate models. The main differences from the steps explained in Section S3 are that we considered other aspects of environmental seasonality, and a different metric of group reproductive synchrony. We took as examples the conception models, and we followed the exact same steps for the cycle resumption models. Following the same reasoning as for Models (1) and (2) (Section S3), we selected the best environmental variables in univariate models and the best social variables in multivariate models.

We first investigated which were the best ecological factors to consider between sinusoidal parameters (seasonal environmental fluctuations only, reflecting temperatures, day time length, or any other seasonal parameter), rainfall and the normalized difference vegetation index (NDVI). The three seasonal effects: (i) the sine wave, (ii) NDVI_S, and (iii) Rain_S were introduced in separate models given that they reflect seasonal environmental variations and were highly correlated (Pearson correlation test: $R>0.84$ and $p<10^{-4}$ for each pair). Similarly, the two non-seasonal fixed effects: (i) NDVI_NS and (ii) Rain_NS were introduced in separate models given that they reflect the same effect and are well correlated (Pearson correlation test: $R=0.51$, $t=8.10$, $p<10^{-4}$). We therefore introduced each of our seasonal environmental parameters (sine wave of the month, Rain_S, NDVI_S), and likewise each of our non-seasonal parameters (Rain_NS, NDVI_NS), in separate models. Although we could have simply tested one representative of each, the timing of cycle resumptions and conceptions could be affected by different environmental factors, so we considered the best of all possible environmental predictors for each model.

First of all, we estimated the best phase of the sine fixed effects (with the months in radian), by running the six univariate following models (3), (4), (5), (6), (7), (8):

$$Conception \sim \sin(Month), \quad random = Identity_female, family = binomial$$

$$Conception \sim \sin(Month + \pi/6), \quad random = Identity_female, family = binomial$$

$$Conception \sim \sin(Month + \pi/3), \quad random = Identity_female, family = binomial$$

$$Conception \sim \sin(Month + \pi/2), \quad random = Identity_female, family = binomial$$

$$Conception \sim \sin(Month + 2 * \pi/3), \quad random = Identity_female, family = binomial$$

$$Conception \sim \sin(Month + 5 * \pi/6), \quad random = Identity_female, family = binomial$$

The only differences between these three models are the value of the phase. It was the phase 2*π/3 which was selected. We followed the same method for the timings of cycle resumption as response variables, and we selected π/2 as the best phase (Table S3).

For rainfall and NDVI fixed effects, we investigated a time window of 0-12 months because (i) other studies found lagged effects of similar length when studying the effect of weather variability on the demography and reproduction of primates (Wiederholt and Post 2011; Campos et al. 2017), and (ii) a lag of more than 12 months (i.e. one annual cycle) would presumably not influence reproductive seasonality. See also Figure S1 for a graphical representation of the 13 time windows tested (taking the example of NDVI_S). We ran sets of univariate models to select the best time window for each rainfall and NDVI predictors (see models (9), (10), (11), (12)). A time window of N months meant that we averaged the value of the fixed effect over the past N months. Therefore, each time window indicated below ('Rainfall_Window_S_Conception', 'Rainfall_Window_NS_Conception', 'NDVI_Window_S_Conception', 'NDVI_Window_NS_Conception') reflects the average value of the environmental effect considered over the past N months, N going from 0 to 12.

$$Conception \sim Rain_S(Rainfall_Window_S_Conception), \quad random = Identity_Female, family = binomial$$

$$Conception \sim NDVI_S(NDVI_Window_S_Conception), \quad random = Identity_Female, family = binomial$$

$$Conception \sim Rain_NS(Rainfall_Window_NS_Conception), \quad random = Identity_Female, family = binomial$$

$$Conception \sim NDVI_NS(NDVI_Window_NSConception), \quad random = Identity_Female, family = binomial$$

We selected Rain_S over the past 4 months, Rain_NS over the past 12 months, NDVI_S over the past 2 months, and NDVI_NS over the past 12 months, respectively (Table S3). We similarly ran the same models ((9), (10), (11), (12)) with the timings of cycle resumption as the

response variable. We selected for the cycle resumption Rain_S over the past 5 months, Rain_NS over the past 4 months, NDVI_S over the past 4 months and NDVI_NS over the past 3 months (Table S3).

After this first step of identifying the best time window and best phase, we ran other models to estimate which ecological factors, between the sine term, rainfall (Rain_S and Rain_NS), and NDVI (NDVI_S and NDVI_NS) effects, were the best to predict our response variables. To do so, we ran the three following models ((13), (14), and (15)):

$$Conception \sim \sin(Month + 2 * pi/3) + (1|ID)$$

$$Conception \sim Rain_S(4) + Rain_NS(12) + (1|ID)$$

$$Conception \sim NDVI_S(2) + NDVI_NS(12) + (1|ID)$$

We similarly ran models (13), (14) and (15) for cycle resumptions as response variable. For both our response variables, the NDVI model was the best one (Table S3), and we consequently only kept the NDVI fixed effects in our global model looking at reproductive synchrony effects too (and only presented the models with NDVI fixed effects in the main text of this study).

As for Models 1 and 2 (Section S3), we tested both the quadratic and simple effect of the number of adult females in the group by selecting the full models (i.e. with all random and fixed effects, except the reproductive synchrony variable and the rank interaction terms, see the following models (16) & (17)) with the lowest AICs:

$$\begin{aligned} Conception \sim & NDVI_NS(Window_NS_Conception) + NDVI_S(Window_S_Conception) \\ & + Number_Adult_Females + Group + Parity + Rank, \\ & random = Identity_Female, family = binomial \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} Conception \sim & NDVI_NS(Window_NS_Conception) + NDVI_S(Window_S_Conception) \\ & + Number_Adult_Females + Number_Adult_Females^2 + Group + Parity \\ & + Rank, \quad random = Identity_Female, family = binomial \end{aligned}$$

The simple effect was selected for both Models 3 & 4 (Table S3).

After selecting the best time windows for ecological factors, and selecting the best ecological factors, we wanted to run a global model considering reproductive synchrony as a fixed effect, taking the number of conceptions occurring in the same group as indicator. We arbitrarily

restricted our exploration to a possible lag of 6 months prior to and after the focal event, on the basis that females were unlikely to react to conceptions occurring more than 6 months away from their reproductive events. In addition, females in this species were expected to compete over paternal care, which is especially important in the first 6 months of life, the age window in which vulnerability to infanticide is greatest (Palombit 2003), meaning that female reproductive competition may decrease when the age gap between their offspring is greater than 6 months. We therefore investigated the effects of reproductive synchrony by considering the number of conceptions in the group occurring before, around and after the focal reproductive event, with varying time windows going from 0 to 6 months. Our fixed effect is thus respectively the mean number of conceptions in the group occurring in the past X months, in the X months surrounding the focal, or in the X months after the focal event, with X being equal to 1, 2, 4 or 6 months. See also Figure 2A for a graphical representation of the various past and future time windows that were tested. We thus ran 12 multivariate models for each response variable with the structure of the following models (18) in order to select the best 'Window_Conception' to include in our full final model.

$$
\begin{aligned}
Conception \sim & NDVI_NS(Window_NS_Conception) \\
& + Mean_Number_of_Conceptions(Window_Conception) \\
& + NDVI_S(Window_S_Conception) + Number_Adult_Females + Group \\
& + Parity + Rank) + (NDVI_S(Window_S_Conception) : Rank) \\
& + (NDVI_NS(Window_NS_Conception) \\
& : Rank) + (Mean_Number_of_Conceptions(Window_Conception) : Rank), \\
& random = Identity_Female, family = binomial
\end{aligned}
$$

We ran the exact same models, with different best time windows for the NDVI and reproductive synchrony effects, for the cycle resumption response variable. The results shown in the tables of the main text include variables that minimized AIC in this selection process (Figure 2, Table S2), i.e. with the mean number of conceptions over the past four months for the probability of conception (Table 5), and with the mean number of conceptions over the past six months for the timing of cycling resumption (Table 4). Figure 2 shows a graphical representation of ΔAIC for each time window of group reproductive synchrony investigated for Models 3 (Figure 2B) and 4 (Figure 2C). Note that the models shown in Figure 2 were ran without the interactions between rank and seasonal or non-seasonal environmental variations as these interactions were non-significant, whereas the results of the models showed in Table S2 include these interactions (we do not observe any qualitative differences between those results).

As for Models (1) and (2) (see Section S3), some variables had very close AIC values (ΔAIC < 2, see Table S2) during this model selection process, suggesting that they were equally supported. In such cases, we re-ran the final model by including the variable with the second lowest AIC value (instead of the variable with the lowest AIC value) to check whether it would affect our results. We found that the results were qualitatively similar and this extra step can be found in the code uploaded into the Dryad repository).

Section S5. Simulations investigating how the effect of group reproductive synchrony on interbirth intervals affects the intensity of population-level reproductive seasonality

We modeled the consequences of the effect of group reproductive synchrony detected on IBI for population-level reproductive seasonality (Table 2). We investigated the consequences of these social effects using IBI only, and omitted their effects on the probability of cycle resumption and of conception, because variation in IBI is generated by variation in both the timing of cycle resumption and the probability of conception.

In a first step, we used the simplest possible model, only considering the social effect of interest (female rank and interaction between female rank and group reproductive synchrony) in a simulated population showing the same level of reproductive seasonality as our study population (Dezeure et al., 2021a). We simulated a group of females during 15 years (the length of our study period). Females were divided equally between 3 rank categories: high, medium and low. We used a constant group size of 18 females (the closest multiple of three to the median number of females in our groups: 17). We used a time step of one day. In each group, we assumed that all females would have conceived within the first 24 month-period (initiation phase) and sampled the initial birth dates randomly using births observed in our population, in order to account for their seasonality. We used the distribution of birth months in our population and assumed that births occurred on the 15th day of each month (given the uncertainty of our birth dataset, see also Section S1). Such a process resulted in an overall level of reproductive seasonality that matched the observed level. For a given female, each subsequent birth date was assessed by adding the simulated IBI to the previous one. We computed the IBI following each birth depending on the mother's rank and the group reproductive synchrony in the 3 months preceding the birth opening the IBI, according to the estimate extracted from the results of Model 1 (Table 2). To do

so, we simply used the three regression functions (Figure 3A) corresponding to each rank category. In order to compare the reproductive seasonality of the population in the presence versus absence of this effect of group reproductive synchrony on IBI, we designed a second model, called thereafter 'random' model, where IBIs were only influenced by female rank and not by reproductive synchrony. We therefore used for each female a fixed value of IBI corresponding to the mean IBI value for each category of rank (High-rank=654 days, mid-rank=691 days, low-rank=696 days).

All simulations were run in R version 4.0.2 (R Core Team, 2018). We recorded all births, for both 'synchrony' and 'random' models and converted their dates in radians. We then computed the Rayleigh statistic R, using the function 'r.test' from the R package 'CircStats' (Agostinelli and Lund 2018), which measures their degree of seasonality, i.e. the strength of birth seasonality, going from 0 (births randomly distributed, i.e. completely non-seasonal) to 1 (all births occur at the same date in the annual cycle, i.e. completely seasonal) (Batschelet 1981). We repeated these simulations 1000 times for each model and compared the distributions of the Rayleigh statistics with a Welch two sample t-test (function 't.test' in R). The results of these simulations are presented in Figure S3.

In a second phase, and in order to test the robustness of these results for different levels of reproductive seasonality, we introduced an extra seasonal effect. We added a seasonality parameter called s, ranging from 0 (no seasonality) to 1 (complete seasonality). Technically, for each birth date computed, we estimated its deviation to the mean birth date in the population, i.e. the shortest number of days between the birth date and the next (or previous) 18th of November (Dezeure et al. 2021*a*). We then added (or removed) to this birth date a proportion s of the deviation (when s equals zero, all birth dates are unchanged, and when s equals 1, all births occur at the mean birth date). By modifying the value of s from 0 to 1, we were able to test the effect of group reproductive synchrony on birth seasonality on an increasing range of population-level reproductive seasonality. The results of these simulations are presented in Figure S4.

The code used for this simulation is available in the following Dryad repository: https://doi.org/10.5061/dryad.dr7sqvb1n

References (of supplementary material)

Agostinelli, C., and U. Lund. 2018. Package “CircStats”: Circular Statistics, from “Topics in Circular Statistics.”

Batschelet, E. 1981. Circular Statistics in Biology (Mathematics in Biology) (Academic Press.).

Campos, F. A., W. F. Morris, S. C. Alberts, J. Altmann, D. K. Brockman, M. Cords, A. Pusey, et al. 2017. Does climate variability influence the demography of wild primates? Evidence from long-term life-history data in seven species. Global Change Biology 23:1–15.

Dezeure, J., A. Baniel, A. Carter, G. Cowlishaw, B. Godelle, and E. Huchard. 2021a. Birth timing generates reproductive trade-offs in a non-seasonal breeding primate. Proceedings of the Royal Society B 288:1–9.

Dezeure, J., J. Dagorrette, A. Baniel, A. J. Carter, G. Cowlishaw, H. H. Marshall, C. Martina, et al. 2021b. Developmental transitions in body color in chacma baboon infants: Implications to estimate age and developmental pace. American Journal of Physical Anthropology 174:89–102.

English, S., A. W. Bateman, and T. H. Clutton-Brock. 2012. Lifetime growth in wild meerkats: Incorporating life history and environmental factors into a standard growth model. Oecologia 169:143–153.

Huffman, G. J., D. T. Bolvin, E. J. Nelkin, and R. F. Adler. 2016. TRMM (TMPA) Precipitation L3 1 day 0.25 degree x 0.25 degree V7.

Palombit, R. A. 2003. Male infanticide in wild savannah baboons: adaptive significance and intraspecific variation. Pages 367–412 in American Society of Primatologists, ed. Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions (Jones CB.).

Rickard, I. J., A. Courtiol, A. M. Prentice, A. J. C. Fulford, T. H. Clutton-Brock, and V. Lummaa. 2012. Intergenerational effects of maternal birth season on offspring size in rural Gambia. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 279:4253–4263.

Van Buuren, S., and K. Groothuis-Oudshoorn. 2011. mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. Journal of Statistical Software 45:1–67.

Wan, Z., S. Hook, and G. Hulley. 2015. MOD11A2 MODIS/Terra Land Surface Temperature/Emissivity 8-Day L3 Global 1km SIN Grid V006 [Data set].

Wiederholt, R., and E. Post. 2011. Birth seasonality and offspring production in threatened neotropical primates related to climate. Global Change Biology 17:3035–3045.

Tables

Table S1: Different methods used to estimate the dates of 241 conceptions of baboons in Tsaobis between 2005 and 2019.

Criteria used for estimation	Number of conceptions estimated	Median of the number of days of uncertainty	Range of the number of days of uncertainty
Conceptions observed in the field	68	0	0
Conceptions occurred during a field break	13	10	3 - 30
Birth date observed (in the field or during a field break)	65	10	10 - 40
Infant coloration & mother's reproductive state (Dezeure et al. 2021*b*)	56	61	0 - 151
Mother's reproductive state only (with birth observed)	23	65	21 - 153
Mother's reproductive state only (with no birth observed)	16	90	24 - 164
Total	241	10	0 - 164

Table S2: Selection of variables to include in the final models for models 1 (IBI) and 2 (infant mortality). *The model numbers correspond to the ones presented in the Section S3. For each model type, we present ΔAIC of each model compared to the best model (in bold writing). The models with ΔAIC < 2 are showed in italic writing.*

Model number (Section S3)	Model type	Variable	ΔAIC Model 1 IBI	ΔAIC Model 2 Infant mortality
3	Environmental seasonality	sin(dob + 0*pi/6)	3.47	9.85
4		sin(dob + 1*pi/6)	**0.00**	11.10
5		sin(dob + 2*pi/6)	*1.47*	5.95
6		sin(dob + 3*pi/6)	6.42	0.00
7		sin(dob + 4*pi/6)	9.13	*0.04*
8		sin(dob + 5*pi/6)	7.67	4.72
9	Non-seasonal environmental variation	Rainfall_NS	9.28	3.15
10		NDVI_NS	**0.00**	**0.00**
11	Number of adult females in the group	Simple effect	22.44	**0.00**
12		Square effect	**0.00**	*1.73*
13 or 14	Group reproductive synchrony (number of births in the group)	1 months around	2.25	2.41
		1 month before	2.12	*1.75*
		1 month after	3.42	2.69
		2 months around	2.59	2.83
		2 months before	3.25	2.28
		2 months after	3.55	*1.70*
		4 months around	**0.00**	**0.00**
		4 months before	2.63	2.62
		4 months after	6.18	*1.51*
		6 months around	2.09	3.51
		6 months before	2.46	3.73
		6 months after	6.54	3.36

Table S3: Selection of variables to include in the final models for models 3 (cycle resumption) and 4 (conception). *The model numbers correspond to the ones presented in the Section S4. For each model type, we present ΔAIC of each model compared to the best model (in bold writing). The models with ΔAIC < 2 are showed in italic writing.*

Model number (Section S4)	Model type	Variable	ΔAIC Model 3 Cycle resumption probability	ΔAIC Model 4 Conception probability
3	Environmental seasonality (sine term)	sin(month + 0*pi/6)	*1.88*	5.62
4		sin(month + 1*pi/6)	*1.71*	8.50
5		sin(month + 2*pi/6)	*0.77*	7.13
6		sin(month + 3*pi/6)	**0.00**	2.82
7		sin(month + 4*pi/6)	*0.16*	**0.00**
8		sin(month + 5*pi/6)	*1.10*	*1.43*
9	Environmental seasonality (rainfall)	Rainfall_S 0	*0.39*	8.10
		Rainfall_S 1	*0.10*	7.68
		Rainfall_S 2	*0.77*	4.22
		Rainfall_S 3	*1.56*	*1.35*
		Rainfall_S 4	*0.70*	**0.00**
		Rainfall_S 5	**0.00**	*0.31*
		Rainfall_S 6	*0.90*	2.22
		Rainfall_S 7	*1.28*	*1.71*
		Rainfall_S 8	*1.30*	*1.67*
		Rainfall_S 9	*1.08*	2.52
		Rainfall_S 10	*1.18*	4.26
		Rainfall_S 11	*1.83*	4.02
		Rainfall_S 12	*0.39*	8.10
10	Environmental seasonality (NDVI)	NDVI_S 0	*1.87*	3.96
		NDVI_S 1	2.10	*0.61*
		NDVI_S 2	*1.43*	**0.00**
		NDVI_S 3	*0.07*	*1.70*
		NDVI_S 4	**0.00**	4.39
		NDVI_S 5	*1.21*	7.15
		NDVI_S 6	2.18	8.97
		NDVI_S 7	2.45	10.06
		NDVI_S 8	2.48	10.66
		NDVI_S 9	2.43	10.95
		NDVI_S 10	2.45	11.02
		NDVI_S 11	2.35	10.81
		NDVI_S 12	2.10	8.77
11	Non-seasonal environmental variation (rainfall)	Rainfall_NS 0	*1.10*	2.74
		Rainfall_NS 1	*1.85*	2.62
		Rainfall_NS 2	*1.69*	2.42
		Rainfall_NS 3	*0.73*	2.67
		Rainfall_NS 4	**0.00**	2.48

		Rainfall_NS 5	*1.62*	3.01
		Rainfall_NS 6	2.66	2.64
		Rainfall_NS 7	3.69	2.17
		Rainfall_NS 8	2.72	*1.73*
		Rainfall_NS 9	2.68	*1.15*
		Rainfall_NS 10	2.34	2.15
		Rainfall_NS 11	2.05	*1.02*
		Rainfall_NS 12	2.09	**0.00**
12	Non-seasonal environmental variation (NDVI)	NDVI_NS 0	*0.65*	5.11
		NDVI_NS 1	*0.59*	5.11
		NDVI_NS 2	*0.32*	5.14
		NDVI_NS 3	**0.00**	5.11
		NDVI_NS 4	*0.15*	4.74
		NDVI_NS 5	*0.73*	3.90
		NDVI_NS 6	*1.38*	3.12
		NDVI_NS 7	*1.98*	2.59
		NDVI_NS 8	2.41	*1.98*
		NDVI_NS 9	2.61	*1.67*
		NDVI_NS 10	2.68	*1.30*
		NDVI_NS 11	2.72	*0.60*
		NDVI_NS 12	2.76	**0.00**
13	Environmental variation	Sine term	2.42	5.51
14		Rainfall	*0.92*	5.48
15		NDVI	**0.00**	**0.00**
16	Number of adult females in the group	Simple effect	**0.00**	**0.00**
17		Square effect	*1.81*	*1.52*
18	Group reproductive synchrony (number of conceptions in the group)	1 months around	4.74	12.44
		1 month before	4.85	7.74
		1 month after	6.60	9.17
		2 months around	6.97	3.99
		2 months before	3.17	5.90
		2 months after	6.09	12.53
		4 months around	7.18	5.92
		4 months before	3.49	**0.00**
		4 months after	6.26	13.74
		6 months around	7.04	9.02
		6 months before	**0.00**	3.32
		6 months after	5.38	14.65

Figures

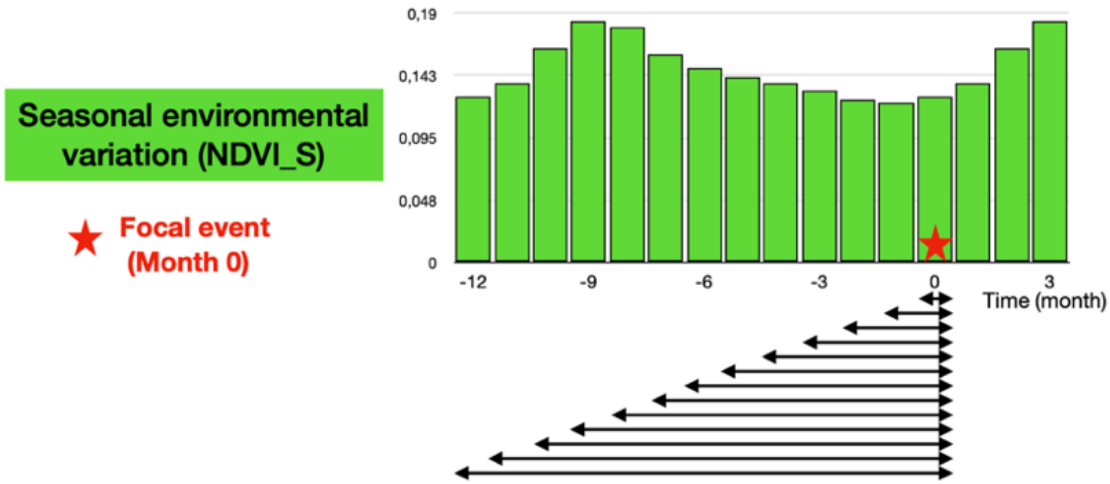


Figure S1: Examples of the different time windows considered when investigating the effects of past environmental variation on female cycle resumption and conception probabilities. *We plotted the seasonal NDVI ('NDVI_S') per month in green considering December 2018 as time 0 (and so, for example, December 2017 is indicated with -12). We tested the effect of the mean NDVI_S over the X past months, X going from 0 to 12, on female cycle resumption (Model 3) and conception (Model 4) probabilities*

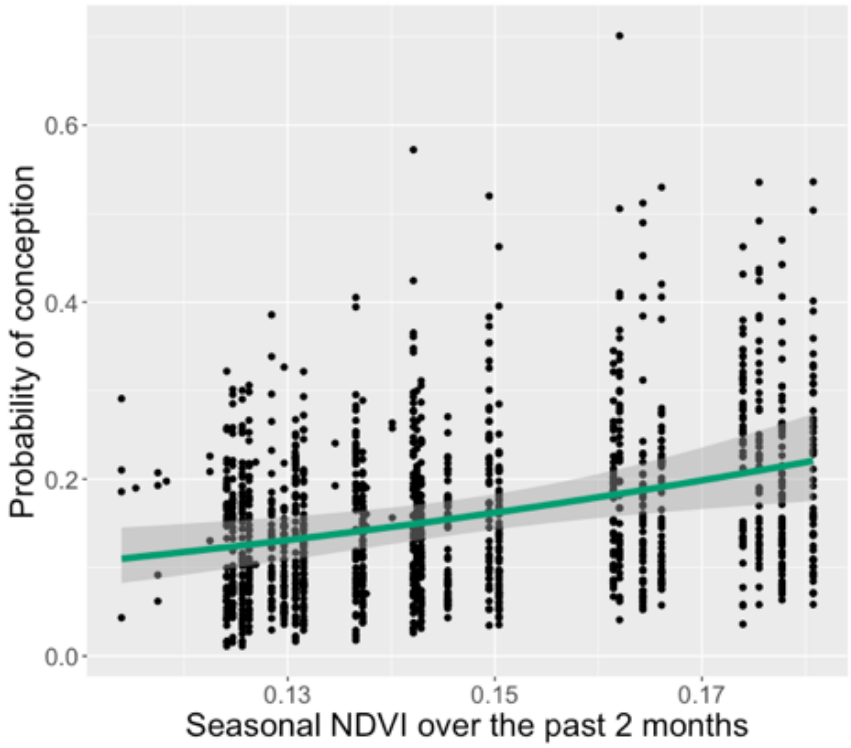


Figure S2: The probability of conception increases with higher seasonal variation of NDVI over the past two months*. Each black dot represents a fitted value of the full model (Table 5) focusing on the probability of conception according to the mean seasonal NDVI over the past 2 months. The green curve shows the logistic fit, and the shaded area displays 95% confidence intervals around it.*

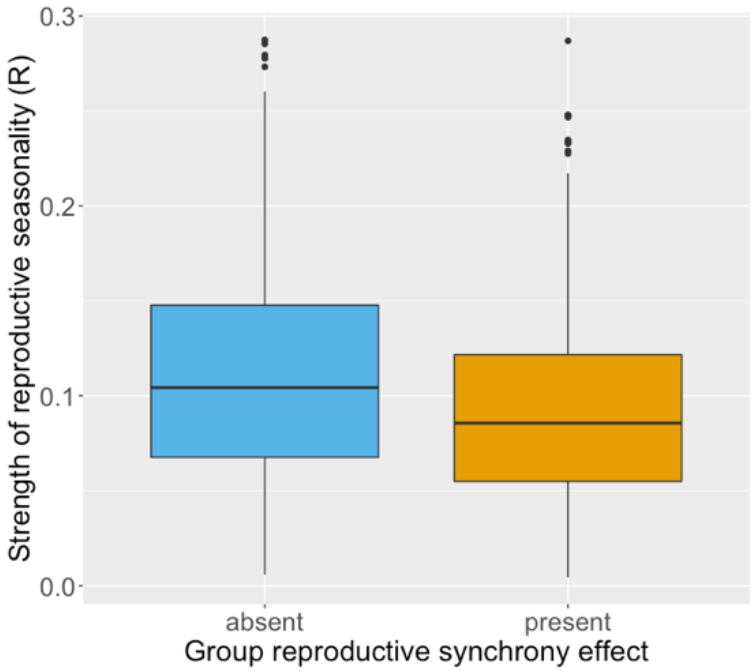


Figure S3: The effect of the group reproductive synchrony found on IBIs (Table 2) leads to lower reproductive seasonality. *The boxplots represent the strength of reproductive seasonality (R, from the Rayleigh test) according to whether or not the effect of group reproductive synchrony was incorporated in our simulated IBIs. See Section S5 for more details: 'absent' refers to the 'random' models (in blue), whereas 'present' refers to the 'synchrony' models (in orange). These two R distributions are significantly different (Welch two-sample t-test: t=9.616, p<10-3).*

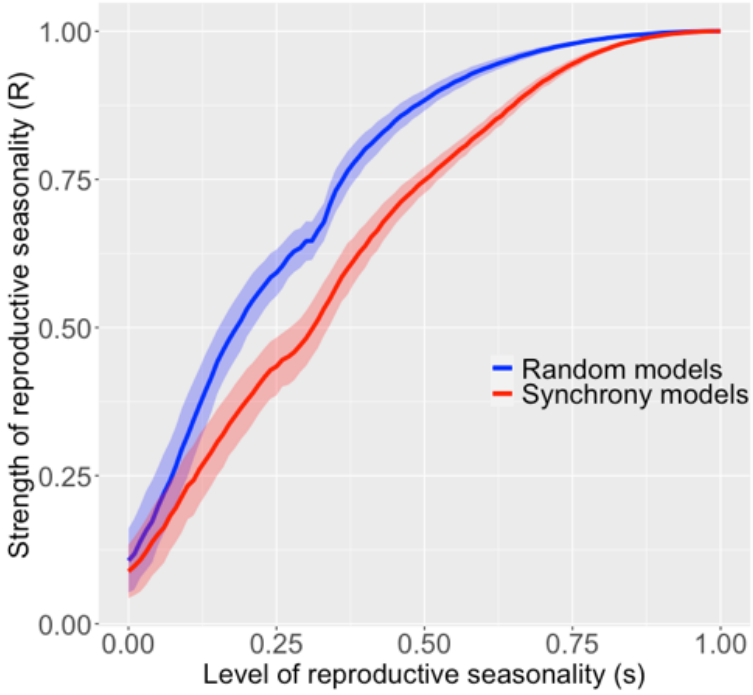


Figure S4: The effect of group reproductive synchrony on reproductive seasonality increases with the intensity of reproductive seasonality*. We represented the strength of reproductive seasonality (R) for the 'random' models in blue (i.e. absence of group reproductive synchrony effect) and the 'synchrony' models in red (i.e. presence of group reproductive synchrony effect) according to the intensity of environmental seasonality (s). See also Section S5. The colored lines represent the mean R values of the 1000 simulations for each model, and their shaded areas display their standard errors.*

CHAPITRE 2 : APPROCHE THÉORIQUE DE MODÉLISATION

Evolutionary determinants of reproductive seasonality: a theoretical approach

Lugdiwine Burtschell[1,2], Jules Dezeure[1], Elise Huchard[1,†] and Bernard Godelle[1,†]

[1] Institute of Evolutionary Sciences of Montpellier (ISEM), UMR 5554, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France

[2] AgroParisTech, Paris, France

[†] Equal contributions

Article published in Peer Community Journal (2023): https://doi.org/10.24072/pcjournal.286

Abstract

Reproductive seasonality is a major adaptation to seasonal cycles and varies substantially among organisms. This variation, which was long thought to reflect a simple latitudinal gradient, remains poorly understood for many species, in part due to a lacunary theoretical framework. Because seasonal cycles are increasingly disrupted by climate change, a better understanding of the ecology of reproductive seasonality could generate important insights on how climate change may affect biodiversity. The goal of this study was to investigate the drivers of evolutionary transitions towards reproductive seasonality using a realistic agent-based optimisation model simulating the life cycle of a female yellow baboon, who typically breeds year-round. Specifically, we tested the influence of three ecological traits (environmental seasonality, productivity and unpredictability) and three life-history traits (daily reproductive energy expenditure, reproductive cycle length and infant extrinsic mortality) on the intensity of reproductive seasonality. To do so, we simulated diverse reproductive phenology strategies (from non-seasonal to highly seasonal), assessed which were optimal and computed, for the set of optimal strategies, the intensity of reproductive seasonality. We then induced variation in each trait of interest and examined how it affected the intensity of reproductive seasonality. We found substantial effects of all three environmental traits: high reproductive seasonality was favoured by high environmental seasonality, low environmental productivity and low unpredictability. It was further, and most strongly, favoured by high daily reproductive energy expenditure. In contrast, there was no effect of reproductive cycle length and infant extrinsic mortality. Our modelling approach successfully disentangled the effects of environmental seasonality, productivity and unpredictability on the intensity of reproductive seasonality, which likely all contribute to generate the well-known association between latitude and reproductive seasonality. Our results further highlight the critical importance of life history pace on the evolution of reproductive seasonality. Overall, this study contributes a powerful theoretical framework and modelling tool that may apply across the life-history space, as well as sheds new light on the emergence and maintenance of non-seasonal breeding in slow-living species, including humans.

Keywords: Baboon, ecology, life history, modelling, phenology, reproduction, seasonality, unpredictability

Introduction

Reproductive seasonality, which consists in a temporal gathering of reproductive events, is a major adaptation to seasonal cycles as it allows synchronising the energetic costs of reproduction with the annual food peak (van Schaik & Brockman, 2005). Because seasonal cycles are increasingly disrupted by climate change (Easterling *et al.*, 2000), a better understanding of the ecology and evolution of reproductive seasonality could generate important insights on how climate change may affect biodiversity (Thackeray *et al.*, 2016).

Many studies have focused on understanding the physiological regulation of reproductive seasonality as well as variation in its timing (Brockman & van Schaik, 2005; Bradshaw & Holzapfel, 2007; Bronson, 2009; Vatka *et al.*, 2014; Clauss *et al.*, 2021), but less work has investigated why the intensity of reproductive seasonality exhibits such a broad range of variation across species (Campos *et al.*, 2017). Understanding the drivers of such variation in strategies of reproductive phenology (i.e. timing and length of the annual birth season) is essential to predict the resilience of species to climate change.

The intensity of environmental seasonality (often approximated by latitude) has traditionally been used to predict reproductive seasonality (Conover, 1992; Ogutu *et al.*, 2014; Heldstab, 2021b) with tropical species breeding year-round and temperate and Arctic species breeding seasonally. Yet, a great part of its variation remains unexplained by this predictor alone. For instance, some tropical species reproduce seasonally (Brown & Shine, 2006; Hongo *et al.*, 2016) while non-seasonal breeding has been observed in some temperate (Riedman *et al.*, 1994) and Arctic (Gruyer *et al.*, 2010) species. There are also examples of sympatric species which largely differ in their reproductive phenology (Sinclair *et al.*, 2000). In sum, besides environmental seasonality, other determinants likely play a significant role in the evolution of reproductive seasonality, such as other ecological factors, life-history traits, and their interaction (English *et al.*, 2012; Clauss *et al.*, 2021)

Ecological factors other than environmental seasonality could include environmental productivity (average level of food availability) and unpredictability (hereafter approximated by the non-seasonal variation in food availability and modelled as an added noise to food availability). First, in highly productive habitats, the energy requirements of reproduction could be met year-round even in seasonal environments, thus decreasing the benefits of seasonal breeding.

Interestingly, environmental seasonality and productivity are both highly correlated with latitude (Botero *et al.*, 2014), which is a major predictor of reproductive seasonality (Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021b). Yet, most studies only investigate the global effect of latitude without disentangling the effects of environmental productivity, seasonality and their interaction. Second, in unpredictable environments, even with some degree of environmental seasonality, a flexible reproduction may be more advantageous than a strictly seasonal reproduction. Indeed, reproducing seasonally in an environment where the food peak is regularly reduced or delayed may generate mismatches between a fixed reproductive timing and a variable annual food peak (Vatka *et al.*, 2014; Clauss *et al.*, 2021). Such mismatches could reduce the benefit of breeding seasonally and therefore lead to a decrease in the intensity of reproductive seasonality. However, only a few studies have investigated this latter effect of environmental unpredictability on the *intensity* (and not only on the *timing*) of reproductive seasonality, with mixed results so far. While English *et al.* (2012) found that inter-annual variation in food availability had an effect on the intensity of birth synchrony of wild ungulate populations from 38 species, two other studies on red deer, *Cervus elaphus* L. (Loe *et al.*, 2005) and chacma baboons, *Papio ursinus* (Dezeure *et al.*, 2023) found no effect of environmental unpredictability on reproductive seasonality.

Regarding the effect of life-history traits, variation across species in strategies used to finance the energetic costs of reproduction has likely played a major role in shaping the evolution of their reproductive schedule. In particular, the mechanism consisting in limiting the peak in energy demand for reproduction, by adopting a “slower” life history, as defined by the fast-slow continuum framework (Stearns, 1989; Bielby *et al.*, 2007) could be critical to sustain non-seasonal reproduction. Indeed, high day-to-day reproductive energy requirements, which are typical of short-lived species with large litter size and fast reproductive cycles (Bielby *et al.*, 2007), likely limit the period of the year where the energetic costs of reproduction can be met. In contrast, in species with slower reproductive paces, reproductive costs are spread over time and more easily afforded year-round (van Noordwijk *et al.*, 2013). Additionally, and regardless of the life-history pace, the length of the reproductive cycle could also be a key factor, depending on whether or not it is synchronised with the annual schedule. Particularly, for long lived species, a reproductive cycle lasting more than exactly one, two, three or more full years (i.e., that is not an integer number of years), could decrease the benefits of seasonal breeding by introducing gaps at the end of each reproductive cycle, where females must wait the next reproductive season in order to reproduce again. Lastly, slow-living species often have small litters or singletons that can be lost all at once (Bielby *et al.*, 2007). In such cases, species with high external offspring mortality compared to that

of adults – a defining feature of slow life histories (Jones, 2011) – could face costs from reproducing seasonally by experiencing gaps after losing their offspring if they have to wait the next reproductive season to conceive again, similarly to species whose reproductive cycles are not integer years.

Finally, despite an abundant empirical literature on reproductive seasonality, few models have been developed to explain the variation of reproductive strategies in seasonal environments (Tökölyi *et al.*, 2012; Stephens *et al.*, 2014; Kristensen *et al.*, 2015), with only one, to our knowledge, studying the emergence of reproductive seasonality (Sun *et al.*, 2020). Yet, this last model focuses on the evolution of income versus capital breeding and considers environmental seasonality as the only determinant of the emergence of seasonal breeding. This highlights a general lack of theory regarding the drivers of the intensity of reproductive seasonality, and a specific need to develop a predictive framework integrating the combined effects of various ecological and life-history traits across ecological and evolutionary timescales. In addition, because several potential determinants of the intensity of reproductive seasonality typically co-vary in natural environments, modelling approaches appear essential to disentangle their effects by introducing variation in some traits while keeping others constant.

In this study, we developed an agent-based optimisation model to investigate the effects of variations in ecological and life history traits on the emergence of reproductive seasonality. We chose to create a realistic and detailed model based on energetics, that we parameterized using published empirical data from the yellow baboon (*Papio cynocephalus*). This choice of a long-lived tropical and non-seasonally breeding (Campos *et al.*, 2017) model species contrasts with most studies on reproductive seasonality. First, focusing on a non-seasonal breeder and on how reproductive seasonality could emerge from this point is a new approach and the *Papio* genus is well suited for it because it is characterised by phenological flexibility, with one in six *Papio* species breeding seasonally (Petersdorf *et al.*, 2019). Second, studying a tropical species like baboons is of major interest because most studies of reproductive seasonality focus on organisms from temperate regions (Bronson, 1985; Vatka *et al.*, 2014). Lastly, long-lived species such as baboons, where reproductive cycles spread over multiple years, tend to be under-represented in studies of breeding seasonality, but could bring important insights to understand our own reproductive phenology, namely why humans reproduce year-round.

Yellow baboons live in tropical semi-arid savannas characterised by relatively low productivity, high unpredictability and moderate seasonality (Gesquiere *et al.*, 2008). They give

birth to one offspring at a time with a limited growth rate during lactation (Altmann & Alberts, 1987) inducing relatively low day-to-day reproductive energy requirements. Their mean interbirth interval (IBI) is 638 days, or 1.75 years (Gesquiere *et al.*, 2018), which is not an integer number of years, and they exhibit a moderate extrinsic infant mortality (for a slow-living species) (Alberts, 2019). Altogether, their non-seasonal reproductive phenology appears consistent with our hypotheses regarding their habitat characteristics and life history traits.

We therefore simulated variable strategies of reproductive phenology, from non-seasonal breeding to a highly seasonal reproduction, together with their energy budget, in order to calculate their associated fitness outcome. The phenology strategies that maximized individual fitness, here calculated as λ_{ind}, the individual-level equivalent of the population growth rate (McGraw & Caswell, 1996), were interpreted as the optimal reproductive phenology strategies. We first identified the optimal reproductive phenology strategies in the natural environment of yellow baboons, the Amboseli National Park, source of most empirical data used here. To do so, we used the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), a satellite-derived quantitative measure of vegetation productivity, extracted from the Amboseli national Park coordinates, as a proxy of food availability. By artificially reshaping the NDVI time series, we subsequently investigated the effect of variation in three environmental traits (seasonality, productivity and unpredictability) on the fitness of these different strategies. We further tested the influence of three life-history traits (daily reproductive expenditure, length of the reproductive cycle and infant extrinsic mortality rate) on the optimal phenology strategy by modifying the model parameters. By doing so, we were able to test our working hypotheses, respectively proposing that the emergence of reproductive seasonality is favoured by (H1) high environmental seasonality, (H2) low environmental productivity, (H3) low environmental unpredictability, (H4) high daily energetic expenditure of reproduction, (H5) a reproductive cycle that is an integer number of years and (H6) low infant extrinsic mortality rate.

Methods

A. Model description

The programme code uses a combination of R (R Core Team, 2020) and C++ functions through the Rcpp package (Eddelbuettel & François, 2011). The model description follows the ODD (Overview, Design concepts, Details) protocol for describing individual and agent-based models (Grimm *et al.*, 2010).

1. Purpose

The purpose of this study is to investigate the determinants of reproductive seasonality in a mammalian species. To do so, we simulate the life cycle of a female yellow baboon (*Papio cynocephalus*) with an energetic approach to evaluate the optimal strategy of reproductive phenology. We parameterized the model using published empirical data (Table S1), but we developed its structure to be as general as possible so that it could be adapted to other mammalian species.

2. Entities, state variables, and scales

Agents/individuals:

The model simulates the life cycle of a female adult baboon and her offspring. We do not discriminate the offspring by sex and only include adult females. We consider here that males are non-limiting for female reproductive success, and do not affect the outcome of reproduction, which sounds reasonable in a species where paternal care is optional (Buchan *et al.*, 2003). Therefore, each individual in the model belongs to one of four possible life stages: foetus, infant, juvenile and (adult) female. A foetus is created when a female conceives and switches to the next life stages through defined events: birth, weaning and sexual maturity. As individuals grow, they acquire new abilities (e.g. foraging or reproducing). Technically, we simulated these individuals using object-oriented programming where the four life stages are represented by four classes that inherit (acquire properties and behaviour) from one another (Fig. 1). Each individual is characterised by some attributes or state variables, according to his life stage (Appendix A, Table S2) which accounts for the changes occurring during the simulation.

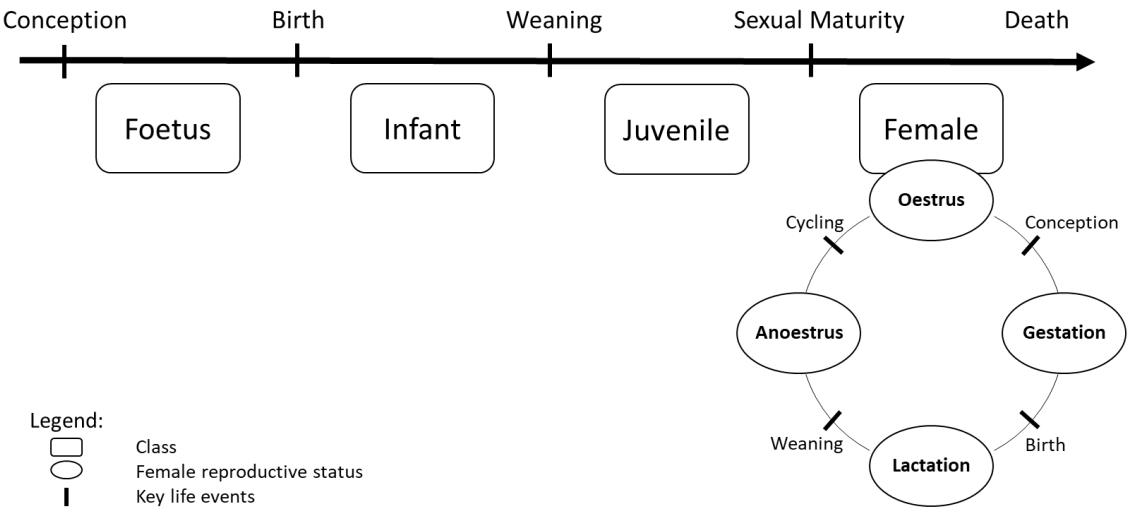


Figure 1: Schematic representation of the class-structure used in the model*. Each rounded rectangle represents a class. The Foetus class is the base-class while the Female class is the class with the most advanced properties, including reproduction. Class Female individuals can therefore produce offspring that will appear as an individual of class Foetus and evolve to the other classes through key life events associated with changes in the female reproductive status.*

Temporal scales:

One time step represents one day and simulations end with the female death or her last offspring reaching sexual maturity, depending on which event occurs last.

Environment:

Each simulation occurs in an environment characterised by its food availability, approximated by the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). NDVI is an indicator of vegetation productivity (Pettorelli *et al.*, 2005) and is therefore relevant to predict food availability for yellow baboons whose diet, although omnivorous, consists mainly in plants (Post, 1982). NDVI has indeed previously been used in several baboon populations to estimate food availability (Baniel *et al.*, 2018; Dezeure *et al.*, 2021; Walton *et al.*, 2021; Dezeure *et al.*, 2023) and has also proved relevant to predict reproductive seasonality in humans (Macfarlan *et al.*, 2021). When vegetation productivity is weak (low NDVI), the model also allows the use of alternative sources of food, called 'fallback food', as described in wild yellow baboons (Altmann, 1998) (see Appendix B - Section 3 "Energy intake" and Figure S1 in the Supplementary Material for details).

To account for realistic seasonal changes in NDVI, we used real values from the Amboseli population of yellow baboons. We used a GPS tracking study (Amboseli Baboon Research Project, 2015 - see Markham *et al.*, 2013 for methods) to assess the coordinates of a quadrat where the majority of the baboon movements occurred (South/West: -2.75, 37.04 ; North/East: -2.70, 37.11). This quadrat covers a surface of about 42 km², which is consistent with the annual home range

size observed in wild baboons (Altmann & Muruthi, 1988). We extracted NDVI within this quadrat using the 250-m resolution NDVI 16-day composite data from the MOD13Q1 product (Didan, 2015) which we linearly interpolated to have a daily time series from February 18, 2000 to May 09, 2022. Because our simulations can run for more than 27 years, we needed to extend the NDVI dataset. To do so, we chose to simply repeat the entire NDVI time series. To minimise discontinuity, we compared the first and last years of the time series and selected the day of year with the least variable NDVI that we therefore used as the transition point for concatenation of the NDVI time series.

3. Process overview and scheduling

The same sequence happens at every time step (day) of the simulation.

1. Potential death of the female and/or offspring (if any)
2. Potential change of the female reproductive status (cycling, conception, birth or weaning)
3. Evaluation of daily energy intake extracted from the environment
4. Evaluation of daily energy needs based on reproductive status
5. Energy allocation:
   5.1. If positive energy balance: storage of energy for the female and offspring (if any)
   5.2. If negative energy balance: release of energy and/or energy restrictions (slowdown of growth, miscarriage, infant abandon) for the female and offspring (if any)
6. Growth of the female and/or dependent offspring (if any)

Following the death of a female, the same sequence (without reproduction) is repeated for each independent offspring (juvenile) until they die or reach sexual maturity. Dependent offspring (foetus or infant) do not survive after their mother's death.

These six submodels (Death, Change of reproductive status, Energy intake, Energy needs, Energy allocation and Growth) are described in Appendix B of the supplementary material (Fig S1-3).

4. Design concepts

Emergence, Adaptation:

In this statistic optimisation model, we compute the female fitness associated with each phenology strategy. The fitness of an individual does not depend on the strategy of others. In

particular, male function is supposed to be non-limiting, and we do not consider density-dependence interactions. The phenology strategy (i.e. the beginning and length of the time window during which a female can conceive) is constant throughout each simulation (i.e. throughout her lifetime), but different phenology strategies are tested in a given set of simulations. To account for both different reproductive timings (the date in the annual cycle of the mating season) and different intensities of the reproductive seasonality (i.e. the length of the mating season), we tested various phenology strategies, with reproductive windows starting each first day of each month (12 different timings) and lasting from 1 to 11 months (11 different intensities of reproductive seasonality). We also tested the non-seasonal phenology strategy (females can conceive year-round), resulting in 133 phenology strategies tested for each set of simulation. We ran 2000 simulations for each phenology strategy and extracted the resulting mean fitness values. The optimal strategies of reproductive seasonality emerged from the set of simulations as the strategies associated with the highest fitness values. Because differences between some phenology strategies can be small (one-month difference in start or length of reproductive window), in most cases there is not a single phenology strategy that emerges but rather a group of optimal phenology strategies associated with the highest fitness values. More precisely, we assessed the difference between the mean fitness value of the "best" phenology strategy (i.e. highest one) and the mean fitness values associated with each other phenology strategy and allowed a 5% decrease in fitness as a confidence margin. Optimal phenology strategies were therefore defined as strategies whose mean fitness value ranged above 95% of the highest mean fitness value.

Fitness:

Individual fitness (λ_{ind}) is calculated at the end of each simulation as described in McGraw and Caswell (1996) and represents the "population growth rate of an individual". Previously used in empirical studies (McLean *et al.*, 2019), this value takes into account not only the number of offspring born to a female but also the timing at which they are produced: the earlier in life a female has offspring, the higher her individual growth rate. Specifically, λ_{ind} is the dominant eigenvalue of Leslie matrices built on individual females, which indicates the number of offspring produced each year. It should be noted that λ_{ind} does not represent an individual's contribution to the demographic growth of the population. In particular, the mean of several individual fitness values cannot be used to estimate a population growth rate (McGraw & Caswell, 1996). Because our simulations begin when the female has just reached sexual maturity, we decided to consider

in the calculation of the individual fitness only offspring having reached the same point (i.e. sexual maturity). This method prevents us from overestimating or underestimating any life stage in the calculation of fitness, and it especially allows to take into account the post-weaning period which is known to be critical for juveniles (McLean *et al.*, 2019). Even if sexual maturity seems to appear around 10 months later for male offspring than for female offspring in yellow baboons (Charpentier & Tung *et al.*, 2008), early maturation has been observed in male hamadryas baboons (Zinner *et al.*, 2006). Because of the uncertainty on male sexual maturity age and for simplicity, we chose to use the female age at sexual maturity as a unique milestone for offspring of both sexes.

Stochasticity:

There are two stochastic processes in this model: conception and extrinsic mortality. Variation in the probability of conception is accounted for by randomly picking a cycling duration from observed data in the Amboseli yellow baboons (Gesquiere *et al.*, 2018) before each cycling phase of the reproductive cycle. Extrinsic mortality (external causes of death) is accounted for by assigning a maximal lifespan to each individual, also randomly picked from empirical data (McLean *et al.*, 2019) and independent of environmental variations. Individuals die if they reach their maximal lifespan, independently of their current energy resources. Yet, individuals can also die before their assigned lifespan is reached, if the environmental conditions do not provide them with enough energy to survive ("intrinsic" mortality). Overall, individuals in the model can either die from a stochastic external mortality or from an environmentally-dependent intrinsic mortality (see the submodels "Death" and "Cycling" in supplementary for details). Finally, the first day of the simulation is also randomly picked in the annual cycle, in order not to favour one time of the year over another. We ran each simulation 2000 times to account for such stochasticity. We assessed this number by increasing the number of simulation runs until reaching stability in the results.

Observation:

The model outputs recorded at the end of a simulation are:

1. The fitness of the female with respect to the phenology strategy she has followed
2. The seasonality of births that took place during the simulation

We used circular statistics to characterise the seasonality of births, according to recent recommendations (Thel *et al.*, 2022). In circular statistics, days of the year are represented as angles on a circle and each birth event is characterised by a vector of length 1 pointing to the day of year when it occurred. By computing the mean vector of all birth events, we can characterise their seasonality: the direction (μ) of the mean vector gives the mean date of birth, while its length (r) defines the intensity of seasonality (r = 0 when births are evenly distributed and r = 1 when they all occur on the same day).

5. Initialisation

At time t=0, only one individual of class Female is created. It represents a female yellow baboon that has just reached sexual maturity and its state variables are initialised using parameters from the literature (Appendix A, Table S3). Initial attributes for offspring are presented in Appendix A, Table S4.

6. Input data

We use some species-specific parameters in the model that remain constant throughout each simulation. We compiled and calculated them from the literature (Table S1). Most of them come from published empirical data from wild populations of yellow baboons. When such data were unavailable, we used available values from phylogenetically close species or captive populations.

B. Test of hypotheses

To test our hypotheses (H1-6), we artificially modified in the model the value of each of the six environmental or life history traits investigated and computed the associated birth seasonality.

1. Computation of simulated birth seasonality

To compute the birth seasonality associated with specific environmental and life history conditions, we first evaluated all 133 possible phenology strategies (from highly seasonal to non-seasonal) to identify which were optimal (i.e. associated with the highest fitness values, see the section "*Emergence, Adaptation*" section above). We then pooled all births coming from the pool of optimal phenology strategies, and calculated, from these births dates, the mean vector length

(r) and direction (μ), using the functions 'rho.circular' and 'mean.circular' from the 'circular' package (Lund *et al.*, 2017) as a measure of birth seasonality.

2. Artificial variation of environmental and life history effects

In order to disentangle the effects of environment and life history, we chose to modify only the three environmental traits first. By doing so, we drew an environmental landscape composed of three axes (productivity, seasonality and unpredictability) in order to explore their whole range of (co)-variation. We expected one or more interactions, and specifically that the effect of environmental seasonality on reproductive seasonality would be modulated across a gradient of environmental productivity, with higher productivity extending the annual time window where reproduction is sustainable in seasonal environments. For example, abnormally extended birth seasons were observed in a population of North American elk that punctually experienced a higher habitat quality (Keller *et al.*, 2015). Because a 3D representation of the environmental parameter space (productivity, seasonality and unpredictability) can be difficult to apprehend and increases computing time, we chose to systematically simulate and represent only a two-dimensional environmental landscape covering the full range of variation of both environmental seasonality and productivity – and later represented through heatmaps. Variation in those two parameters can indeed reflect a variation in latitude with the top-right to bottom-left diagonal of the heatmaps representing a gradient from low latitudes (high productivity and low seasonality) to high latitude (low productivity and high seasonality). We then tested for the effect of unpredictability, the third environmental dimension, by simulating this same heatmap for four levels of unpredictability (i.e. sectional views of the 3D environmental landscape). We subsequently tested the effect of each life history trait on reproductive seasonality across this two-dimensional landscape in order to cover a broad range of viable environments, but kept unpredictability unchanged for simplicity.

3. Modification of environmental traits: test of hypotheses H1-3

In order to test the influence of environmental seasonality, productivity and unpredictability (H1-3), we first decomposed the NDVI time series into three components, therefore disentangling seasonal from non-seasonal variation (Fig. S4):

(1) $$NDVI(t) = K + NDVI_S(t) + NDVI_NS(t)$$

K is the mean NDVI over the entire time series and is therefore a constant that represents the overall productivity of the environment. NDVI_S represents the seasonal part of the variation in NDVI and is obtained by calculating, for each day of the calendar year, the mean daily offset of NDVI from its mean over the 22 years of data (i.e. the mean daily NDVI, minus K). NDVI_S captures the within-year variation of NDVI and is completely identical between years. Lastly, NDVI_NS captures the rest of the NDVI variation and is computed by removing to the overall NDVI its mean K and its seasonal component NDVI_S. NDVI_NS can be seen as the noise, where a positive value indicates that the NDVI is higher than expected for a given calendar day, i.e. for the season. In other words, NDVI_NS essentially captures the non-seasonal variation in NDVI, later used as a proxy for environmental unpredictability. It should be noted that NDVI_NS also encompasses the noise due to measurement errors, that cannot be disentangled from the biological noise but that is likely negligible compared to non-seasonal environmental variation. In addition, unpredictability is a multidimensional entity that cannot be restricted to the NDVI_NS component alone: for example, one additional dimension is the unpredictability in the timing of the food peak. In other words, this decomposition describes the changes in NDVI magnitude for the same calendar date, but does not directly capture the changes in timing of the NDVI time series.

We then artificially modified these different components of the NDVI time series by introducing three parameters, *s*, *p* and *u*. This allowed us to modulate the contribution of each component of NDVI as follow:

(2) $$NDVI_{modified}(t) = p \times K + s \times NDVI_S(t) + u \times NDVI_NS(t)$$

The higher *p*, *s* and *u*, the higher the environmental productivity, seasonality and unpredictability (respectively). The parameter *p* varied from 0.85 to 1.4 while *s* and *u* varied from 0 to 3, with the real NDVI given by $p = s = u = 1$. NDVI being a normalised index whose values range between 0 and 1, we truncated accordingly the modified NDVI time series, replacing any negative values with zero, and any value superior to one with one. The ranges of variation for the three parameters *p*, *s* and *u* were chosen in order to explore substantial variation in environmental productivity, seasonality and unpredictability while still simulating viable environments for baboons (i.e., with a sufficiently high productivity). Non-viable environments are characterised by a fitness of zero and appear as grey cells on heatmaps.

4. Modification of life history traits: test of hypotheses H4-6

To investigate the effect of an increase in daily reproductive energy expenditure (H4), we modified the daily growth rate at 7.5 g/day instead of the original 5g/day, which is a highly variable parameter between species with different life-history paces (Bielby *et al.*, 2007). This represents an increase of 50% in the energy expenditure associated with growth. Gestation was accordingly reduced from 178 days to 118 to ensure a constant birth mass.

To test the effect of a reproductive cycle being an integer number of years (H5), we chose to artificially modify the year length, instead of the reproductive cycle length. With this approach, the biological timing (and especially the daily reproductive energy expenditure) remains unchanged, but the temporal synchronisation between reproductive cycle and year length can change, thus disentangling the two effects predicted by H4 and H5. Reducing or extending the reproductive cycle length (for example by modifying gestation length, growth rate, weaning mass…) would indeed be an alternative approach to synchronise the reproductive schedule with the annual cycle. Yet, by also modifying the energetical aspects of the reproductive cycle, this approach could influence reproductive seasonality indirectly, for example via an effect of daily reproductive energy expenditure (H4). On the contrary, modifying the year length alone allows us to isolate the effect of synchronising the reproductive cycle with the annual cycle without altering the energetic transfers between mother and offspring. To do so, we interpolated the 16-days NDVI time series from the raw data assuming a year length of 637 days (equal to the interbirth interval), 425 days (so the IBI would be of exactly 1.5 year) and 365 days (normal conditions, IBI = 1.75 year). In other words, we “stretched” the NDVI time series so its seasonal variations would be perfectly synchronised with the reproductive cycle (year length = interbirth interval) or desynchronised (year length = 1.5 interbirth interval). For example, in the synchronised configuration, with a year length of 637 days, the annual good season would always fall during the same phase of the reproductive cycle. In this particular case, each month lasts 53 days and the raw NDVI values, originally spaced of 16 days, are spaced of 28 days.

Lastly, to investigate the influence of infant mortality (H6), we modified the proportion of infants dying from external causes by a coefficient *m* (see submodels “Death” in supplementary for details). The coefficient *m* took three different values, 0, 1 and 4, corresponding respectively to 0, 11.61 and 46.44% of infants dying from external deaths and representing the range observed in baboon species (Palombit, 2003).

Results

We created a model simulating the life cycle of a female yellow baboon. Under realistic conditions, we found as output of our model comparable key life-history traits and reproductive seasonality (non-seasonal reproduction) to the ones observed in the wild, thus confirming its validity (Appendix C, Table S5 and Figure S5). We then modified environmental and life history parameters to test our hypotheses (H1-6).

1. Substantial support for the ecological hypotheses (H1-3)

An increasing gradient of birth seasonality was observed for increasing values of environmental seasonality and decreasing values of environmental productivity (Fig. 2a, top-left to bottom-right diagonal). High birth seasonality was therefore observed for environments characterised by both a high seasonality and a low productivity that still sustained a viable reproduction (non-grey cells in Fig. 2a). In very seasonal and very unproductive environments (bottom right corner of the heatmap), baboons' fitness was indeed of zero, regardless of the phenology strategy followed (Fig. S6). Birth seasonality increased with environmental seasonality but this effect almost disappeared when environmental productivity was high (Fig. 2b). Similarly, birth seasonality decreased when environmental productivity increased, and this effect was modulated by environmental seasonality: the higher the environmental seasonality, the higher the effect of environmental productivity on birth seasonality (Fig. 2c). More precisely, high birth seasonality was observed only for the lowest values of environmental productivity.

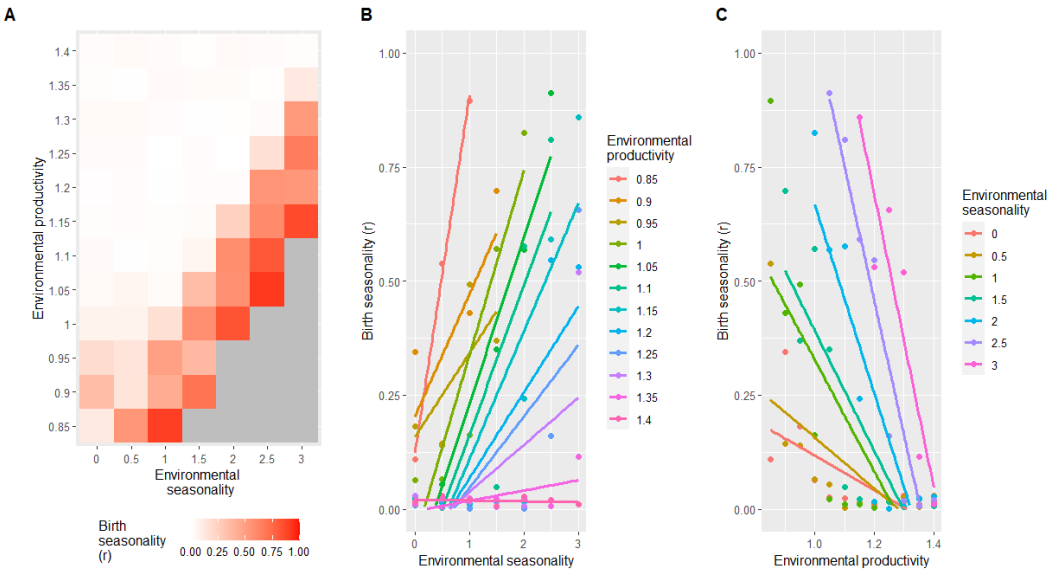


Figure 2: Effect of environmental seasonality and productivity on birth seasonality (H1-2) (continued on next page).

Figure 2 (previous page): Effect of environmental seasonality and productivity on birth seasonality (H1-2). *Panel A shows a heatmap of birth seasonality along gradients of environmental seasonality and productivity (normal conditions are represented by a seasonality and a productivity of 1). The other parameters remain unchanged (unpredictability of 1, growth rate of 5g/day, IBI of 1.7 years, infant mortality of 11.61%). Birth seasonality is represented by r, going from 0 (births are equally distributed) to 1 (all births occur on the same day). Grey cells represent non-viable environments characterised by a fitness of zero (regardless of the phenology strategy followed), where r cannot be computed and generates missing values. Panel B and C represent the same data, focusing on the effect of environmental seasonality for panel B and productivity for panel C, in interaction with the other.*

The variation of birth seasonality observed throughout this environmental landscape results from various levels of selection pressure (Fig. 3a-c), with a steeper selection in seasonal environments leading to highest birth seasonality (Fig. 3c).

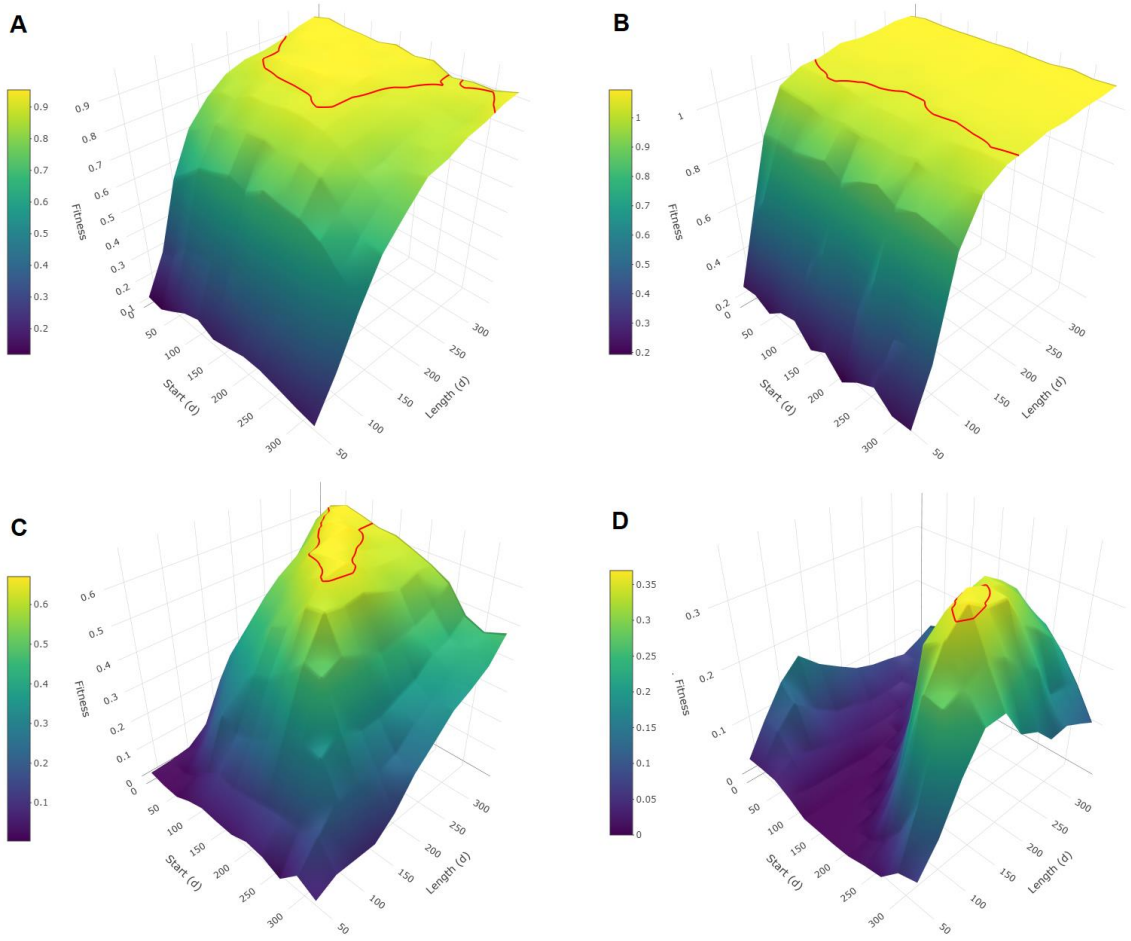


Figure 3: Mean fitness as a function of phenology strategies. *Each 3D surface plot represents mean fitness (individual population growth rate, λind) as a function of the phenology strategy followed, for different sets of parameters. For each phenology strategy, mean fitness is obtained from 2000 simulations of the life cycle of a female following this strategy. Phenology strategies are described by a time window with a specific start (day of year) and a specific length (in days) when the female is allowed to conceive. The red line delineates the optimal phenology strategies, defined as strategies whose mean fitness value ranges above 95% of the highest mean fitness value. The steepness of the slope around these strategies reflects the intensity of the selection pressure towards them, with a flat curve corresponding to a weak selection pressure. In panel A, environment and life history correspond to the realistic conditions in Amboseli. In each of the other panels, only one simulation parameter is altered from the realistic conditions. Panel B shows a more productive environment (productivity = 1.1) and panel C shows a more seasonal environment (seasonality = 1.5), while environmental unpredictability and life history remain unchanged. Panel D shows an increased daily reproductive energy expenditure (growth rate = 7.5 g/day) while the environmental parameters and the other life-history parameters remain unchanged.*

Modifying environmental unpredictability (Fig. 4) did not have an effect on mean birth seasonality (r_{mean} = 0.17, 0.20, 0.18 and 0.19 for u = 0, 1, 2 and 3 respectively). However, it had an effect on the variance of birth seasonality values observed within each heatmap (*sd* = 0.28, 0.28, 0.19 and 0.11 for u = 0, 1, 2 and 3 respectively) with a strong decrease in maximal values (r_{max} = 0.96, 0.91, 0.64 and 0.38 for u = 0, 1, 2 and 3 respectively). Yet, this effect was observed only for high values of unpredictability (u = 2 or 3), and we did not observe any effect on birth seasonality when completely removing the unpredictability of the environment (u = 0). Finally, here again, the effects of environmental traits on reproductive seasonality were modulated by each other: the higher the environmental unpredictability, the weaker the effects of environmental productivity and seasonality on birth seasonality.

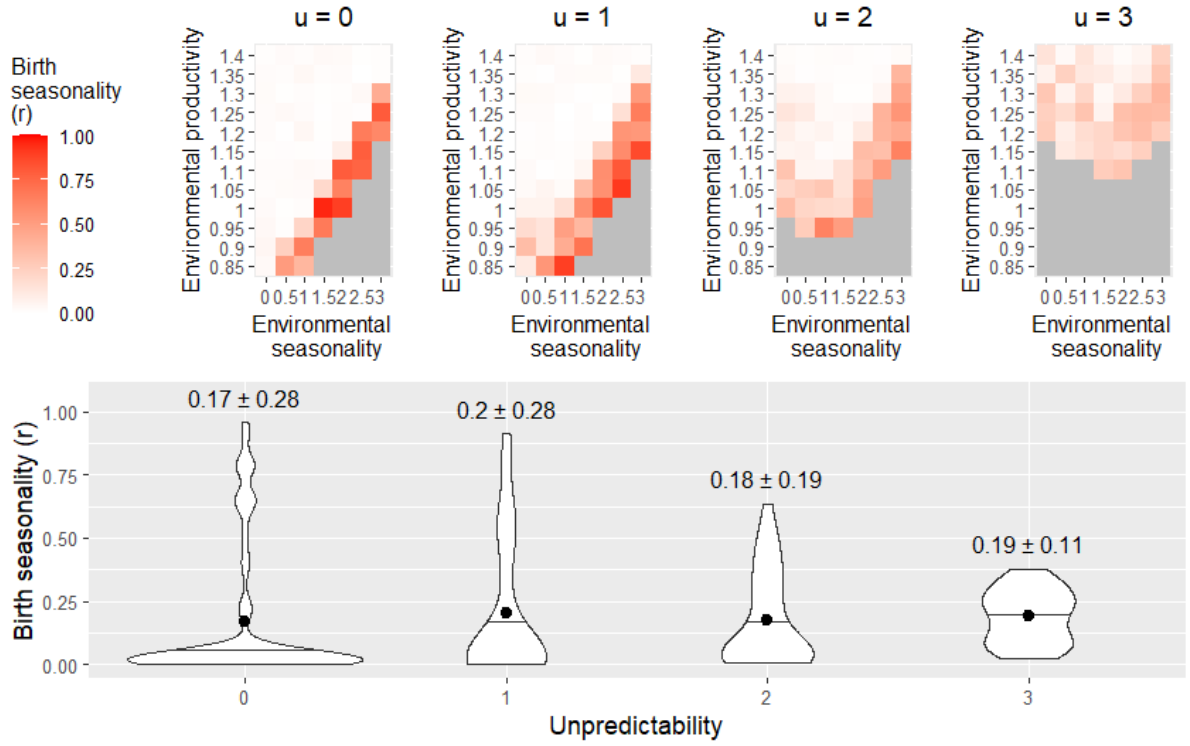


Figure 4: Effect of environmental unpredictability on birth seasonality (H3). *The top panel shows heatmaps of birth seasonality along gradients of environmental seasonality and productivity in four different conditions of environmental unpredictability: no unpredictability (u = 0), normal unpredictability (u = 1) and increased unpredictability (u = 3 and 4, respectively). The other parameters remain unchanged (growth rate of 5g/day, IBI of 1.7 years, infant mortality of 11.61%). Birth seasonality is represented by r, going from 0 (births are equally distributed) to 1 (all births occur on the same day). Grey cells represent non-viable environments characterised by a fitness of zero (regardless of the phenology strategy followed), where r cannot be computed and generates missing values. The panel below shows the distribution of birth seasonality values observed in each heatmap. Black dots indicate mean values while black horizontal lines indicate median values. Means and standard deviations are given above each distribution (mean ± sd).*

2. Strong support for the daily reproductive energy expenditure hypothesis (H4)

Increasing the daily energy expenditure during reproduction by increasing the daily growth rate from 5 g/day to 7.5 g/day (+50%) dramatically increased the birth seasonality (+165%) even in environments characterised by high environmental productivity or low environmental seasonality (Fig. 5, r_{mean} = 0.20 and 0.53 for growth rates of 5 g/day and 7.5 g/day, respectively). This increase in birth seasonality with daily energy expenditure was associated with a steeper selection pressure (Fig. 3d). Individual fitness simultaneously decreased for practically all environmental conditions (Fig. S6).

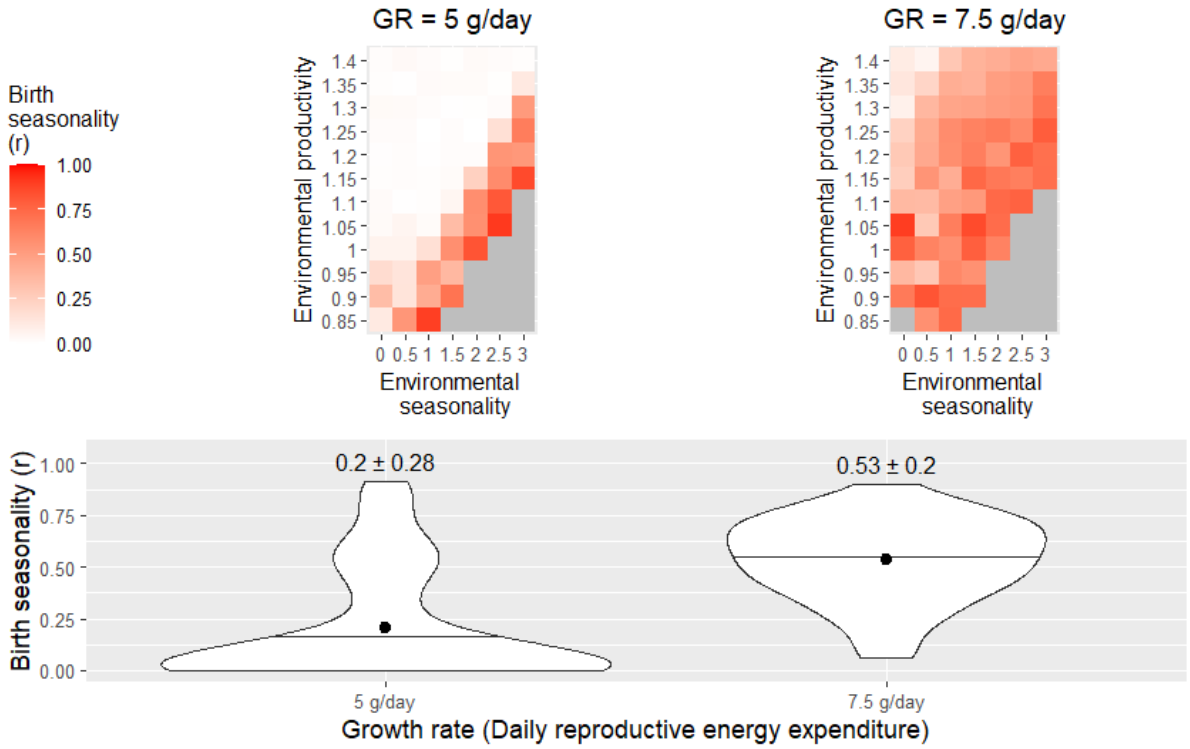


Figure 5: Effect of daily reproductive energy expenditure on birth seasonality (H4). *The top panel shows heatmaps of birth seasonality along gradients of environmental seasonality and productivity in two different conditions of daily reproductive energy expenditure: regular (growth rate = 5 g/day) and increased (growth rate = 7.5 g/day). The other parameters remain unchanged (unpredictability of 1, IBI of 1.7 years, infant mortality of 11.61%). Birth seasonality is represented by r, going from 0 (births are equally distributed) to 1 (all births occur on the same day). Grey cells represent non-viable environments characterised by a fitness of zero (regardless of the phenology strategy followed), where r cannot be computed and generates missing values. The panel below shows the distributions of birth seasonality values observed in each heatmap. Black dots indicate mean values while black horizontal lines indicate median values. Means and standard deviations are given above each distribution (mean ± sd).*

3. Minimal support for the length of reproductive cycle hypothesis and no support for the infant mortality hypothesis (H5-6)

No strong effect of reproductive cycle length on birth seasonality was observed (Fig. 6a and S7a), although we detected a tendency suggesting that birth seasonality was higher when

interbirth intervals lasted exactly one year (r_{mean} = 0.28, 0.23 and 0.20 when IBI lasted 1, 1.5 and 1.7 years, respectively).

Birth seasonality did not increase after cancelling infant extrinsic mortality nor decreased when infant mortality increased, despite the substantial effect sizes that we explored regarding mortality rates (four-fold increase) (Fig. 6B and S7B, r_{mean} = 0.21, 0.20 and 0.22 for m=0%, 11.61% and 46.44%, respectively).

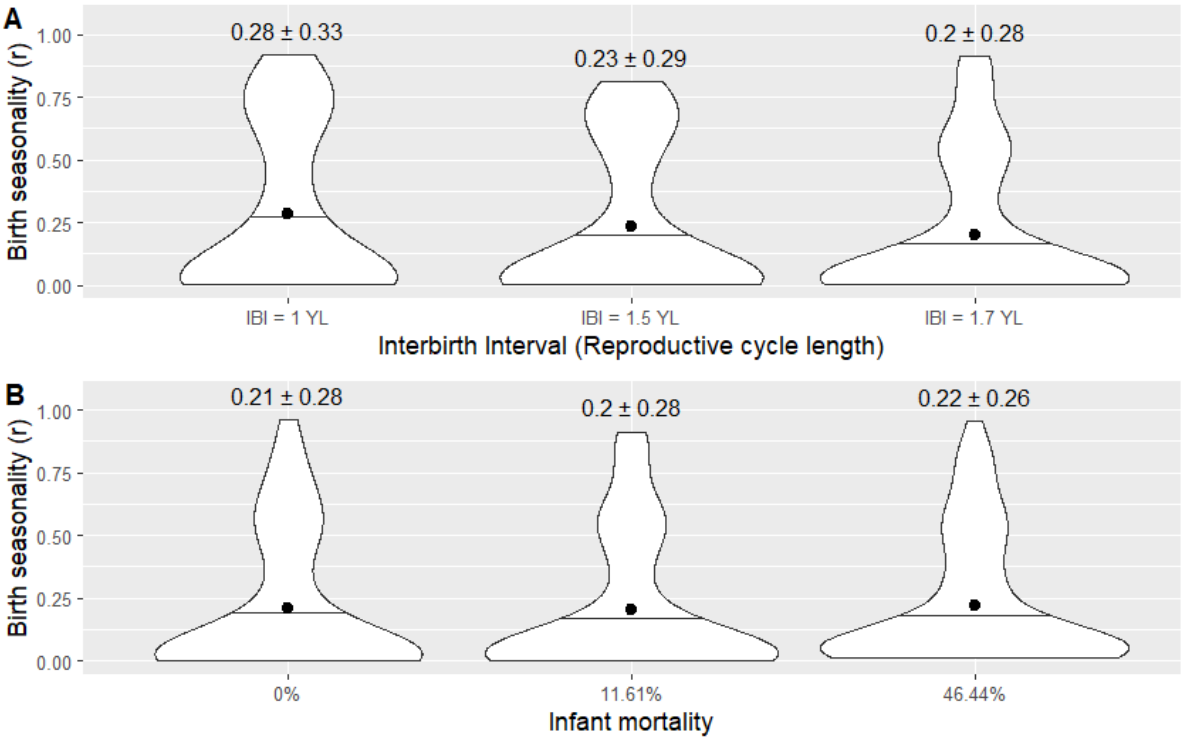


Figure 6: Effect of reproductive cycle length and infant extrinsic mortality on birth seasonality (H5-6). *Panel A shows distributions of birth seasonality along gradients of environmental seasonality and productivity in three different conditions of reproductive cycle length: when the interbirth interval (IBI) is exactly one year long (YL), when its length is 1.5 years, and in normal conditions, when it is 1.7 years long. The other parameters remain unchanged (unpredictability of 1, growth rate of 5g/day, infant mortality of 11.61%). In panel B, we plotted distributions of birth seasonality along gradients of environmental seasonality and productivity in three different conditions of infant extrinsic mortality rate (M), respectively of 0%, 11.61% (observed rate) and 46.44%. The other parameters remain unchanged (unpredictability of 1, growth rate of 5g/day, IBI of 1.7 years). The associated heatmaps (where the plotted distributions come from) are presented in supplementary materials (Fig. S7). Birth seasonality is represented by r, the length of the mean vector, going from 0 (births are equally distributed) to 1 (all births occur on the same day). Black dots indicate mean values while black horizontal lines indicate median values. Means and standard deviations are given above each distribution (mean ± sd).*

Discussion

1. Effect of ecology on reproductive seasonality

Unsurprisingly, ecology appears to play a key role in shaping reproductive seasonality. As expected, high levels of birth seasonality were associated with high environmental seasonality

(H1). Yet, this effect gets weaker when the level of environmental productivity increases (H2). These two effects are in line with many studies showing a positive correlation between latitude and reproductive seasonality in most mammalian orders (Di Bitetti & Janson, 2000; Janson & Verdolin, 2005b; English *et al.*, 2012; Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab, 2021a, 2021b; Heldstab *et al.*, 2021). While this association is often interpreted as the effect of environmental seasonality alone, increasing latitude reflects both increasing environmental seasonality and decreasing environmental productivity. Yet, the effect of environmental productivity has been overlooked in previous studies, with mean temperature being the closest proxy found to have a negative effect on reproductive seasonality, even when corrected for latitude (Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021a, 2021b).

In addition, our results support H3, by showing that high environmental unpredictability promotes non-seasonal breeding strategies while controlling for environmental seasonality and productivity; this hypothesis has often been proposed but rarely tested. These results are of major interest in the context of climate change, which increases the frequency and severity of extreme events (Easterling *et al.*, 2000). Environmental unpredictability could even be a third overlooked factor encapsulated in the latitude effect, even if its relationship with latitude is not straightforward (English *et al.*, 2012; Botero *et al.*, 2014). In line with this, English *et al.* (2012) showed that birth seasonality in ungulates was better explained by the interaction between NDVI constancy and contingency – two components of predictability (Colwell, 1974) – than by latitude alone. However, another recent study investigating the hypothesis that non-seasonal breeding in chacma baboons was linked to environmental unpredictability found no support for it (Dezeure *et al.*, 2023). These mixed results call for more empirical studies, which should disentangle environmental productivity, seasonality and unpredictability in order to reach firm conclusions.

The choice of proxy used to describe environmental unpredictability is most likely critical to explain the mixed results observed for the effect of unpredictability. Here, we use between-year variation as a proxy for environmental unpredictability, while this component of environmental variation could be at least in part predictable (e.g. El Niño climate events, Chen *et al.*, 2004). Additionally, in this study we focused on NDVI variation in *magnitude*, while variation in the *timing* of the annual peak of NDVI could also be critical. For example, environmental conditions characterised by a food peak whose timing differs between years – while still occurring within the same annual period of 3-4 months - would be captured by the non-seasonal component of NDVI, even though the majority of higher-than-average values occur around the same time of

the year, during the (variable) seasonal food peak. This implies that this non-seasonal component of NDVI encapsulates, in fact, some part of seasonality in its timing and may explain why, in our model, removing environmental seasonality (s = 0) is not enough to observe complete non-seasonal reproduction. To do so, we further need to remove environmental unpredictability (u = 0). In this context, our methodological approach relying on the NDVI decomposition to disentangle the effect of environmental seasonality and unpredictability may therefore not be sufficient, and future studies would usefully find a way to distinguish unpredictability in the magnitude and in the timing of the annual food peak, which may influence the ecology and evolution of seasonal breeding in different ways.

2. Effect of life-history on reproductive seasonality

Low day-to-day reproductive energy requirements proved critical in enabling non-seasonal reproduction (H4). Even a rather moderate increase in growth rate (×1.5), for a constant body mass, was sufficient to increase significantly birth seasonality regardless of environmental seasonality and productivity. This acceleration of reproductive pace has two distinct, and important consequences: (1) maximal daily reproductive energy needs increase for the mother, and (2) the most demanding stages of the reproductive cycle are circumscribed in a shorter period of time - which may only represent one fragment of the year cycle. These two changes, in combination, can lead to a situation where females can only sustain reproduction during the good season. Such an increase in reproductive pace – and daily reproductive costs – corresponds to a slight move on the slow-fast continuum (Bielby *et al.*, 2007) that could be observed within phylogenetically close (and potentially sympatric) species and partly explain the diversity of reproductive seasonality observed among them. This could for example explain why mandrills (*Mandrillus sphinx*), despite being closely related to yellow baboons and living in the equatorial forests of the Congo basin, reproduce seasonally (Hongo *et al.*, 2016; Dezeure *et al.*, 2022). Growth rate in young mandrills is indeed higher (×1.34), and lactation periods are accordingly shorter than in yellow baboons (about half as long), even though gestation length, birth mass and weaning mass are comparable and adult female mandrills body mass is much lower than for female baboons (Setchell *et al.*, 2001; Dezeure *et al.*, 2022), meaning an even larger difference in daily reproductive energetic expenditure when controlled by maternal size for these two species. At the extreme end of life-history paces, are Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) which flattened their reproductive energy requirements so much that they reached a low and constant

level of maternal effort (van Noordwijk *et al.*, 2013), with nearly six years of lactation (compared to about one year in yellow baboons), which makes it easy to understand why birth timing does not matter much.

Notably, in our study model, an increase in growth rate, with a constant body mass and especially with a constant weaning body mass threshold, translates into an acceleration of the reproductive cycle, which could favour the evolution of seasonal breeding through another mechanism tested by hypothesis H5, namely that the reproductive cycle is closer to exactly one year, leading to the reduction of gaps between the successive reproductive cycles of a female, who must wait for the next reproductive season to start a new cycle after weaning an infant. However, when manipulating the duration of the reproductive cycle relatively to the annual seasonal cycle, we did not find any significant effect, confirming that the observed effect of growth rate is not caused by a change in the length of the mother's reproductive cycle as expected under H5, but indeed by the increase of her daily reproductive energy expenditure itself as expected under H4.

Even though this effect of daily reproductive energy expenditure on the evolution of reproductive seasonality has, to our knowledge, never been formally tested, our results are corroborated by some empirical studies. For example, a shorter gestation was found to be associated (when controlling for body mass) with a higher reproductive seasonality in several mammalian orders (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021) ; such a result could, in fact, reflect the increase in daily reproductive energy requirements due to a shortened gestation. This interpretation is strengthened by the case of lagomorphs where the intensity of reproductive seasonality was not associated with gestation length but with litter size (Heldstab, 2021a), with an increased breeding seasonality for species with larger litters, facing increased daily reproductive energy requirements. Overall, these comparative studies that reported associations between reproductive seasonality and various aspects of reproductive pace are consistent with our results supporting a single life-history hypothesis, namely that daily reproductive energy intake is a major determinant of the evolution of (non)seasonal breeding.

Our last hypothesis stated that non-seasonal reproduction would emerge from a high mortality rate of infants compared to adults (H6), but we could only detect a weak, tendency in support of H6. It was already known that high rates of infanticide (leading to a high mortality rate of infants relatively to adults) are associated with non-seasonal breeding (Lukas & Huchard, 2014). It is commonly admitted that this is because infanticide is only beneficial for male killers when it

accelerates female's return to cycle substantially, which may rarely occur in seasonal breeders where females only re-cycle in the next mating season. Even if our results do not support the alternative interpretation where infanticide could instead select for non-seasonal breeding, the tendency we detected could suggest a co-evolutionary pattern where both traits reinforce each other.

3. Insights on the emergence of reproductive seasonality

High reproductive seasonality (over 0.75) was almost systematically associated with low individual fitness values (under 0.25) in our simulations. Even though such simulated measures of individual fitness cannot accurately inform about demographic dynamics, very low mean values of individual fitness may represent ecological situations with declining populations, where reproductive seasonality is unlikely to evolve successfully, at least in theory. Yet, such theoretical considerations are mitigated when confronted to empirical figures: in our simulations, moderate reproductive seasonality (around 0.5, which corresponds to the highest value observed within the genus *Papio*, Petersdorf *et al.*, 2019) is often associated with mean values of individual fitness that are comparable to those calculated from the Amboseli baboons (λ_{ind} = 0.9, Fig. S6, tile *s*=1 and *p*=1 in the top left heatmap), where the long-term demographic trend seems stable (Samuels & Altmann, 1991), so that we cannot rule out the possibility for seasonal reproduction to emerge on the basis of low values of individual fitness.

In addition, it's important to underline some limitations of our modelling strategy. In particular, sociality could play an additional role and modulate the effects of environment and life history examined here. For example, in some prey species, giving birth synchronously may decrease predation risk via predator satiation (Ims, 1990b). In other cases, synchronous births may instead enhance reproductive competition (over food, access to mates or paternal care), and increase the costs of seasonal reproduction. In line with this, it has recently been showed, in a wild chacma baboon population (*Papio ursinus*), that the reproductive timings of subordinate females were influenced by the reproductive state of other females of the group, leading to a lower reproductive synchrony in the group, thus decreasing breeding seasonality at the population level (Dezeure *et al.*, 2023). Such a polymorphism of strategies, where some females may choose to delay their reproduction or move it forward to minimize competition over limited resources, could not emerge from our model that only optimises the strategy of an isolated female in the absence of competitors. In order to integrate such frequency-dependent effects, other models, such as

game theoretic models, should be developed. Additionally, and on top of sociality, dynamic individual strategies are not considered in this study: a female's investment does not vary dynamically as a function of her age and the model does not allow for terminal investment or increase in reproductive investment toward the end of life. Such variation could be best modelled with dynamic state modelling (dynamic programming).

4. Generalisation potential

The general theoretical framework developed in this study and in particular most of our working hypotheses could apply to most species experiencing substantial reproductive costs, except perhaps for H6, the hypothesis on infant mortality rates, which is restricted to species with small litters or singletons that can be lost all at once. As such, the ecological and life-history factors that were identified as influential in our model could, potentially, have a wide predictive power. Nevertheless, because our model was deemed realistic, we only tested our hypotheses in local conditions, meaning that our results may not be valid across all environmental conditions, or across the entire life-history space. In particular, adapting our model to a faster-living species, or running a comparative analysis testing these hypotheses across a large taxonomic group encompassing variable environments and life-histories, could bring valuable insights on the generalisability of our results.

Meanwhile, these results can reasonably be extended to other slow-living species, especially slow-living primates. As such, they shed new light on the emergence and maintenance of non-seasonal breeding in apes and humans (Bronson, 1995). As other slow-living primates, humans experience low daily maternal energy costs spread over multiple years (Dufour & Sauther, 2002), and this trait may itself be sufficient to explain why they breed non-seasonally, as they otherwise live in an exceptionally wide range of environmental conditions. Other characteristics that have often been evoked in this context, and are sometimes seen as human-specifics, such as cumulative culture and associated niche construction, agriculture and technology, communal breeding or extreme behavioural flexibility (Bronson, 1995) may, in fact, not be required to explain why humans breed year-round. However, these traits likely provide humans with additional capacity to extract energy from harsh and fluctuating ecological conditions, possibly allowing them to sustain faster reproductive pace, and strive in a wider variety of environments, than other large primates (Wells & Stock, 2007).

Conclusion

This study contributes to the development of a broad theoretical framework on the evolution of reproductive seasonality, which, despite being a classical topic in evolutionary sciences, remains lacunary. We tested this framework through a set of hypotheses, by constructing an original and realistic agent-based model parameterized on a slow-living primate. We could show that ecology and life history interact to shape the emergence of reproductive seasonality. Specifically, this study disentangles the effect of three main components of environmental variation, namely seasonality, productivity and unpredictability, which probably all contribute to generate the well-known association between latitude and reproductive seasonality. We further highlighted how high daily reproductive energy requirements - which typically translate into a fast life history pace – strengthen the intensity of reproductive seasonality, independently of environmental variations. Overall, this study contributes a powerful theoretical framework and modelling tool that may apply across the life-history space, as well as sheds new light on the unexplained variance in the reproductive phenology of long-lived species including humans.

Acknowledgements

The results of this study were partly produced with the support of the Montpellier Bioinformatics Biodiversity MBB platform. We would like to thank Jimmy Lopez and Khalid Belkhir for their assistance in structuring the model and using the MBB platform. This is ISEM contribution 2023-115

Funding

This work was supported by the ANR grant ANR ERS-17-CE02-0008, 2018-2021 awarded to Elise Huchard. Lugdiwine Burtschell thanks AgroParisTech for the financial support.

Data, script, code, and supplementary information availability

Program code used in this study and supplementary material are freely available in a public repository (Burtschell, 2023).

References

Alberts, S.C. (2019) Social influences on survival and reproduction: Insights from a long-term study of wild baboons. Journal of Animal Ecology, 88(1), 47–66. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12887.

Altmann, J. & Alberts, S. (1987) Body mass and growth rates in a wild primate population. Oecologia, 72(1), 15–20. https://doi.org/10.1007/BF00385038.

Altmann, J. & Muruthi, P. (1988) Differences in daily life between semiprovisioned and wild-feeding baboons. American Journal of Primatology, 15(3), 213–221. https://doi.org/10.1002/ajp.1350150304.

Altmann, S.A. (1998) Foraging for survival: Yearling baboons in Africa. University of Chicago Press: Chicago.

Amboseli Baboon Research Project (2015) ABRP GPS tracking of baboon social groups. Available from: https://amboselibaboons.nd.edu/video/.

Baniel, A., Cowlishaw, G. & Huchard, E. (2018) Context dependence of female reproductive competition in wild chacma baboons. Animal Behaviour, 139, 37–49. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.03.001.

Bielby, J., Mace, G.M., Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Gittleman, J.L. & Jones, K.E. et al. (2007) The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. The American Naturalist, 169(6), 748–757. https://doi.org/10.1086/516847.

Botero, C.A., Dor, R., McCain, C.M. & Safran, R.J. (2014) Environmental harshness is positively correlated with intraspecific divergence in mammals and birds. Molecular Ecology, 23(2), 259–268. https://doi.org/10.1111/mec.12572.

Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (2007) Evolution of Animal Photoperiodism. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 38(1), 1–25. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110115.

Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (2005) Seasonality and reproductive function. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates. Cambridge University Press, pp. 269–306.

Bronson, F.H. (1985) Mammalian reproduction: an ecological perspective. Biology of Reproduction, 32(1), 1–26. https://doi.org/10.1095/biolreprod32.1.1.

Bronson, F.H. (1995) Seasonal variation in human reproduction: environmental factors. The Quarterly Review of Biology, 70(2), 141–164. https://doi.org/10.1086/418980.

Bronson, F.H. (2009) Climate change and seasonal reproduction in mammals. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 364(1534), 3331–3340. https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0140.

Brown, G.P. & Shine, R. (2006) Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypotheses on an Australian snake. Ecology, 87(1), 133–143. https://doi.org/10.1890/04-1882.

Buchan, J.C., Alberts, S.C., Silk, J.B. & Altmann, J. (2003) True paternal care in a multi-male primate society. Nature, 425(6954), 179–181. https://doi.org/10.1038/nature01866.

Burtschell, L. (2023) Evolutionary determinants of reproductive seasonality: a theoretical approach [Dataset]. Zenodo. https://doi.org/10.5281/zenodo.8004400.

Campos, F.A., Morris, W.F., Alberts, S.C., Altmann, J., Brockman, D.K. & Cords, M. et al. (2017) Does climate variability influence the demography of wild primates? Evidence from long-term life-history data in seven species. Global Change Biology, 23(11), 4907–4921. https://doi.org/10.1111/gcb.13754.

Charpentier, M.J.E., Tung, J., Altmann, J. & Alberts, S.C. (2008) Age at maturity in wild baboons: genetic, environmental and demographic influences. Molecular Ecology, 17(8), 2026–2040. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03724.x.

Chen, D., Cane, M.A., Kaplan, A., Zebiak, S.E. & Huang, D. (2004) Predictability of El Niño over the past 148 years. Nature, 428(6984), 733–736. https://doi.org/10.1038/nature02439.

Clauss, M., Zerbe, P., Bingaman Lackey, L., Codron, D. & Müller, D.W.H. (2021) Basic considerations on seasonal breeding in mammals including their testing by comparing natural habitats and zoos. Mammalian Biology, 101(4), 373–386. https://doi.org/10.1007/s42991-020-00078-y.

Colwell, R.K. (1974) Predictability, Constancy, and Contingency of Periodic Phenomena. Ecology, 55(5), 1148–1153. https://doi.org/10.2307/1940366.

Conover, D.O. (1992) Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. Journal of Fish Biology, 41(sb), 161–178. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb03876.x.

Dezeure, J., Baniel, A., Carter, A., Cowlishaw, G., Godelle, B. & Huchard, E. (2021) Birth timing generates reproductive trade-offs in a non-seasonal breeding primate. Proceedings. Biological Sciences, 288(1950), 20210286. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0286.

Dezeure, J., Burtschell, L., Baniel, A., Carter, A.J., Godelle, B. & Cowlishaw, G. et al. (2023) Evolutionary Determinants of Nonseasonal Breeding in Wild Chacma Baboons. The American Naturalist, 201(1), 106–124. https://doi.org/10.1086/722082.

Dezeure, J., Charpentier, M.J. & Huchard, E. (2022) Fitness effects of seasonal birth timing in a long-lived social primate living in the equatorial forest. Animal Behaviour, 185, 113–126. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.01.002.

Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2000) When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. American Journal of Primatology, 50(2), 109–130. https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200002)50:2<109::AID-AJP2>3.0.CO;2-W.

Didan, K. (2015) MOD13Q1 MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid V006. https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD13Q1.006.

Dufour, D.L. & Sauther, M.L. (2002) Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. American Journal of Human Biology, 14(5), 584–602. https://doi.org/10.1002/ajhb.10071.

Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R. & Mearns, L.O. (2000) Climate extremes: observations, modeling, and impacts. Science (New York, N.Y.), 289(5487), 2068–2074. https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2068.

Eddelbuettel, D. & François, R. (2011) Rcpp: Seamless R and C++ Integration. Journal of Statistical Software, 40(8). https://doi.org/10.18637/jss.v040.i08.

English, A.K., Chauvenet, A.L.M., Safi, K. & Pettorelli, N. (2012) Reassessing the determinants of breeding synchrony in ungulates. PloS One, 7(7), e41444. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041444.

Gesquiere, L.R., Altmann, J., Archie, E.A. & Alberts, S.C. (2018) Interbirth intervals in wild baboons: Environmental predictors and hormonal correlates. American Journal of Physical Anthropology, 166(1), 107–126. https://doi.org/10.1002/ajpa.23407.

Gesquiere, L.R., Khan, M., Shek, L., Wango, T.L., Wango, E.O. & Alberts, S.C. et al. (2008) Coping with a challenging environment: effects of seasonal variability and reproductive status on glucocorticoid concentrations of female baboons (Papio cynocephalus). Hormones and Behavior, 54(3), 410–416. https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.04.007.

Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J. & Railsback, S.F. (2010) The ODD protocol: A review and first update. Ecological Modelling, 221(23), 2760–2768. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019.

Gruyer, N., Gauthier, G. & Berteaux, D. (2010) Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. Polar Biology, 33(6), 725–736. https://doi.org/10.1007/s00300-009-0746-7.

Heldstab, S.A. (2021a) Habitat characteristics and life history explain reproductive seasonality in lagomorphs. Mammalian Biology, 1–19. https://doi.org/10.1007/s42991-021-00127-0.

Heldstab, S.A. (2021b) Latitude, life history and sexual size dimorphism correlate with reproductive seasonality in rodents. Mammal Review, 51(2), 256–271. https://doi.org/10.1111/mam.12231.

Heldstab, S.A., Müller, D.W.H., Graber, S.M., Bingaman Lackey, L., Rensch, E. & Hatt, J.-M. et al. (2018) Geographical Origin, Delayed Implantation, and Induced Ovulation Explain Reproductive Seasonality in the Carnivora. Journal of Biological Rhythms, 33(4), 402–419. https://doi.org/10.1177/0748730418773620.

Heldstab, S.A., van Schaik, C.P., Müller, D.W.H., Rensch, E., Lackey, L.B. & Zerbe, P. et al. (2021) Reproductive seasonality in primates: patterns, concepts and unsolved questions. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 96(1), 66–88. https://doi.org/10.1111/brv.12646.

Hongo, S., Nakashima, Y., Akomo-Okoue, E.F. & Mindonga-Nguelet, F.L. (2016) Female Reproductive Seasonality and Male Influxes in Wild Mandrills (Mandrillus sphinx). International Journal of Primatology, 37(3), 416–437. https://doi.org/10.1007/s10764-016-9909-x.

Ims, R.A. (1990) The ecology and evolution of reproductive synchrony. Trends in Ecology & Evolution, 5(5), 135–140. https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90218-3.

Janson, C. & Verdolin, J. (2005) Seasonality of primate births in relation to climate. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 306–350.

Jones, J.H. (2011) Primates and the evolution of long, slow life histories. Current Biology, 21(18), R708-17. https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.025.

Keller, B.J., Bleisch, A.D., Millspaugh, J.J., Lehman, C.P., Kragel, J.J. & Hansen, L.P. et al. (2015) Extended Duration of Parturition Season in North American Elk (Cervus elaphus). The American Midland Naturalist, 173(1), 162–167. https://doi.org/10.1674/0003-0031-173.1.162.

Kristensen, N.P., Johansson, J., Ripa, J. & Jonzén, N. (2015) Phenology of two interdependent traits in migratory birds in response to climate change. Proceedings. Biological Sciences, 282(1807), 20150288. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0288.

Loe, L.E., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Langvatn, R. & Klein, F. et al. (2005) Climate predictability and breeding phenology in red deer: timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. Journal of Animal Ecology, 74(4), 579–588. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00987.x.

Lukas, D. & Huchard, E. (2014) Sexual conflict. The evolution of infanticide by males in mammalian societies. Science (New York, N.Y.), 346(6211), 841–844. https://doi.org/10.1126/science.1257226.

Lund, U., Agostinelli, C. & Agostinelli, M.C. (2017) Package 'circular'. Repository CRAN, 1–142.

Macfarlan, S.J., Schacht, R., Bourland, I., Kapp, S., Glad, T. & Lewis, L. et al. (2021) NDVI predicts birth seasonality in historical Baja California Sur, Mexico: adaptive responses to arid ecosystems and the North American Monsoon. Biodemography and Social Biology, 66(2), 145–155. https://doi.org/10.1080/19485565.2020.1870924.

Markham, A.C., Guttal, V., Alberts, S.C. & Altmann, J. (2013) When good neighbors don't need fences: Temporal landscape partitioning among baboon social groups. Behavioral Ecology and Sociobiology, 67(6), 875–884. https://doi.org/10.1007/s00265-013-1510-0.

McGraw, J.B. & Caswell, H. (1996) Estimation of Individual Fitness from Life-History Data. The American Naturalist, 147(1), 47–64. https://doi.org/10.1086/285839.

McLean, E.M., Archie, E.A. & Alberts, S.C. (2019) Lifetime Fitness in Wild Female Baboons: Trade-Offs and Individual Heterogeneity in Quality. The American Naturalist, 194(6), 745–759. https://doi.org/10.1086/705810.

Ogutu, J.O., Piepho, H.-P. & Dublin, H.T. (2014) Reproductive seasonality in African ungulates in relation to rainfall. Wildlife Research, 41(4), 323. https://doi.org/10.1071/WR13211.

Palombit, R.A. (2003) Male infanticide in wild savanna baboons: adaptive significance and intraspecific variation. Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions, 3, 367–411.

Petersdorf, M., Weyher, A.H., Kamilar, J.M., Dubuc, C. & Higham, J.P. (2019) Sexual selection in the Kinda baboon. Journal of Human Evolution, 135, 102635. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.06.006.

Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J. & Stenseth, N.C. (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. Trends in Ecology & Evolution, 20(9), 503–510. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011.

Post, D.G. (1982) Feeding behavior of yellow baboons (Papio cynocephalus) in the Amboseli National Park, Kenya. International Journal of Primatology, 3(4), 403–430. https://doi.org/10.1007/BF02693741.

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing.

Riedman, M.L., Estes, J.A., Staedler, M.M., Giles, A.A. & Carlson, D.R. (1994) Breeding Patterns and Reproductive Success of California Sea Otters. The Journal of Wildlife Management, 58(3), 391. https://doi.org/10.2307/3809308.

Samuels, A. & Altmann, J. (1991) Baboons of the amboseli basin: Demographic stability and change. International Journal of Primatology, 12(1), 1–19. https://doi.org/10.1007/BF02547555.

Setchell, J.M., Lee, P.C., Wickings, E.J. & Dixson, A.F. (2001) Growth and ontogeny of sexual size dimorphism in the mandrill (Mandrillus sphinx). American Journal of Physical Anthropology, 115(4), 349–360. https://doi.org/10.1002/ajpa.1091.

Sinclair, A.R.E., Mduma, S.A.R. & Arcese, P. (2000) What Determines Phenology and Synchrony of Ungulate Breeding in Serengeti? Ecology, 81(8), 2100. https://doi.org/10.2307/177099.

Stearns, S.C. (1989) Trade-Offs in Life-History Evolution. Functional Ecology, 3(3), 259. https://doi.org/10.2307/2389364.

Stephens, P.A., Houston, A.I., Harding, K.C., Boyd, I.L. & McNamara, J.M. (2014) Capital and income breeding: the role of food supply. Ecology, 95(4), 882–896. https://doi.org/10.1890/13-1434.1.

Sun, Z., Parvinen, K., Heino, M., Metz, J.A.J., Roos, A.M. de & Dieckmann, U. (2020) Evolution of Reproduction Periods in Seasonal Environments. The American Naturalist, 196(4), E88-E109. https://doi.org/10.1086/708274.

Thackeray, S.J., Henrys, P.A., Hemming, D., Bell, J.R., Botham, M.S. & Burthe, S. et al. (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. Nature, 535(7611), 241–245. https://doi.org/10.1038/nature18608.

Thel, L., Chamaillé-Jammes, S. & Bonenfant, C. (2022) How to describe and measure phenology? An investigation on the diversity of metrics using phenology of births in large herbivores. Oikos, 2022(4). https://doi.org/10.1111/oik.08917.

Tökölyi, J., McNamara, J.M., Houston, A.I. & Barta, Z. (2012) Timing of avian reproduction in unpredictable environments. Evolutionary Ecology, 26(1), 25–42. https://doi.org/10.1007/s10682-011-9496-4.

van Noordwijk, M.A., Willems, E.P., Utami Atmoko, S.S., Kuzawa, C.W. & van Schaik, C.P. (2013) Multi-year lactation and its consequences in Bornean orangutans (Pongo pygmaeus wurmbii). Behavioral Ecology and Sociobiology, 67(5), 805–814. https://doi.org/10.1007/s00265-013-1504-y.

van Schaik, C.P. & Brockman, D.K. (2005) Seasonality in primate ecology, reproduction, and life history: an overview. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 3–20.

Vatka, E., Rytkönen, S. & Orell, M. (2014) Does the temporal mismatch hypothesis match in boreal populations? Oecologia, 176(2), 595–605. https://doi.org/10.1007/s00442-014-3022-7.

Walton, B.J., Findlay, L.J. & Hill, R.A. (2021) Insights into short- and long-term crop-foraging strategies in a chacma baboon (Papio ursinus) from GPS and accelerometer data. Ecology and Evolution, 11(2), 990–1001. https://doi.org/10.1002/ece3.7114.

Wells, J.C.K. & Stock, J.T. (2007) The biology of the colonizing ape. American Journal of Physical Anthropology, Suppl 45, 191–222. https://doi.org/10.1002/ajpa.20735.

Zerbe, P., Clauss, M., Codron, D., Bingaman Lackey, L., Rensch, E. & Streich, J.W. et al. (2012) Reproductive seasonality in captive wild ruminants: implications for biogeographical adaptation, photoperiodic control, and life history. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 87(4), 965–990. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00238.x.

Zinner, D., Krebs, E., Schrod, A. & Kaumanns, W. (2006) Early sexual maturity in male hamadryas baboons (Papio hamadryas hamadryas) and its reproductive implications. American Journal of Physical Anthropology, 129(4), 584–590. https://doi.org/10.1002/ajpa.20344.

Supplementary material

Appendices

Appendix A. Description of agents' state variables

Individuals are described by state variables, presented in Table S2. The first state variable is the total mass (in kilograms) of the individual, divided in two compartments, lean mass and fat mass. Lean mass increases with the growth of the individual while fat mass describes its energy reserves. Two other attributes (namely "Alive" and "Growth Allocation" in Table S2) describe if individuals are alive and how they allocate their energy to growth (depending on the resources they get). Each individual is also characterised by the timing of key life events: cycling, conception, birth, weaning, sexual maturity, death (Fig. 1). These timings are expressed in days, and 0 corresponds to the first day of the simulation. A lifespan is also assigned to each individual and represents their maximal life duration. It can equate the longevity of the species or be lower to account for extrinsic mortality (e.g. predation, disease, infanticide). For foetuses, this attribute represents the gestation duration, either equal to the usual gestation length or lower in case of miscarriages. Individuals can also die before this lifespan is reached if they fail to find sufficient energy supplies at any point of the simulation. Energetically speaking, we compute the energy balance of each individual who has reached nutritional independence (juvenile or female) by comparing its needs to the available energy. Energy needs represent the amount of energy needed for maintenance, growth and (in adults only) reproduction while available energy is the sum of the energy intake (extracted from the environment) and the energy that can be released from storage. In addition, each female follows a given phenology strategy that remains constant throughout the simulation and which sets the starting point and length of a time window during which she can cycle and conceive. For each reproductive cycle, females are attributed a cycling duration (which can vary) before they conceive. Females are also characterised by their current reproductive status: anoestrus, oestrus, gestation or lactation (Fig. 1) which is associated with the list of their offspring at each life stage (foetus, infant and juvenile). The values of the initial attributes for each life stages are presented in table S3 and S4.

Appendix B. Submodels

1. Death

An individual dies if it reaches its assigned lifespan (external mortality causes or natural death) or if his lean mass falls beyond a critical threshold (starvation). If a female dies, her current foetus or infant dies as well, but juveniles survive because they are nutritionally independent from their mother.

External mortality:

To account for external mortality causes or natural deaths in females, we used data of observed breeding female lifespans in the Amboseli population of yellow baboons (McLean *et al.*, 2019) to assign randomly a realistic lifespan value to each adult female at the beginning of each simulation (96 values ranging from 2234 days or 6.1 years to 9457 days or 25.9 years). We used the same process to account for external mortality (or miscarriage) in the other life stages: foetuses, infants and juveniles.

In the wild, 13.9% of pregnancies result in foetal losses (Beehner *et al.*, 2006). One proportion of those miscarriages, due to insufficient maternal energetic intake, was already taken into account by the model (see submodel “Energy allocation”), but we needed to add an external probability of miscarriage to account for other causes of miscarriages. Because the actual value is unknown, we chose a probability so that the overall miscarriage rate in the model fits the 13.9% observed in the wild as closely as possible. This external proportion of miscarriages was 7%. As a result, in the model, 7% of foetuses were assigned a lifespan between 1 and 178 days (the average gestation length), meaning that they died before birth.

The proportion of infants dying from external causes before weaning was fixed at 54% of the overall mortality, corresponding to the proportion of infant deaths suspected or confirmed to be violent deaths (Alberts, 2019). The overall mortality between birth and weaning in a natural population being of 21.5% (McLean *et al.*, 2019), we estimated the proportion of infants dead from external causes at 21.5% * 54% = 11.6%. Consequently, 11.6% of infants were assigned, at birth, a lifespan that was randomly picked from those infant lifespans observed in the Amboseli population which were inferior to the average weaning age (116 values ranging from 1 to 319 days). Other, surviving, infants were assigned a lifespan fixed at yellow baboon longevity (27 years or 9862 days, (Bronikowski *et al.*, 2002)).

Because there were no data on the causes of death for juveniles, we used the same external mortality rate as for infants, assuming that the low infanticide rate in Amboseli, responsible for external deaths of infants but not juveniles, was insufficient to justify a diminishing of the external mortality for juveniles, especially considering that the overall mortality for juveniles (from weaning to sexual maturity) is slightly higher than for infants (McLean *et al.*, 2019). 11.6% of juveniles were therefore also assigned, at weaning, a lifespan that was randomly picked from juvenile lifespans observed in the Amboseli population which corresponded to death after weaning and before sexual maturity (128 values ranging from 329 to 1731 days).

Starvation:

Individuals die from starvation when they take too much energy from their lean mass, after having used up all the energy available in the environment and in their fat reserves. We estimated the critical threshold for lean mass from two different studies. The first one calculates the energy requirement for growth and estimates that healthy tissue is composed at 84% of lean mass (Payne & Waterlow, 1971). The second one is a study on women with anorexia (Scalfi *et al.*, 2002) whose lean mass when malnourished represented 86% of their lean mass after complete recovery. Thus, we estimated in the model that when lean mass falls below 85% of its regular value, the individual would die.

2. Change of reproductive status

The female reproductive cycle consists in four successive phases: Oestrus, Gestation, Lactation and Anoestrus, each occurring after defined events: cycling, conception, birth and weaning (Fig.1).

2.1 Cycling:

There are two conditions for a female to switch from the “anoestrus” to the “oestrus” status. First, the current time t must be within the time window defined by the female phenology strategy. Second, as showed in Gesquiere *et al.*, 2018, the female needs to have a positive energy balance, with an increase in body fat for at least one month. If the female is still cycling (i.e. has failed to conceive) when the end of the reproductive window is reached, she goes back to “anoestrus”.

2.2 Conception:

To enter the "gestation" phase, a female has to conceive. Gesquiere *et al.*, 2018 showed that duration of cycling until conception is highly variable (138 ± 82 days, cv = 60%) but insensitive to environmental variation. We thus chose in the model to randomly pick this duration from observed data in Amboseli (Gesquiere *et al.*, 2018) at the beginning of each oestrus period.

Once gestation starts, a foetus is created (Table S4) and added to the female "list of foetuses" attribute. There is always a single foetus produced (Altmann, 1983).

2.3 Birth:

Birth occurs after a constant gestation length of 178 days (Gesquiere *et al.*, 2018). The female's reproductive status changes then to "lactation", an infant is created using the foetus attributes (Table S4) and added to the female "list of infants" attribute.

2.4 Weaning:

Weaning is a continuous process whose beginning and end are difficult to quantify. Cessation of suckling and complete feeding independence is reached at approximately 595 days (85 weeks) of age in yellow baboons (Altmann, 1998). Nevertheless, the observed lactational anoestrus is much shorter, around 322 days (Gesquiere *et al.*, 2018) with resumption of cycling that corresponds to a drop in suckling time (Lee *et al.*, 1991). Moreover, it has been observed in yellow baboons that independence from the mother for nourishment and transportation was almost reached by 365 days of age (Rhine *et al.*, 1985), even if occasional suckling often continues throughout gestation (Lee *et al.*, 1991). To simplify the model, we chose to assume a complete weaning around the age of 46 weeks (322 days), corresponding to the mean post-partum amenorrhea duration in Amboseli (Gesquiere *et al.*, 2018). Nevertheless, it has been shown that weaning is better explained by a threshold mass than a threshold age (Lee, 1996). Because total mass can vary between same-age individuals, this condition allows us to introduce variability in the postpartum amenorrhea duration, as observed in wild populations (Gesquiere *et al.*, 2018). We thus calculated the weaning threshold total mass at 2.32 kg (birthMass + ppaDuration x growthRate). After weaning, the infant becomes a juvenile (Table S4) and the mother goes back to the anoestrus status. During gestation or lactation, if the foetus or the infant dies, the female goes back to anoestrus.

3. Energy intake

Females and juveniles feed every day. Food availability is approximated by NDVI, and we assume that saturation occurs for high NDVI values, while for low NDVI values, alternative sources of food, called "fallback foods", (Altmann, 1998; Brockman & van Schaik, 2005b) are used. Therefore, we chose to describe energy intake as a saturating function of NDVI (Fig. S1) as follows:

$$E(m,t) = E_{max}(m) \times \left(1 - exp^{-\frac{NDVI(t)}{\tau}}\right) \text{ (Equation 1)}$$

Where E_{max} is the maximum value of energy intake for a baboon of mass m, when food is non-limiting and τ is the characteristic value of the equation, representing the speed at which E_{max} is reached, and therefore the efficiency of fallback foods. The parameter τ being unknown, we used it to calibrate our model. Technically, we tried various values until obtaining realistic life history traits in the model outputs (Table 1, main text) and found the value of τ = 0.117.

We used a study calculating energy intake for non-reproductive adult female baboons (*Papio cynocephalus* and *Papio anubis*) fed *at libitum* to estimate E_{max} at 4891.1 kJ/day (Roberts *et al.*, 1985) for adult females of m_{adult} =11.9 kg (Altmann *et al.*, 1993). Because energy needs increase allometrically (Kleiber, 1932), we chose to reproduce this variation for energy needs, with E_{max} being a function of mass m to the power 0.75 (see submodel "energy needs" for details):

$$E_{max}(m) = 4891.1 \times \frac{m}{m_{adult}}^{0.75} \text{ (Equation 2)}$$

Similarly, a female's energy needs increase during reproduction, and so does her energy intake. For gestating females, this increase in energy intake is considered through an increase in total mass (Equation 2). For lactating females, Roberts *et al.*, 1985 reported that energy intake increased by 11% at the beginning of lactation with a maximum of 27% at the beginning of weaning. We translated this increase in energy intake through a multiplying coefficient *c,* varying linearly with infant mass m_i and therefore with lactation progress (Fig S2). In a first phase, when the infant is completely dependent, *c* increases from 1.11 at birth to a maximum of 1.27 at beginning of weaning:

$$c_1\,(m_i) = 1.11 + (1.27 - 1.11) \times \frac{m_i - birthMass}{massAtBeginningOfWeaning - birthMass} \text{ (Equation 3)}$$

In a second phase, when the infant starts to become independent, *c* decreases back from 1.27 to a final value of 1 when the infant is completely weaned and lactation stops:

$$c_2\ (m_i) = 1.27 + (1 - 1.27) \times \frac{infantMass - massAtBeginningOfWeaning}{weaningMass - massAtBeginningOfWeaning}$$ (Equation 4)

Moreover, it is reasonable to think that energy extraction efficiency changes with age, increasing rapidly at first and reaching an asymptote at last. We used again the same saturating function type and obtained a final equation for energy intake, depending on the time *t*, the mass of the female *m,* her age *a,* and the mass of her dependant infant m_i:

$$E_{intake}(t, m, a, m_i) = c(m_i) * 4891 \times \left(\frac{m}{m_{adult}}\right)^{0.75} \times \left(1 - exp^{-\frac{NDVI(t)}{\tau}}\right) \times \left(1 - exp^{-\frac{a}{\tau_{age}}}\right)$$

(Equation 5)

We chose τ_{age} in order to model a realistic offspring survival (Table 1, main text) and fixed it to τ_{age} = 193 days, giving a foraging efficiency of 81% for a juvenile just weaned (322 days).

With this final equation, we obtain, for the average NDVI in Amboseli (0.228), a daily energy intake for an adult female at the beginning of lactation of about 4670 kJ. This value is consistent with the average observed value in Amboseli for mixed groups of pregnant females, lactating females and males (4620 kJ/day for a 12kg baboon (Stacey, 1986)).

4. Energy needs

Energy needs in the model consist in two main components: (i) energy for maintenance and travel (E_m), and (ii) energy for growth maintenance (*Eg*). The energy for reproduction can be seen as extra energy for maintenance, travel and growth of the offspring.

4.1 Energy for maintenance and travel:

Altmann & Samuels, 1992 estimated that a 11kg-female baboon alone, in Amboseli, would expend 3493.7 kJ/day for her own maintenance and travel. This value is the result of the sum of the cost of basal metabolism and energy spent for locomotion. The first one follows an allometric relationship to the power 0.75 of body mass (Kleiber, 1932) and the second one to the power 0.684 (Altmann, 1998). To simplify and because these two exponents are close, we chose to use 0.75 as the allometric exponent, which gives the following allometric relationship:

$$E_m(m) = A \times m^{0.75}$$ (Equation 6)

Based on the 3493.7 kJ/day spent by a 11kg female, we find that $A = \frac{3493.7}{11^{0.75}} = 578.41$, and we can re-write equation 6 as follow:

$$E_m(m) = 578.41 \times m^{0.75}$$ (Equation 7)

Where *m* is the body mass of a female, juvenile or infant, in kilograms. If the female is pregnant, *m* represents her total body mass (including foetus and placenta).

4.2 Energy for growth:

Growth in young baboons can be considered as linear with an average growth rate of 5g/day, indistinctly for males and females (Altmann & Alberts, 1987). We also assumed a linear growth during gestation, with a growth rate taking into account both foetus and placenta. We estimated the weight of the placenta to be 0.25 times the weight of the foetus (Farley *et al.*, 2009), which gives a growth rate during gestation of $\frac{1.25 \times birthMass}{gestationLength}$ = 0.005 kg/day. This simple calculation shows that growth rate is maintained between gestation and infancy. By simplicity we also kept this growth rate for juveniles (males or females) and adult females even though growth rate starts to increase and differ by sex after 4 years of age (Altmann & Alberts, 1987).

With a growth cost of 20.92 kJ/g (Payne & Waterlow, 1971), we can estimate energy needs for growth at all stages of life as:

$$E_g = 20.92 \times growthRate \text{ (Equation 8)}$$

We give to the individuals the possibility to slow or even pause their growth according to the resources they have, using their "growthAllocation" (*gA*) attribute, which equals 1 if growth is normal, 0 if growth is stopped and is between 0 and 1 if growth is slowed (see section Energy balance for detail). However, foetuses growth cannot be slowed, because pregnancy length varies very little (Gesquiere *et al.*, 2018). Except for gestation growth, equation 8 becomes:

$$E_g(gA) = gA \times 20.92 \times growthRate \text{ (Equation 9)}$$

4.3 Total energy needs:

For juveniles or non-reproductive adult females, total energy needs are the sum of energy needed for maintenance and travel and energy needed for growth:

$$E_N(m, gA) = E_m(m) + E_g(gA) \text{ (Equation 10)}$$

But during gestation and lactation, female energy needs are increased with additional needs for her foetus or infant. During gestation, the female covers all the energy needs of her foetus, and we neglect the costs associated to the energy transfer. Therefore, the total energy needs for a pregnant female, depending on her total mass (including foetus mass) and her growth allocation, are:

$$E_N^{pregnant}(m, gA) = E_m^{pregnant}(m) + E_g^{fem}(gA) + E_g^{foetus}$$ (Equation 11)

During lactation however, the energy transfer has a cost, due to the production of milk by the mother, which translates into a lactation efficiency of 0.8 (Dewey, 1997). We assume that there is no additional cost for the assimilation of milk by the offspring. In other words, if the infant needs 1 kJ of energy, the mother would have to give $\frac{1}{0.8}$ = 1.25 kJ to cover such needs. Moreover, weaning being a continuous process, maternal lactation does not cover the full energy needs of an infant during lactation, but a decreasing fraction of it. We consider such decrease to be linear from when the infant reaches 0.99 kg (eighth week of life), that is, when he starts to significantly feed on plant food (Rhine *et al.*, 1985), and until complete weaning at 2.32 kg. Therefore, the total energy needs for a female during lactation are:

$$E_N^{lactating}(m, m_i, gA^f, gA^i) = E_m(m) + E_g^{fem}(gA^f) + \frac{1}{0.8} \times \alpha \times \left(E_m^{inf}(m_i) + E_g^{inf}(gA^i)\right)$$

(Equation 12)

$$where\ \alpha = 1\ if\ m_i \leq 0.99\ and\ \alpha = 1 - \frac{m_i - 0.99}{2.32 - 0.99}\ if\ m_i > 0.99$$

It should be noted that an infant with a mass over 0.99 kg has to cover a part of his own energy needs. Nevertheless, to simplify the model, we assume, without calculating it, that the infant succeeds at covering his remaining energetic needs, proportionally to the amount of energy its mother is able to give him (see submodel “Energy allocation” for detail).

5. Energy allocation

A flowchart of energy allocation is presented in Figure S3. The first step is to compute the energy balance for the female. Energy balance is the difference between available energy and total energy needs. Energy needs represent the amount of energy needed for maintenance, growth and reproduction (see submodel “Energy needs”) while available energy is the sum of the energy intake (extracted from the environment, see submodel “Energy intake”) and the energy released from storage. On the one hand, if the energy balance is positive, the female can store the available energy in fat mass. One gram of fat mass contains 39.5 kJ (Livesey & Elia, 1988), but energy storage in the form of fat mass has an efficiency of 0.9 (Rothwell & Stock, 1982). If the female is lactating, she gives half of surplus energy to her infant. Because all ingested energy is not necessarily metabolised, we fixed a maximal daily amount of fat storage equal to the approximate amount of daily fat gain during growth. Baboons gain on average 5g per day of new

tissue and have about 2% of fat in their body (Altmann & Alberts, 1987), which gives a maximal daily fat storage of 100 mg. Each day of the simulation, the extra energy that is not stored due to the storage limit is lost.

On the other hand, if the energy balance is negative, the female can reduce or even pause her growth for the day, depending on the amount of energy missing. If still necessary, she can reduce or pause her infant's growth. This decision will reduce the amount of energy needed and could reverse the energy balance. If her energy balance is still negative after these savings steps, the female can try to use the available energy in her fat mass to cover her energetic costs. If after having burnt all her fat mass, her energetic needs are still uncovered, the female has no further choice than to abort if gestating, or abandon the infant if lactating. In both cases, the offspring dies and the female goes back to anoestrus. Finally, the last possibility for the female if her energy balance is still negative is to burn her lean mass, with 1g of lean mass releasing 20.92 kJ (Payne & Waterlow, 1971). If lean mass falls below a threshold of 85% of its initial value (before the female starts to burn lean mass), the female dies (see "death" submodel for details).

6. Growth

Once energy is allocated, the female and her potential infant or foetus can grow according to their "growth allocation" attribute. The "growth allocation" attribute can fall below 1 if growth is slowed, or even be null if there is not enough energy for growth, or if the female has reached her final adult size. The total daily body mass increase is therefore:

$$m_{increase} = growthAllocation \times growthRate\ (kg)$$ (Equation 13)

This daily increase is distributed between lean and fat mass according to the proportions observed in wild baboons (Altmann & Alberts, 1987) and an additional increase in fat mass can exist if the daily energy balance is positive (see submodel "Energy allocation").

We consider a fully grown female to be 11.9 kg (Altmann *et al.*, 1993), corresponding to a threshold lean mass of 11.6739 kg (adultMass x leanProportion). Yet, if an adult female has lost some of her lean mass because of a dearth of energy, she can grow again to rebuild these tissues. Because juveniles are independent from their mother, we estimate their growth by calculating their own energy balance (energy intake minus energy needs), with the same procedure as for a non-reproductive female.

Appendix C. Model validation

1. Simulated values for key life history traits

We conducted an internal validation by tracking every state variable throughout a simulation in search for any unrealistic value. We then checked the value of some key life history traits calculated from 2000 simulations and compared them to empirical values from the Amboseli wild population. In order to obtain relevant comparisons between simulated and observed values for each trait, we computed the simulated traits with the calculation methods described in each associated empirical study. Notably, and only in this part of our study, the calculation of the fitness λ_{ind}, was done following methods from McLean *et al.* (2019) and took into account all offspring born, regardless of their subsequent survival (whereas in the rest of our study, we only took into account offspring reaching sexual maturity). Because yellow baboons reproduce year-round in the wild (Campos *et al.*, 2017), we ran this internal validation with females following a non-seasonal phenology strategy.

The values simulated for major key life history traits (mass, fitness, mortality and interbirth interval) were very close to the values observed in the wild (Table S5), which tends to confirm our model's validity. However, the simulated values of body fat and post-partum amenorrhea (PPA) length were not as variable as in the natural population. This could partly be explained by the absence of a social hierarchy in the model, which is known to generate variation in many life history traits. Shorter maternal investment periods have indeed been reported for high-ranking females in several baboon species (Johnson, 2003; Alberts, 2019; Schneider-Crease *et al.*, 2022) and body mass was correlated with dominance rank in female chimpanzees (Pusey *et al.*, 2005). It is also possible that our model does not account precisely enough for the plasticity in offspring growth.

2. Comparison of simulated and observed birth seasonality

We evaluated, under realistic conditions, all 133 phenology strategies and subsequently selected the optimal ones (i.e. associated with the highest fitness values, Fig 3A, main text). These optimal phenology strategies were only slightly seasonal – as is typically the case of yellow baboons in the wild – with a minimal reproductive time window of 183 days (6 months) and included the non-seasonal phenology strategy.

We then computed the birth seasonality associated with the optimal phenology strategies by calculating the length of the mean vector resulting from all the births from these strategies and

compared it to the value observed in the wild (Campos *et al.*, 2017). Simulated and observed birth distributions are presented in Figure S5. We found that simulated births resulting from pooling all optimal phenology strategies had a seasonality comparable (r = 0.17) to the one observed in the wild (r = 0.15). The mean birth date observed in the wild (10th Nov) occurred 3.5 months before the one computed from pooled optimal strategies (25th Feb). This slight increase in reproductive seasonality and delay in mean birth date could be due to some structural limitations of the model. For example, NDVI may not reflect exactly the real variation of food abundance experienced by an omnivorous species such as yellow baboons (Altmann, 1998) while the absence of social effects may also contribute to this discrepancy, as reproductive competition can lead to reduced birth seasonality in wild chacma baboons (Dezeure *et al.*, in press).

References (of supplementary material)

Alberts SC (2019) Social influences on survival and reproduction: Insights from a long-term study of wild baboons. J Anim Ecol 88:47–66. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12887

Altmann J (1983) Costs of reproduction in baboons (Papio cynocephalus). In: Aspey WP, Lustick SI (eds) Behavioral energetics: The cost of survival in vertebrates. Ohio State University Press, Columbus

Altmann J, Alberts S (1987) Body mass and growth rates in a wild primate population. Oecologia 72:15–20. https://doi.org/10.1007/BF00385038

Altmann J, Samuels A (1992) Costs of maternal care: infant-carrying in baboons. Behav Ecol Sociobiol 29:391–398. https://doi.org/10.1007/BF00170168

Altmann J, Schoeller D, Altmann SA, Muruthi P, Sapolsky RM (1993) Body size and fatness of free-living baboons reflect food availability and activity levels. American Journal of Primatology 30:149–161. https://doi.org/10.1002/ajp.1350300207

Altmann SA (1998) Foraging for survival: Yearling baboons in Africa. University of Chicago Press, Chicago

Beehner JC, Onderdonk DA, Alberts SC, Altmann J (2006) The ecology of conception and pregnancy failure in wild baboons. Behavioral Ecology 17:741–750. https://doi.org/10.1093/beheco/arl006

Brockman DK, van Schaik CP (eds) (2005) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge studies in biological and evolutionary anthropology, vol 44. Cambridge University Press, New York

Bronikowski AM, Alberts SC, Altmann J, Packer C, Carey KD, Tatar M (2002) The aging baboon: comparative demography in a non-human primate. Proceedings of the National Academy of Sciences 99:9591–9595. https://doi.org/10.1073/pnas.142675599

Campos FA, Morris WF, Alberts SC, Altmann J, Brockman DK, Cords M, Pusey A, Stoinski TS, Strier KB, Fedigan LM (2017) Does climate variability influence the demography of wild primates?

Evidence from long-term life-history data in seven species. Global Change Biology 23:4907–4921. https://doi.org/10.1111/gcb.13754

Charpentier MJE, Tung J, Altmann J, Alberts SC (2008) Age at maturity in wild baboons: genetic, environmental and demographic influences. Molecular Ecology 17:2026–2040. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03724.x

Dewey KG (1997) Energy and protein requirements during lactation. Annu Rev Nutr 17:19–36. https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.17.1.19

Dezeure J, Burtschell L, Baniel A, Carter AJ, Godelle B, Cowlishaw G, Huchard E (in press) Evolutionary determinants of non-seasonal breeding in wild chacma baboons. The American Naturalist

Farley D, Tejero ME, Comuzzie AG, Higgins PB, Cox L, Werner SL, Jenkins SL, Li C, Choi J, Dick EJ, Hubbard GB, Frost P, Dudley DJ, Ballesteros B, Wu G, Nathanielsz PW, Schlabritz-Loutsevitch NE (2009) Feto-placental adaptations to maternal obesity in the baboon. Placenta 30:752–760. https://doi.org/10.1016/j.placenta.2009.06.007

Gesquiere LR, Altmann J, Archie EA, Alberts SC (2018) Interbirth intervals in wild baboons: Environmental predictors and hormonal correlates. Am J Phys Anthropol 166:107–126. https://doi.org/10.1002/ajpa.23407

Johnson SE (2003) Life history and the competitive environment: trajectories of growth, maturation, and reproductive output among chacma baboons. Am J Phys Anthropol 120:83–98. https://doi.org/10.1002/ajpa.10139

Kleiber M (1932) Body size and metabolism. Hilg 6:315–353. https://doi.org/10.3733/hilg.v06n11p315

Lee PC (1996) The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. Evol. Anthropol. 5:87–98. https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1996)5:3<87:AID-EVAN4>3.0.CO;2-T

Lee PC, Majluf P, Gordon IJ (1991) Growth, weaning and maternal investment from a comparative perspective. Journal of Zoology 225:99–114. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb03804.x

Livesey G, Elia M (1988) Estimation of energy expenditure, net carbohydrate utilization, and net fat oxidation and synthesis by indirect calorimetry: evaluation of errors with special reference to the detailed composition of fuels. Am J Clin Nutr 47:608–628. https://doi.org/10.1093/ajcn/47.4.608

McLean EM, Archie EA, Alberts SC (2019) Lifetime Fitness in Wild Female Baboons: Trade-Offs and Individual Heterogeneity in Quality. undefined

Payne PR, Waterlow JC (1971) RELATIVE ENERGY REQUIREMENTS FOR MAINTENANCE, GROWTH, AND PHYSICAL ACTIVITY. The Lancet 298:210–211. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(71)90917-2

Pusey AE, Oehlert GW, Williams JM, Goodall J (2005) Influence of Ecological and Social Factors on Body Mass of Wild Chimpanzees. Int J Primatol 26:3–31. https://doi.org/10.1007/s10764-005-0721-2

Rhine RJ, Norton GW, Wynn GM, Wynn RD (1985) Weaning of free-ranging infant baboons (Papio cynocephalus) as indicated by one-zero and instantaneous sampling of feeding. Int J Primatol 6:491–499. https://doi.org/10.1007/BF02735572

Roberts SB, Cole TJ, Coward WA (1985) Lactational performance in relation to energy intake in the baboon. Am J Clin Nutr 41:1270–1276. https://doi.org/10.1093/ajcn/41.6.1270

Rothwell NJ, Stock MJ (1982) Effects of feeding a palatable "cafeteria' diet on energy balance in young and adult lean (+/?) Zucker rats. British Journal of Nutrition 47:461–471. https://doi.org/10.1079/BJN19820058

Scalfi L, Polito A, Bianchi L, Marra M, Caldara A, Nicolai E, Contaldo F (2002) Body composition changes in patients with anorexia nervosa after complete weight recovery. Eur J Clin Nutr 56:15–20. https://doi.org/10.1038/sj.ejcn.1601290

Schneider-Crease IA, Weyher AH, Mubemba B, Kamilar JM, Petersdorf M, Chiou KL (2022) Stronger maternal social bonds and higher rank are associated with accelerated infant maturation in Kinda baboons. Animal Behaviour 189:47–57. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.04.011

Stacey PB (1986) Group size and foraging efficiency in yellow baboons. Behav Ecol Sociobiol 18:175–187. https://doi.org/10.1007/BF00290821

Tables

Table S1: Description and values of the main parameters used in the model*. See Appendix B for justification and details about how parameters are used in the model.*

Parameter	**Description**	**Numerical value**	**Source or equation**	**Studied species**
Adult mass	Mean adult female total mass	11.9 kg	Altmann *et al.*, 1993	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Age at beginning of weaning	Age at first significant consumption of plant food	56 days	Rhine *et al.*, 1985	*Papio cynocephalus* (wild - Mikumi)
Age at sexual maturity	Mean age at sexual maturity (first sex skin swellings)	1643 days (4.5 years)	Charpentier & Tung *et al.*, 2008	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Birth mass	Mean birth mass	0.710 kg	Altmann & Alberts, 1987	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Body fat increase duration	Average duration of the period of body fat increase before cycling	30 days (1 month)	Gesquiere *et al.*, 2018	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Cycling durations	Vector of observed cycling durations	Range: 18 - 590 days	Gesquiere *et al.*, 2018	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Energy in fat mass	Energy released by 1g of fat tissue	39500 kJ/kg	Livesey & Elia, 1988	*Homo sapiens*
Energy in lean mass	Energy released by or needed to create 1g of lean tissue	20920 kJ/kg	Payne & Waterlow, 1971	Mammals
Female lifespans	Vector of observed lifespans for breeding females	Range: 2234 - 9457 days	McLean *et al.*, 2019	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Gestation length	Mean gestation length	178 days	Gesquiere *et al.*, 2018	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)

Growth rate	Mean weight gain by day during growth	0.005 kg/day	Altmann & Alberts, 1987	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Infant proportion of external deaths	Proportion of infants dead from external causes	0.1161	Alberts, 2019; McLean *et al.*, 2019	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Infant lifespans	Vector of observed lifespans for infants that died before weaning	Range: 1 - 319 days	McLean *et al.*, 2019	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Juvenile lifespans	Vector of observed lifespans for juveniles that died between weaning and sexual maturity	Range: 329 - 1731 days	McLean *et al.*, 2019	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Lactation efficiency	Efficiency of milk synthesis	0.8	Dewey, 1997	*Homo sapiens*
Lean proportion	Mean lean mass proportion (of total mass)	0.981	Altmann *et al.*, 1993	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Longevity	Age of the oldest female reported at Amboseli	9862 days (27 years)	Bronikowski *et al.*, 2002	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Mass at beginning of weaning	Estimated mass at beginning of weaning	0.99 kg	= birthMass + growthRate× ageAtBeginningOfWeaning	
Mass at Sexual Maturity	Approximate mean total mass at sexual maturity	8.925 kg	= birthMass + growthRate× ageAtSexualMaturity	
Maximal daily fat storage	Maximal amount of fat that can be stored each day	0.0001 kg	growthRate× (1-leanProportion)	
Maximal energy intake	Maximal daily energy intake for a female baboon fed *ad libitum*	4891.1 kJ/day	Roberts *et al.*, 1985	*Papio cynocephalus* and *Papio anubis* (captive)
Maximal reduction of lean mass	Ratio of minimum lean mass causing death and regular lean mass	0.85	Payne & Waterlow, 1971; Scalfi *et al.*, 2002	Mammals and *Homo sapiens*
NDVI	Vector of NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) values in Amboseli (2000-2021)	Range: 0.13 - 0.42	Didan, 2015	
Placental proportion	Placenta mass expressed as a proportion of foetus mass	0.25	Farley *et al.*, 2009	*Papio spp.* (captive)
PPA duration	Mean postpartum amenorrhea duration	322 day	Gesquiere *et al.*, 2018	*Papio cynocephalus* (wild - Amboseli)
Storage efficiency	Efficiency of energy storage as fat mass	0.9	Rothwell & Stock, 1982	*Rattus norvegicus* (Zucker rat - captive)
Weaning mass	Estimated threshold mass at complete weaning	2.32 kg	= birthMass + growthRate× ppaDuration	

Table S2: Description of the main attributes for each class

Attribute	**Description**	**Owner(s)**			
Mass		Foetus	Infant	Juvenile	Female
Total Mass (kg)	Total mass of the individual	✔	✔	✔	✔
Lean Mass (kg)	Lean mass of the individual		✔	✔	✔
Fat Mass (kg)	Fat mass of the individual		✔	✔	✔
Condition		Foetus	Infant	Juvenile	Female
Alive	False if the individual is dead, true otherwise	✔	✔	✔	✔
Growth Allocation	1 if growth is normal, 0 if growth is stopped and between 0 and 1 if growth is slowed.		✔	✔	✔
Timings		Foetus	Infant	Juvenile	Female
Cycle Time (d)	Day when the first cycle leading to the individual's conception begins	✔	✔	✔	✔
Conception Time (d)	Day when the individual is conceived	✔	✔	✔	✔
Birth Time (d)	Day of birth of the individual		✔	✔	✔
Weaning Time (d)	Day when the individual is fully weaned			✔	✔
Sexual Maturity Time (d)	Day when the individual reaches sexual maturity			✔	✔
Death Time (d)	Day of death of the individual	✔	✔	✔	✔
Lifespan (d)	Life (or gestation) duration of an individual (or a foetus) before potential death (or miscarriage) from external causes	✔	✔	✔	✔
Energy		Foetus	Infant	Juvenile	Female
Energy needs (kJ)	Energy needed to ensure maintenance, growth and potential reproduction of the individual			✔	✔
Energy intake (kJ)	Energy extracted from the environment			✔	✔
Energy released (kJ)	Energy released from storage (fat mass or lean mass)			✔	✔
Energy balance (kJ)	Difference between available energy (energy intake and energy released) and energy needs			✔	✔
Reproduction		Foetus	Infant	Juvenile	Female
Phenology strategy (beginning and length of reproductive window) (d)	Time window during which reproduction is possible				✔
List of Foetuses	Record of all 'class Foetus' individuals the female has produced				✔
List of Infants	Record of all 'class Infant' individuals the female has produced				✔
List of Juveniles	Record of all 'class Juvenile' individuals the female has produced				✔
Cycling duration (d)	Duration of the ongoing cycling period				✔
Reproductive status	Reproductive status of the female: "anoestrus", "oestrus", "gestation" or "lactation"				✔

Table S3: Initial attributes for the female at the beginning of simulation (t=0). *Unknown timings are given the value -999. Mass at sexual maturity, lean proportion and age at sexual maturity are given in Table S1.*

Attribute	**Initial value**
Mass	
Total Mass (kg)	massAtSexualMaturity = 8.925 kg
Lean Mass (kg)	massAtSexualMaturity×leanProportion = 8. 755 kg
Fat Mass (kg)	massAtSexualMaturity×(1-leanProportion) = 0.170 kg
Condition	
Alive	true
Growth Allocation	1
Timings	
Cycle Time (d)	-999
Conception Time (d)	-999
Birth Time (d)	-1643 = - ageAtSexualMaturity
Weaning Time (d)	-999
Sexual Maturity Time (d)	0
Death Time (d)	-999
Lifespan (d)	Randomly picked from McLean *et al.*, 2019
Energy	
Energy needs (kJ)	0
Energy intake (kJ)	0
Energy released (kJ)	0
Energy balance (kJ)	0
Reproduction	
Phenology strategy (beginning and length of reproductive window) (d)	Picked from the 133 different phenology strategies considered (see main text)
List of Foetuses	empty list
List of Infants	empty list
List of Juveniles	empty list
Cycling duration (d)	0
Reproductive status	anoestrus

Table S4: Initial attributes for offspring (foetus, infant and juvenile). *The values given correspond to transitional events (conception, birth and weaning), where new individuals from associated classes (foetus, infant and juvenile) are created. A foetus is created from scratch at conception ($t=t_c$), but each infant is created from a foetus that has reached the end of gestation ($t=t_b$) and each juvenile is created from an infant that has reached the total weaning mass threshold ($t=t_w$). In the case where an individual is created from another one, it can take (inherit) some of its attribute values. Lean proportion is given in Table 2. See details for the "lifespan" attribute in the "death" submodel.*

Attribute	**Initial value**		
	Foetus (at conception: $t=t_c$)	**Infant (at birth: $t=t_b$)**	**Juvenile (at weaning: $t=t_w$)**
Mass			
Total Mass (kg)	0	Inherited from foetus	Inherited from infant
Lean Mass (kg)		totalMass x leanProportion	Inherited from infant
Fat Mass (kg)		totalMass x (1-leanProportion)	Inherited from infant
State			
Alive	true	Inherited from foetus	Inherited from infant
Growth Allocation		1	Inherited from infant
Timings			
Cycle Time (d)	Female's last beginning of cycle	Inherited from foetus	Inherited from infant
Conception Time (d)	t_c	Inherited from foetus	Inherited from infant
Birth Time (d)		t_b	Inherited from infant
Weaning Time (d)			t_w
Menarche Time (d)			-999
Death Time (d)	-999	Inherited from foetus	Inherited from infant
Lifespan (d)	179 (gestationLength +1) or randomly picked between 1 and gestation length	Longevity or randomly picked from (McLean *et al.*, 2019)	Longevity or randomly picked from (McLean *et al.*, 2019)
Energy			
Energy needs (kJ)			0
Energy intake (kJ)			0
Energy released (kJ)			0
Energy balance (kJ)			0

Table S5: Comparison between simulated and observed data for key life history traits. *Mean value and standard deviation (mean ± sd) for simulated life history traits were obtained from 2000 simulations following the non-seasonal phenology strategy (reproduction was not constrained in time). The simulations were run using the NDVI extracted from Amboseli geological coordinates.*

Life history trait	**Observed data (mean ± sd)**	**Simulated data (mean ± sd)**	**Source**
Fitness (λ_{ind})	1.09 ± 0.08	1.09 ± 0.09	McLean *et al.*, 2019
Lifetime reproductive success	5.61 ± 3.21 infants	5.76 ± 3.16 infants	McLean *et al.*, 2019
Age at death	14.75 ± 5.42 years	14.72 ± 5.42 years	McLean *et al.*, 2019
Foetus Loss	13.9%	13.2%	Beehner *et al.*, 2006
Infant Loss (before weaning)	21.5%	22.0%	Calculated from McLean *et al.*, 2019
Offspring Loss (between birth and sexual maturity)	45.3%	45.0%	Calculated from McLean *et al.*, 2019
Mean total mass	11.9 ± 1.41 kg	11.57 ± 0.32 kg	Altmann *et al.*, 1993
Mean fat percent	1.9 ± 4.81	2.2 ± 0.56	Altmann *et al.*, 1993
Interbirth interval duration	638 ± 116 days	637 ± 83 days	Gesquiere *et al.*, 2018
Postpartum amenorrhea duration	322 ± 87 days	323 ± 17 days	Gesquiere *et al.*, 2018
Cycling duration	138 ± 82 days	135 ± 80 days	Gesquiere *et al.*, 2018
Gestation duration	178 ± 6 days	178 ± 0 days	Gesquiere *et al.*, 2018

Figures

Figure S1: Variation of energy intake with NDVI. *E_{max} represents the maximum amount of energy an individual can get daily when food is non-limiting. For low values of NDVI, the energy intake associated increases rapidly, simulating the effect of "fallback food". τ is the characteristic value of the equation and represents the speed at which E_{max} is reached. The values of minimal, mean and maximal NDVI are given for the Amboseli national Park, and their associated energy intake are given as proportion of E_{max}.*

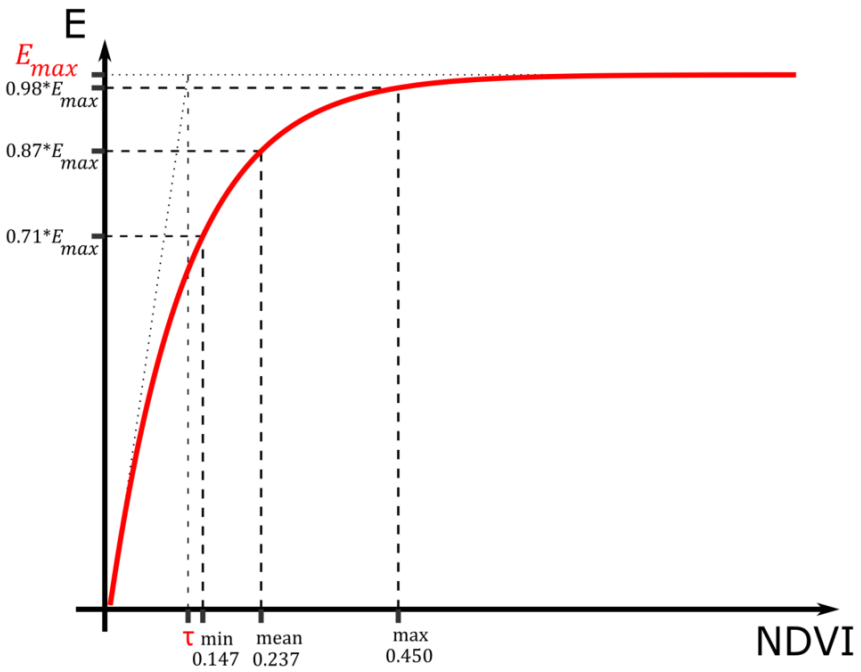


Figure S2: Multiplying coefficient for energy intake during lactation (C). *During lactation, energy intake is increased by a factor of 1.11 at birth, 1.27 at beginning of weaning and goes back to normal at the end of weaning. Weaning beginning and end are defined by threshold masses for the infant (Table 2).*

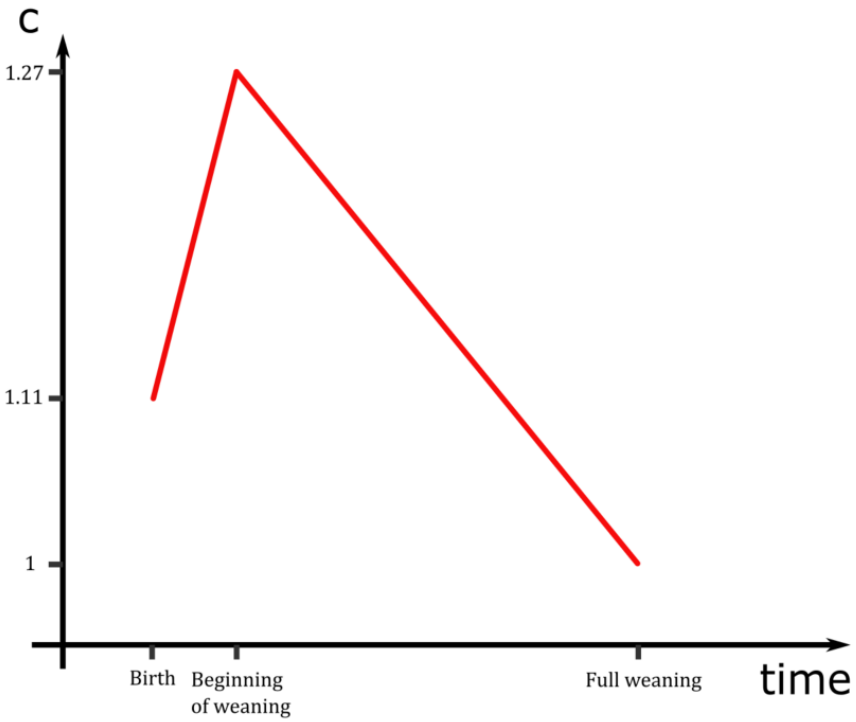


Figure S3: Flowchart of energy allocation. *Energy balance (EB) is evaluated throughout the energy allocation decision tree.*

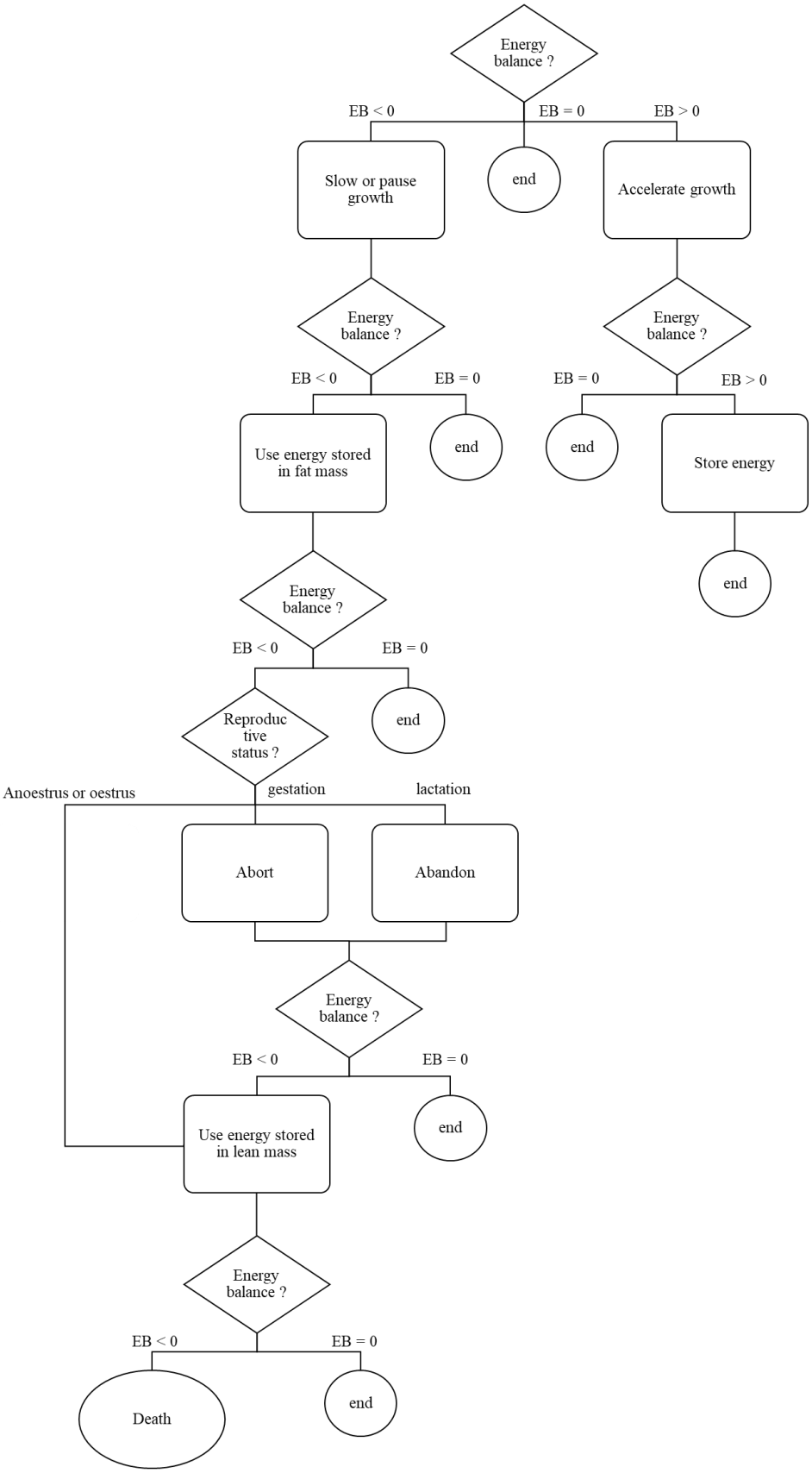


Figure S4: NDVI time series decomposition. *The NDVI values were extracted according to the Amboseli geographical coordinates (South/West: -2.75, 37.04; North/East: -2.70, 37.11), and we only show ten years of data, from January 1st, 2001 to December 31st, 2010 for clarity purposes. Raw NDVI is plotted in the top panel, and is equal to the sum of the values plotted in the other three panels: the mean NDVI (K), the seasonal NDVI (NDVI_S) and the non-seasonal NDVI (NDVI_NS).*

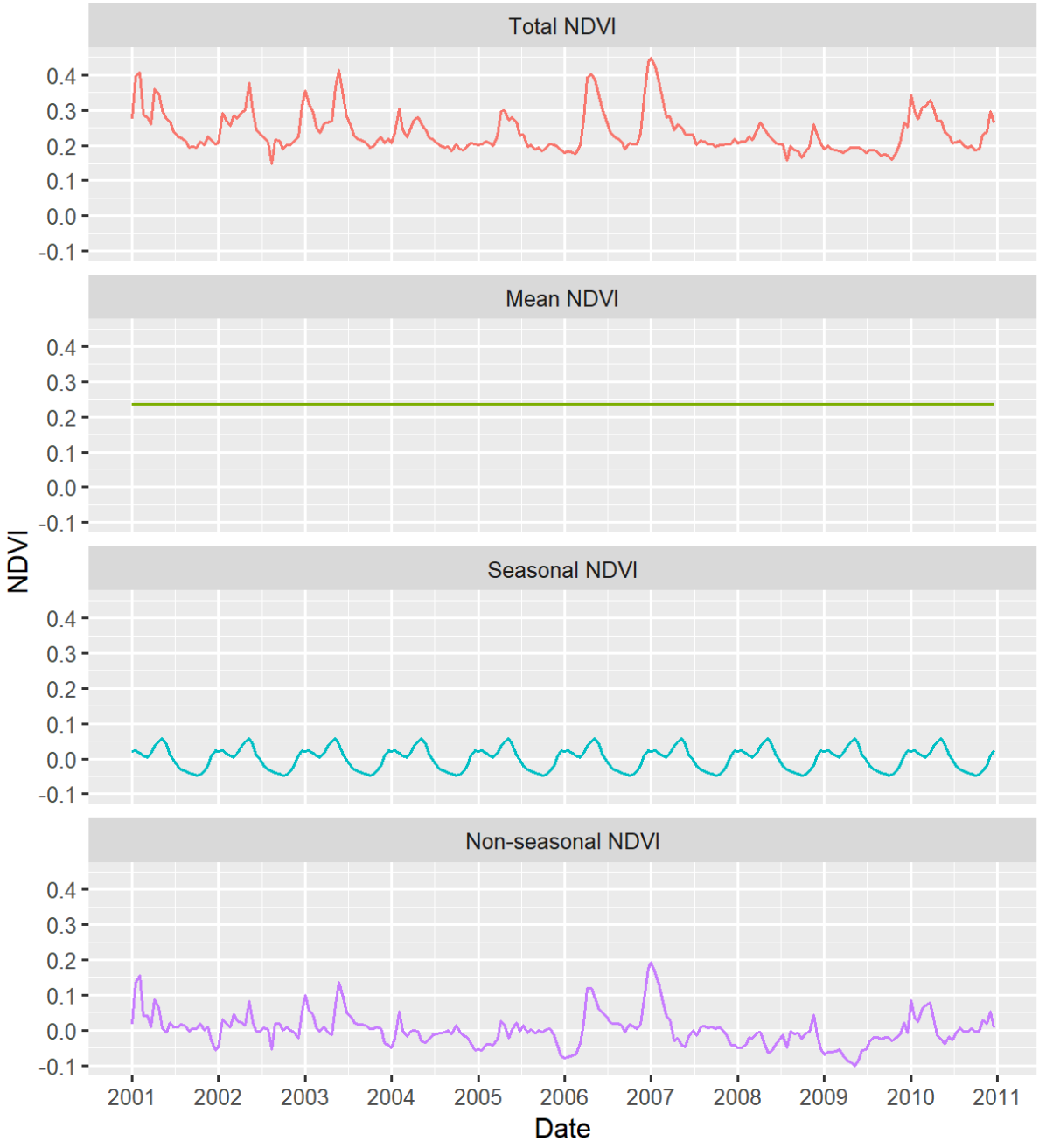


Figure S5: Comparison of birth phenology. *Each circular box plot represents the monthly distribution of births and the red segment is the mean vector of births. Its direction, μ, gives the mean date of birth while its length, r, quantifies the seasonality of births (r=0 means that births are equally distributed and r=1 means that all births occur on the same day of the year). The left panel shows the distribution of simulated births resulting from all the optimal phenology strategies (whose mean fitness were not significantly different). The right panel shows the real births distribution observed in the wild in Amboseli (Campos et al., 2017).*

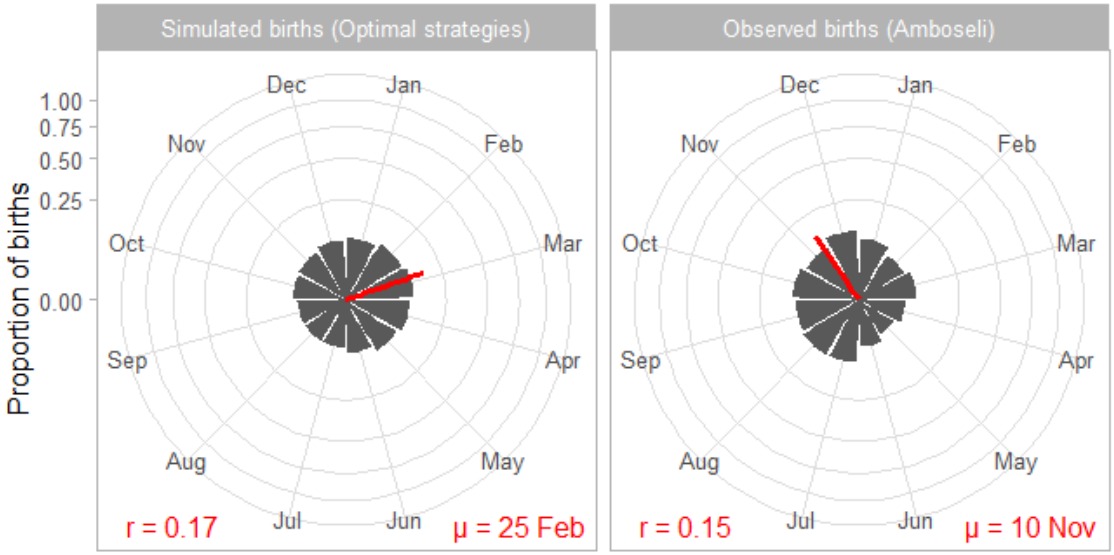


Figure S6: Variation of mean individual fitness. *We plotted heatmaps of mean individual fitness (λ_{ind}) along gradients of environmental productivity and seasonality and with the different values we tested in this study for the four other factors: environmental unpredictability (u), daily reproductive energy expenditure (growth rate GR), reproductive cycle length (interbirth interval IBI as a function of year length YL) and infant extrinsic mortality rate (M). Associated birth seasonality (r = mean ± sd) is given below each heatmap. The top left panel represents the real conditions for these four factors, as observed in Amboseli.*

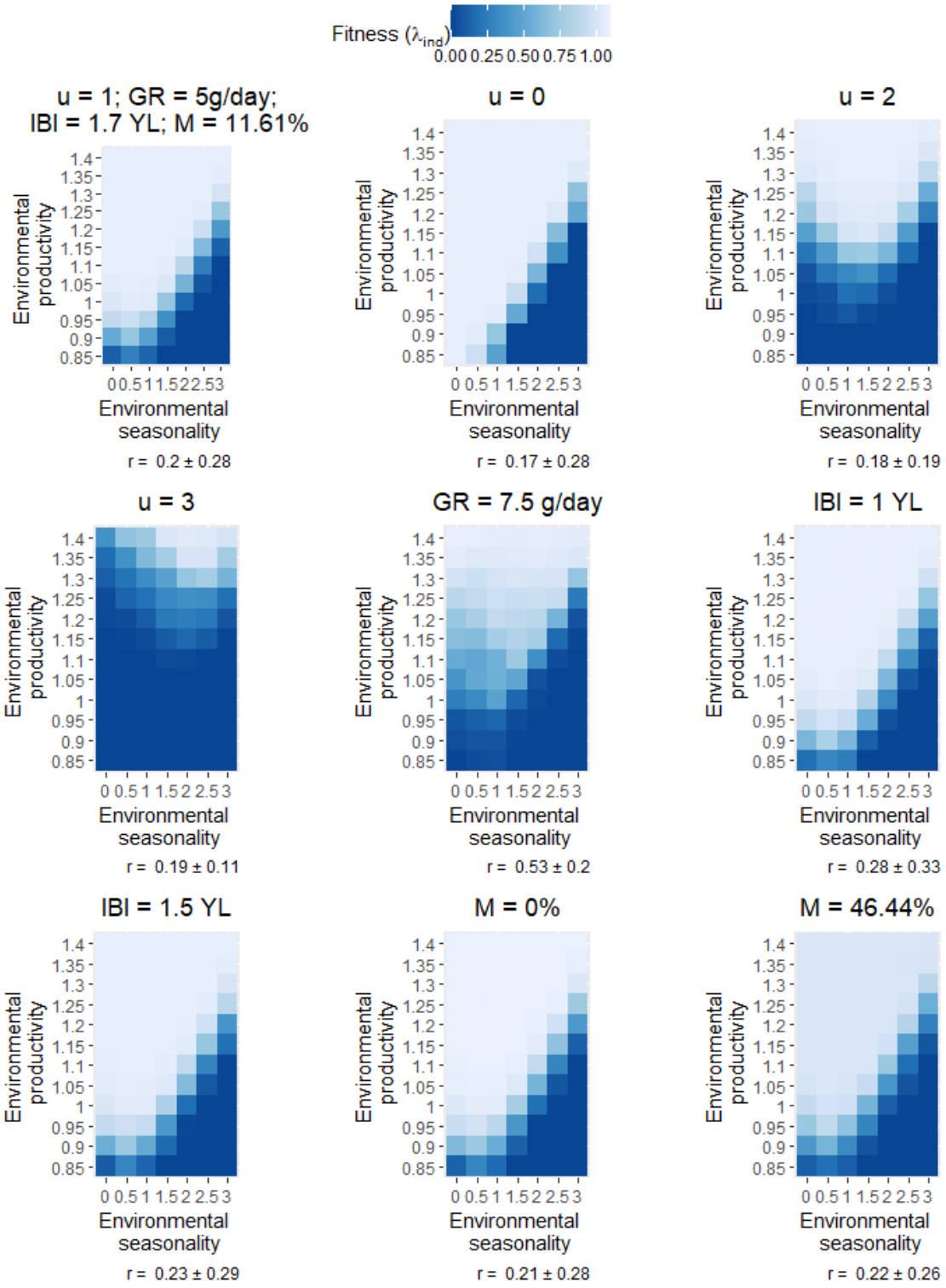
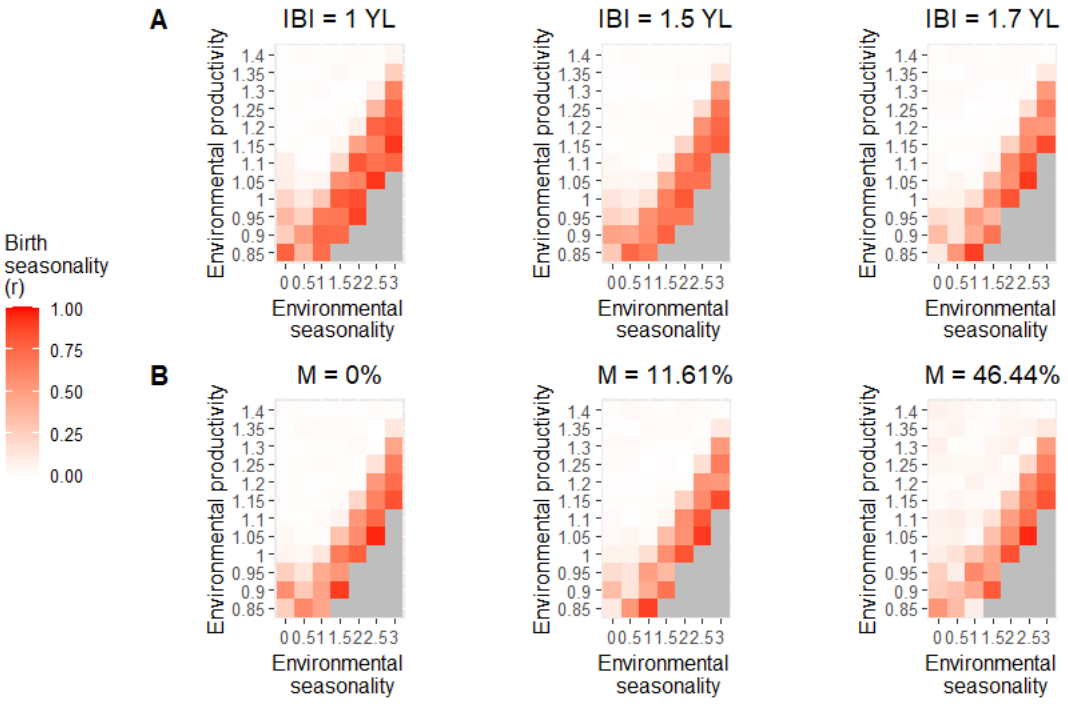


Figure S7: Effect of reproductive cycle length and infant mortality on birth seasonality (H5 and H6). *Panel A shows the heatmaps of birth seasonality along gradients of environmental seasonality and productivity in three different conditions of reproductive cycle length: when the interbirth interval (IBI) is exactly one year long (1 YL), when its length is 1.5 years (1.5 YL), and in normal conditions, when it is 1.7 years long (1.7 YL). Panel B shows heatmaps of birth seasonality along gradients of environmental seasonality and productivity in three different conditions of infant extrinsic mortality: with no infant extrinsic mortality, with a regular infant extrinsic mortality of 11.61% and with a four-time amplified mortality of 46.44%. Birth seasonality is represented by r, going from 0 (births are equally distributed) to 1 (all births occur on the same day). Grey cells represent non-viable environments characterised by a fitness of zero (regardless of the phenology strategy followed), where r cannot be computed and generates missing values.*



CHAPITRE 3 : APPROCHE COMPARATIVE

Reproductive seasonality in mammals: a comparative analysis

Lugdiwine Burtschell[1,2], Dieter Lukas[3], Jules Dezeure[1], Lucie Thel[4], Bernard Godelle [1,†] and Elise Huchard [1,†]

[1] Institute of Evolutionary Sciences of Montpellier (ISEM), UMR 5554, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France

[2] AgroParisTech, Paris, France

[3] Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Germany

[4] Department of Conservation Management, Faculty of Science, Nelson Mandela University, George, South Africa

[†] Equal contributions

Article in preparation

Abstract

Reproductive seasonality is a widespread strategy to finance the energetic costs of reproduction, by synchronizing reproductive bouts with the most productive season. It is common in mammals, where females face high breeding costs. The intensity of reproductive seasonality varies widely across species, as births can be squeezed within a 2-week block every year, or occur randomly throughout the year. While such variation has long been assumed to reflect latitude and the intensity of environmental seasonality, recent studies have identified additional determinants such as other aspects of environmental variation, species life-history and social system. However, we lack a global theoretical framework to explain the diversity of phenology strategies observed across mammals. Here, we propose such a framework, defined in nine hypotheses, which we test using two datasets: a primate dataset with high-resolution measures of reproductive seasonality (132 populations from 93 species) and a broader mammal dataset (633 species). As generally expected, reproductive seasonality is most intense at high latitudes, where environmental productivity is limited and environmental seasonality marked. In support of our framework, we also show that the intensity of reproductive seasonality declines as species (1) have lower daily reproductive effort during gestation and lactation, (2) buffer annual food shortage through foraging innovations (cognitive buffer) or a broader dietary range (ecological buffer), and (3) suffer from high infant mortality relatively to adults (here indexed by species exposure to infanticide), though some of these associations may be taxon-specific. In contrast to our predictions, the intensity of reproductive seasonality did not decline with the presence of allomaternal provisioning (social buffer) and we found opposite effects of environmental unpredictability between the two datasets. Together, our framework and findings reveal the diversity of selective pressures shaping mammalian reproductive phenology, and offer a comprehensive synthesis to explain and predict variation in the intensity of reproductive seasonality observed across mammalian species, with implications in ecology, life-history, behavioural ecology and anthropology.

Keywords: Comparative analysis, ecology, life history, mammals, phenology, primates, reproduction

Introduction

Background

Reproduction is energetically costly, especially in mammals where females sustain the growth of their offspring during long periods of time, through gestation and lactation (Speakman, 2008). To cope for these energy expenses, a widespread strategy consists in reproducing seasonally (Baker, 1938; Bronson, 1985). In most environments, food availability varies predictably across seasons and species synchronize the costliest phases of reproduction with food abundance (Thomas *et al.*, 2001; Brockman & van Schaik, 2005). However, reproducing seasonally also comes with costs, such as the introduction of gaps in the reproductive agenda, when females have to wait for the next breeding season to reproduce again, which may be particularly costly following the loss of a litter or offspring.

A wide variety of reproductive seasonality patterns is observed among species, especially in mammals (e.g. Heldstab *et al.*, 2018). For example, 80% of births in mountain goats (*Oreamnos americanus*) occur within two weeks (Côté & Festa-Bianchet, 2001) whereas births are distributed throughout the year in mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) (Watts, 1998). One of the most robust predictor of this variation is latitude, with species living further from the equator being more seasonal than tropical ones (English *et al.*, 2012; Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021b, 2021a). This relationship has been interpreted as reflecting the higher degree of environmental seasonality observed at higher latitudes, leading to greater differences in food availability between seasons as well as to food peaks that are narrower in time, therefore increasing the benefits of seasonal reproduction.

However, some of this variation is clearly unexplained by latitude, as seasonal breeders are commonly encountered in tropical or equatorial environments, as well as non-seasonal breeders in temperate habitats. For example, the sympatric ungulates from the Serengeti National Park (latitude around 2°S) can reproduce both seasonally and non-seasonally (Sinclair *et al.*, 2000), while coypus (*Myocastor coypus*) do not show any seasonal pattern in their birth distribution, despite living in habitats of relatively high latitudes (around 33°S) with a marked seasonality in rainfalls and temperature (Courtalon *et al.*, 2015). Overall, additional determinants beyond climatic seasonality that alter the cost-to-benefit ratio of seasonal reproduction should be

considered to explain the variation in the intensity of reproductive seasonality observed across mammals.

Several studies have investigated such extra determinants in multiple taxonomic groups relatively recently, including ungulates (English *et al.*, 2012), ruminants (Zerbe *et al.*, 2012), Carnivora (Heldstab *et al.*, 2018), lagomorphs (Heldstab, 2021a), rodents (Heldstab, 2021b) and primates (Heldstab *et al.*, 2021). The range of parameters tested is wide, covering mostly life-history traits (e.g. gestation length, body mass, litter size, age at sexual maturity) but also environmental (e.g. interannual variability, mean precipitations, altitude), ecological (diet), or social parameters (e.g. gregariousness, monogamy). A few gaps remain despite these advances: from a theoretical perspective, such studies either focus on a single taxonomic group or determinant, or remain relatively descriptive in their design. As a result, we still lack a global theoretical framework that could help us to gain predictive power when working across different mammalian orders. From a methodological perspective, half of these studies use data from captive animals whose reproductive phenology can be deeply altered by captivity conditions, or use low-resolution and categorical measures of reproductive seasonality in the wild, which drastically limit analytical possibilities. Here we propose a general framework to explain the evolution of (non-)seasonal breeding that we later test on two datasets: a restricted primate dataset with high resolution (i.e. continuous data) measures of reproductive seasonality and a broader mammal dataset, bringing together the low-resolution reproductive seasonality data from five previous studies.

Theoretical framework

Some of the proposed framework has been inspired from anthropological contributions aimed at understanding the energetic challenges linked with maintaining a large brain (van Woerden, 2011), and is here adjusted and extended to understand the evolution of reproductive seasonality. From an energetic point of view, strict seasonal breeding (i.e. defined by a total absence of births during at least a period of the year) may be selected when the level of energy available at some point of the year is insufficient to sustain the costliest phase of reproduction. On the contrary, non-seasonal breeding may evolve when the level of energy available exceeds, at all time, the maximum amount of energy needed during reproduction. This situation, where reproduction is sustainable all year long, can be hypothetically achieved by several means.

First, a higher environmental productivity could increase the overall energy available at all time and, even without changing the level of reproductive energetical costs, allow reproduction for a longer period of time, or even year-round (Fig. 1 B). Second, and symmetrically, the maximal amount of energy needed for reproduction could be decreased, without modifying the overall energy availability, so energy needs would be met more frequently throughout the year (Fig. 1 C). Such a decrease could be achieved through a slower life history and spreading reproductive effort over extended periods (e.g. van Noordwijk *et al.*, 2013). On the contrary, species with fast life histories and condensed maternal investment are more likely to exploit resource bursts thus reproduce seasonally. Lastly, some complementary strategies could consist in buffering the seasonality of the environment, by increasing the amount of energy extracted at times of food shortage (Fig. 1 D). In such cases, the seasonality of the environment would be unchanged, but the seasonality experienced by a species would be reduced. “Cognitive buffers” could be a first example of buffering of the environmental seasonality. Enhanced cognitive abilities would enable species to increase their foraging efficiency, for example through the development of foraging innovations (Reader *et al.*, 2011), and provide additional inputs of energy during the lean season. “Ecological buffers” could play a similar role: behavioural flexibility in diet, recourse to fall-back foods during the lean period when usual food items are unavailable, as observed in primates (Altmann, 1998), and overall a wider diet breadth (Kissling *et al.*, 2014) could reduce susceptibility to starvation. Lastly, “social buffers” covering all forms of allomaternal care, such as cooperative and communal breeding, but particularly through allomaternal provisioning, could likewise buffer the costs of reproducing during the lean season, by alleviating the maternal costs of reproduction (Lukas & Clutton-Brock, 2017; Groenewoud & Clutton-Brock, 2021). Overall, a high environmental productivity (Fig. 1B), the spread of reproductive effort (Fig. 1 C) or the use of cognitive, ecological or social buffers to food shortage (Fig. 1 D), could all contribute to shorten or cancel the time period when the energy needs of reproduction cannot be met. In such cases, the benefits of seasonal breeding would be limited or null and the cost-benefit balance would tilt towards non-seasonal reproduction.

Complementarily to these energetical considerations, another environmental characteristic, its unpredictability, could limit the benefits of seasonal reproduction and increase its costs (English *et al.*, 2012). Reproducing seasonally in an unpredictable environment could indeed lead to reproductive failures due to an unexpected period of food scarcity during the reproductive season, as well as to missed reproductive opportunities in case of an unexpected food burst outside the breeding season. In such cases, flexible reproductive schedules should be

favoured. Additionally, following reproductive failures due to unexpected climatic events, non-seasonal breeders would be able to reproduce again rapidly, while strictly seasonal breeders would pay extra costs by having to wait for the next reproductive season. Finally, and in the same line, a high rate of offspring mortality compared to adult mortality would amplify the costs of such reproductive failures by multiplying their occurrence, without impacting the survival of adult females that would experience an extended gap before their next reproduction. Infanticide by males as well as by females, as a cause of mortality affecting young but not adults, might therefore have contributed to favour the evolution of non-seasonal breeding. Infanticide by males is already known to be associated with non-seasonal breeding (Lukas & Huchard, 2014), the most common explanation positing that infanticide by males cannot evolve in a context of seasonal breeding (because mothers of killed infants would not become sexually available to the killer male before the next breeding season) so that non-seasonal reproduction necessarily precedes its apparition. We propose an alternative scenario positing that non-seasonal breeding and infanticide may instead have co-evolved, in a self-reinforcing loop.

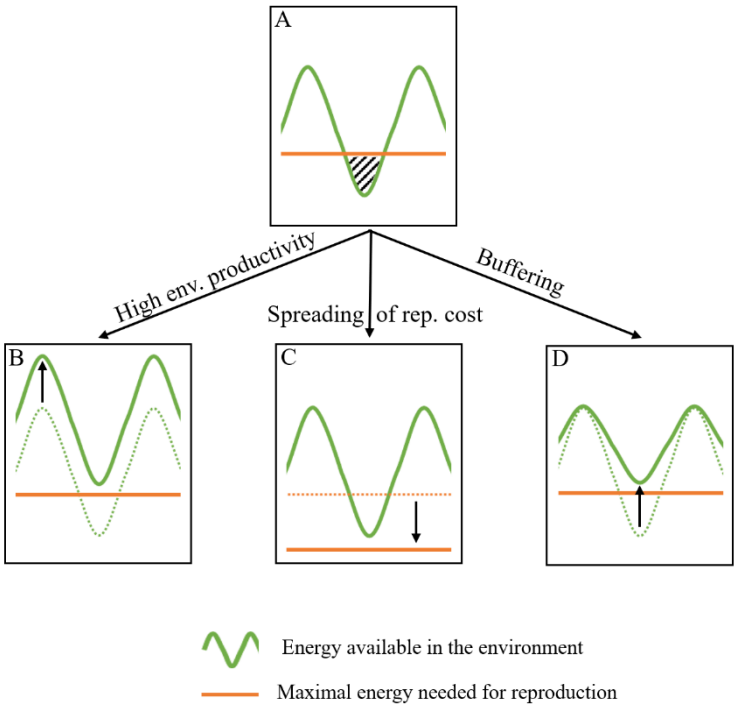


Figure 1: Theoretical representation *of a case where seasonal breeding would be favoured (A), with a time period where the energy available in the environment goes below the maximal amount of energy needed for reproduction (hatched area). Strict non-seasonal breeding, where reproduction can happen at all times, may evolve if this maximal amount is always above the available energy. This can be achieved through a higher environmental productivity (B), a spreading of reproductive costs (C) or by buffering mechanisms at times of food shortage (C), for example through cognitive, ecological or social traits. Figure adapted from van Woerden (2011).*

Objective

In this study, we first test our theoretical framework through a comparative analysis of reproductive seasonality on a dataset with high-resolution quantitative measures of reproductive seasonality from a monophyletic taxonomic group, the order primate. We then extend our analysis to a broader dataset across mammals to evaluate the robustness and generality of these findings. We tested nine hypotheses presented above and listed in Table 1, including two traditional hypotheses stating that reproductive seasonality is more frequent at high latitudes (H1) and where environmental seasonality is marked (H2). We also tested the effect of two additional environmental variables, namely environmental productivity (H3) and unpredictability (H4), both predicted to affect reproductive seasonality negatively. We designed/elaborated an index of the intensity of daily reproductive effort, to test if a more intense reproductive effort favours the emergence of seasonal breeding (H5). We also investigated if three potential buffering mechanisms of environmental seasonality may reduce the intensity of reproductive seasonality, including the number of foraging innovations (Cognitive buffer – H6), diet breadth (Ecological buffer – H7) and allomaternal provisioning (Social buffer – H8). Our last hypothesis states that seasonal breeding is counter-selected in cases where offspring mortality, here indexed by a species exposure to infanticide, largely exceeds adult mortality (H9).

	Hypothesis	**Variable used**	**Predicted relationship**	**Observed relationship (primate dataset)**	**Observed relationship (mammal dataset)**
H1	Latitude	Latitude (absolute value)	Positive	Positive	Positive
H2	Environmental seasonality	Coefficient of variation of rainfall or temperature	Positive	Positive	Negative/Positive*
H3	Environmental productivity	Mean rainfall	Negative	Negative	Negative
H4	Environmental unpredictability	1-P, where P is Colwell's measure of predictability, computed on rainfall data	Negative	Positive	Negative
H5	Intensity of daily reproductive effort	IDRE index (see Methods)	Positive	Positive	Positive
H6	Cognitive buffer	Foraging innovations	Negative	Negative	No relationship
H7	Ecological buffer	Diet breadth	Negative	Negative	Negative
H8	Social buffer	Allomaternal provisioning	Negative	No relationship	No relationship
H9	Mortality of infants relatively to adults	Infanticide by males or females (yes or no)	Negative	No relationship	Negative

Table 1: Summary of the hypotheses, predictions, and results of our tests (continued on next page).

Table 1 (previous page): Summary of the hypotheses, predictions, and results of our tests. *In the last two columns, green writing indicates that observed relationship support our predictions and red is used when they contradict our predictions. We considered that there was no relationship when the 89% confidence interval included zero.*
** When using rainfall data on the whole dataset, we found a negative relationship. We found positive relationships between environmental seasonality and reproductive seasonality when dividing our dataset by latitude (above or under 40°) and by using annual variation in temperature (instead of rainfall) for measuring environmental seasonality at high latitudes, where it is known to be a better vegetation proxy than rainfall (see Methods).*

Methods

Variables used

The complete primate and mammal datasets are presented respectively in Tables S1 and S2.

Reproductive seasonality:

- *Primate dataset: Quantitative data (r)*

A broad literature search was performed to gather high resolution data on reproductive seasonality in primates. We looked for raw data on birth distributions in natural conditions for each primate species. We started with references listed in previous major reviews (Heldstab *et al.*, 2021). We then search for specific data for each species, using Google Scholar with the following entries: “birth” OR “reproduction” and the name of the species, based on the list of primate species from the Mammal Diversity Database (Burgin *et al.*, 2018). We sometimes used alternative or old species names in order to facilitate datasets matching for the analyses (Table S3). For each species, we recorded birth distribution for every population with available data. When several studies where available for the same population we used data from the study with the highest number of births reported. We only collected data from non-provisioned, wild populations. When necessary, we extracted numerical data from graphs using WebPlotDigitizer (Drevon *et al.*, 2017). We computed, for each monthly distribution of births, a quantitative measure of reproductive seasonality using circular statistics, according to the most recent recommendations (Thel *et al.*, 2022) and considering that each birth occurred in the middle of the month (i.e. the 15th of each month). In circular statistics, days of the year are represented as angles on a circle and each birth event is characterised by a vector of length 1 pointing to the day of year when it occurred. By computing the mean vector of all birth events, we can characterise their seasonality: the direction (μ) of the mean vector gives the mean date of birth, while its length (r) defines the intensity of seasonality (r = 0 when births are evenly distributed and r = 1 when they all occur on the same

day). When the matching quantitative measures of reproductive seasonality (r) were given in the literature but the raw data on births was unavailable, we used directly the quantitative measure.

- *Mammal dataset: Categorical data*

*W*e extracted categorical data classifying the extent of seasonality in reproduction provided in previous studies for species from five mammalian orders or suborders: ruminants (Zerbe *et al.*, 2012), Carnivora (Heldstab *et al.*, 2018), lagomorphs (Heldstab, 2021a), rodents (Heldstab, 2021b) and primates (Heldstab *et al.*, 2021). These five studies all classify species into five categories according to their reproductive seasonality in the wild, from highly seasonal to non-seasonal. To facilitate comparison with our other metric of seasonality (r), we reversed the categories order so both metrics would show the highest score when seasonality is strongest. With this re-ordering, the birth distributions associated with the categories can be described as follow (see original studies for additional details and examples): Category 1: constant births throughout the year without a clear preferred season; Category 2: births throughout the year, undulating pattern (preferred seasons possible); Category 3: peak(s) accompanied by a small number of births throughout the year; Category 4: expanded peak (>60 days) or double peak, no births for the rest of the year; Category 5: narrow peak (less than approximately 60 days), no births for the rest of the year.

Latitude:

For the primate dataset, latitude of study site was extracted during the literature search, together with data on reproductive seasonality. For the mammal dataset, latitude, reflecting the average across the species' distribution range, was extracted from the five datasets on reproductive seasonality (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab, 2021b; Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021a).

Environmental variables:

The best proxy for food availability is the amplitude of vegetation variation, which is primarily associated with climatic factors such as precipitation and temperature. Whereas precipitation can accurately predict vegetation growth in tropical habitats, temperature is better suited for high northern latitudes (Nemani *et al.*, 2003; Wu *et al.*, 2015). We therefore use two proxies for food availability: rainfall when latitude is below 40° and temperature otherwise. The environmental variables are extracted from Botero *et al.* (2014) who measured annual data locally

for every cell within a species' range and then averaged across the entire breeding distribution to produce a single mean value per species :

- *Environmental productivity:* mean value
- *Environmental seasonality:* coefficient of variation
- *Environmental unpredictability:* 1-P, where P is Colwell's measure of predictability (Colwell, 1974), an information-theory-based index that ranges from 0 (completely unpredictable) to 1 (fully predictable). This index of predictability has two components, constancy (C) and contingency (M), with P = M+C. Constancy reflect cases where a variable is predictable because its value remains constant throughout the year, while contingency captures cases where the pattern of variation of the variable remains the same for all the years.

Intensity of daily reproductive effort:

The intensity of daily reproductive effort can be conceptualized by the amount of energy per time unit that a female needs to provide in order to sustain reproduction (E_{repro}) (Hamilton *et al.*, 2011). Its main part is used for the growth of offspring and therefore correlates with the overall offspring body mass that is created between conception and the end of lactation:

$$E_{repro} \propto \frac{Littermass}{Gestationlength + Lactationlength} \quad (Equation\ 1)$$

To assess the importance of the energetical cost associated with this amount of energy, it needs to be compared with a non-reproductive basal energy reference (E_{basal}). Basal metabolism is known to be correlated to the 3/4 power of body weight (White *et al.*, 2019)and can therefore be described as follow:

$$E_{basal} \propto Femaleadultmass^{3/4} \quad (Equation\ 2)$$

We therefore defined an index of the intensity of the daily reproductive effort (IRDE) that correlates with $\frac{E_{repro}}{E_{basal}}$, as follow:

$$IRDE = \frac{Littermass}{(Gestationlength + Lactationlength) * Femaleadultmass^{3/4}} \quad (Equation\ 3)$$

Where values of litter size, weaning mass, gestation length, lactation length and female adult mass were taken from Myhrvold *et al.* (2015). Additional values of female adult mass were taken from West and Capellini (2016), using the mean value when both studies gave different values for a same species. Because this index is linearly distributed, we log-transformed it to obtain an allometric scaling, more suited to variables involving body mass (Anderson-Teixeira *et al.*, 2009).

Foraging innovation (cognitive buffer):

For primate species, the number of innovations that occurred in a foraging context was extracted from Navarrete *et al.* (2016) based on a previous study computing examples of innovation, social learning, tool use and extractive foraging in living nonhuman primates (Reader *et al.*, 2011). The number of published articles by species was also extracted and used to control for research effort.

Diet breadth (ecological buffer):

Data on diet was extracted from Gainsbury *et al.* (2019), following a first study by Kissling *et al.* (2014). We kept data on 8 food categories from both plants (leaf, seed, fruit, nectar, root, other) or animals (vertebrate, invertebrate), each associated with a score depending on the frequency of consumption (0: not mentioned; 1: frequently eaten; 2: also eaten; 3: rarely eaten). We combined all these data into a diet breadth index representing the number of categories eaten by a species (regardless of frequency).

Allomaternal provisioning (social buffer):

Data on allomaternal provisioning was extracted from Isler and van Schaik (2012). In this study, a score was created depending on the frequency of allomaternal provisioning: it was set to 1, if active sharing or provisioning of food was usual, to 0.75 if passive sharing was more frequent (70-80%) but active sharing was common (20-30%), to 0.5 if passive sharing was common and active sharing rare, to 0.1 if passive sharing was rare, and to 0.05 if single observations of food sharing or provisioning were reported. Two scores were assigned for each species, one corresponding to the allomaternal provisioning carried out by males and the second by other group members. We combined those two scores into a single one by keeping the maximal value.

Infanticide:

Data on infanticide by males and by females (yes/no) were extracted from Lukas and Huchard (2014) and Lukas and Huchard (2019) and later combined into a single variable describing whether or not infanticide of any sort was observed (by males and females).

Phylogeny

For our two datasets (primates and mammals), we downloaded a credible set of 1000 trees of mammalian phylogenetic history from vertlife.org/phylosubsets/ (June 2023) and used TreeAnnotator (version 1.10.4 in BEAST: (Drummond *et al.*, 2012) to generate a maximum clade credibility (MCC) tree (median node heights and a burn in of 250 trees). We trimmed the tree to match the species in our sample (on a limited number of occasions, where our sample species was not represented in the source phylogeny, we used a sister taxon). We tested the strength of the phylogenetic signal in reproductive seasonality among each dataset using Blomberg's K, where K values close to 0 mean that closely related species are not similar to each other and K values close to 1 means that they are, associated to a p-value (based on 1000 randomizations) assessing whether closely related species are more similar to each other than expected by chance.

Analyses

We performed all analyses in the statistical software R (version 4.0.4; (R Core Team, 2020)). We built separate models for each prediction. For each predictor variable, we excluded from the respective analysis species for which we could not find data. We report the sample size for each analysis. We used a Bayesian approach to build the statistical models and estimated relationships as implemented in the package “rethinking” using the function “ulam” (McElreath, 2020) to fit the models with Markov chain Monte Carlo estimation in stan (Stan Development Team, 2020). We fitted multilevel models that include the shared phylogenetic history as a covariance matrix. Weakly regularizing priors were used for all parameters and we drew 1000 samples from four chains. These posterior samples from each model were used to generate estimates of the overall effect of each predictor. We determined whether a variable had a relationship with the variation in reproductive seasonality when the 89% compatibility estimate of the posterior sample did not cross zero (continuous predictor variable) or if the contrast between levels did not cross zero (categorical predictor variable), indicating that our data show a consistent positive/negative

association. We standardized our continuous predictor variables and for one of them (intensity of daily reproductive effort), we use a logarithmic transformation to evenly distribute values.

The phylogenetic multilevel models we used for most of our analyses take as outcome the reproductive seasonality of species or populations considered, $ReproductiveSeasonality$, which is a continuous variable for the primate dataset and a categorical variable for the mammal dataset. They include the values for the respective predictor variables, $predictor$. From this, we estimate α as the analytical mean (or intercept) of the reproductive seasonality values; and $\beta * predictor$ as the slope β between the predictor variable and the reproductive seasonality values, where we determined whether the estimate of β did or did not cross zero.

For continuous measures of reproductive seasonality (primate dataset), the model in rethinking takes the form:

$$ReproductiveSeasonality \sim MVNormal(\mu, S)$$

Where,

$$\mu = \alpha + \beta * predictor$$

With,

$$\alpha \sim Normal(0,1)$$

$$\beta \sim Normal(0,0.05)$$

And,

$$S = \eta^2 exp(-\rho^2 D)$$

With,

$$\eta^2 = Exponential(1)$$

$$\rho^2 = Exponential(1)$$

The $ReproductiveSeasonality$ values come from an overall distribution, of mean μ and of variance-covariance matrix S. μ depends on the mean α and the relationship with the respective predictor variable $\beta * predictor$. The priors for β are centered around zero assuming that the standardized predictor variable might have no, a negative, or a positive influence. $S_{k[i],l[j]}$ reflects the similarity between the respective species k and l from which the reproductive seasonalities i and j have been reported. S is the variance-covariance matrix of $ReproductiveSeasonality$ reflecting the similarity between all species k and l, where the same species k can appear in multiple rows/columns when there are multiple observed reproductive seasonality from that species. S is a transformation of the squared phylogenetic distance D among all species pairs k, l, which is the sum of the branch lengths separating species pairs *k* and *l* in the

phylogeny, according to a Gaussian process with a multinormal prior with the parameters η^2 (maximum covariance among closely related species) and ρ^2 (decline in covariance as phylogenetic distance increases), whose priors are constrained to be positive.

For categorical measures of reproductive seasonality (mammal dataset), the model in rethinking takes the form:

$$ReproductiveSeasonality \sim DordLogit(\varphi, cutpoints)$$

Where,

$$cutpoints \sim Normal(0,1.5)$$

$$\varphi = \alpha[species] + \beta * predictor$$

With,

$$\beta \sim Normal(0,0.1)$$

And,

$$\alpha \sim MVNormal(0, S)$$

Where,

$$S = \eta^2 exp(-\rho^2 D)$$

With,

$$\eta^2 = Exponential(1)$$

$$\rho^2 = Exponential(1)$$

The $ReproductiveSeasonality$ values are modelled with the $DordLogit$ function from the rethinking package, used to compute ordered categorical log-odds probability densities (commonly known as an "ordered logit"). It assumes that the five categories reflecting the extent of reproductive seasonality are ordered from lowest to highest, but that the distances among them (the probability to change from one category to the next) are not identical. The $cutpoints$ are the log-odds intercepts for each of the average probabilities of the different categories (summing to a total probability of one), and φ is the linear model of the respective predictor influencing the log-odds. φ depends on the relationship with the respective predictor variable $\beta * predictor$, with the priors for β centered around zero assuming that the predictor variable might have no, a negative, or a positive influence on reproductive seasonality. φ also reflects on similarities among related species through its intercept α, which follows an overall distribution centered on zero, with the covariance $S_{k[i],l[j]}$ integrating the similarity between the respective species k and l from which the reproductive seasonalities i and j have been reported. S is the variance-covariance matrix of $ReproductiveSeasonality$ reflecting the similarity between all

species k and l, where the same species k can appear in multiple rows/columns when there are multiple observed reproductive seasonality from that species. *S* transforms the squared distance D among all species pairs k, l from the phylogeny according to a Gaussian process with a multinormal prior with the parameters η^2 (maximum covariance among closely related species) and ρ^2 (decline in covariance as phylogenetic distance increases), whose priors are constrained to be positive.

Results

Data description

Primate dataset

We collected r-values of reproductive seasonality for 132 populations from 93 primate species during our literature search (Fig. 2, Table S2-S3). Their spatial repartition ranged between latitudes 34°27' S and 36°27'N (Fig. S1). *Cercopithecidae* represented 52% of the populations sampled, when they represent only 33% of all primate species. Conversely, *Cheirogaleidae* (42 species), *Lepilemuridae* (25 species) and *Pitheciidae* (56 species) were underrepresented with respectively 0, 0 and 2 populations in our (Fig. 2, S2). There was a significant phylogenetic signal for reproductive seasonality among the dataset (Blomberg's K = 0.127, p-value = 0.002), with for example lemurs (*Lemuridae* and *Indriidae*) that are all very seasonal, but the extent of seasonality can nevertheless differ dramatically even among closely related species (e.g. *Macaca* genus) (Fig. 2).

Mammal dataset

Categorical data on reproductive seasonality were gathered from previous studies for 633 mammal species, from 5 different order or suborders: Carnivora (N=99), Lagomorpha (N=66), Primates (N=117), Rodentia (N=263) and Ruminantia (N=88) (Fig. 3, S3, Table S1). Primates were the least seasonal order, with only 38% of the species with a high seasonality (categories 4 and 5), against 59% for the non-primate mammals. On the contrary, the Carnivora order was the most seasonal with 72% of species highly seasonal. All taxonomic groups latitudinal ranges were well distributed, to the exception of primates that are concentrated around the tropics (Fig. S4). There was a significant phylogenetic signal for reproductive seasonality among the dataset (Blomberg's

K = 0.116, p-value = 0.001). Overall, between the two datasets (primates and mammals), 148 primate species were studied: 61 in both datasets, 32 in the primate dataset only and 56 in the mammal dataset only (Fig. S5). The two measures of reproductive seasonality amongst the two datasets (continuous or categorical) were well correlated for the 95 populations of 61 species belonging to both datasets (Fig. S6).



Figure 2: Phylogenetic distribution of the r-values of reproductive seasonality in our primate dataset, *ranging from 0.02 for the least seasonal species (Papio hamadryas) to 0.985 for the highest seasonality (Eulemur rufus). In this graph, r-values of reproductive seasonality were averaged when several populations of a same species were available. About half of the species sampled were Cercopithecidae (45 species out of 93). Reproductive seasonality varies widely among almost all primate families with the exception of lemurs (Lemuridae and Indriidae) that are highly seasonal.*

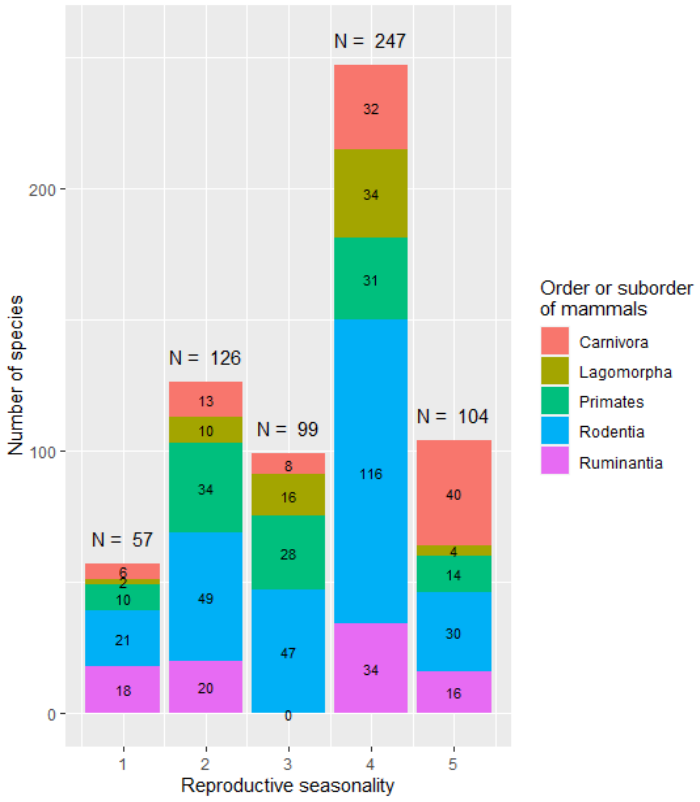


Figure 3: Categorical data of reproductive seasonality for 633 mammalian species, *ranging from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal), and their repartitions among five mammalian order or suborder: Carnivora, Lagomorpha, Primates, Rodentia, Ruminantia.*

Test of hypotheses

We tested all nine hypotheses on both datasets, using a continuous measure of reproductive seasonality (r ranging from 0 to 1) on the primate-restricted dataset (Fig. 4 and 6), and using a categorical measure of seasonality (from 1 to 5) on the mammal dataset (Fig. 5 and 7). A summary of the results for each dataset together with our initial predictions are presented in Table 1.

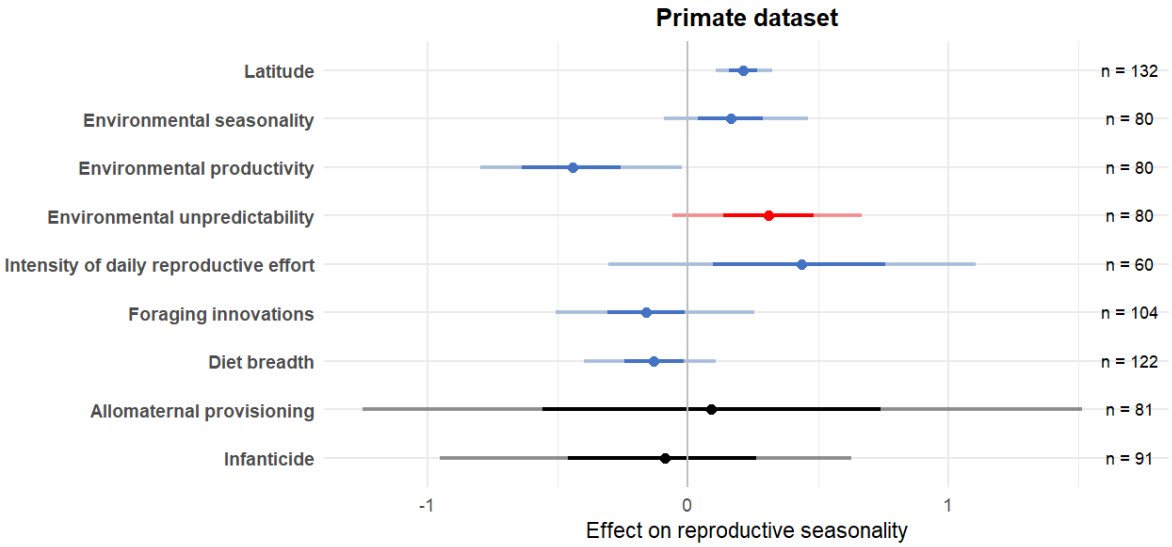


Figure 4: Main predictors of reproductive seasonality in the primate dataset. *The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Positive values indicate a positive relationship (the higher the predictor, the more intense the seasonality of reproduction) while negative values indicate a negative relationship (the higher the predictor, the less intense the seasonality of reproduction). Blue and red colours indicate that a significant relationship was observed (89% interval do not include zero), and is either in accordance with our predictions (blue) or in disagreement (red). Black indicates relationships that are not significant (89% interval includes zero). The number of populations for which data were available and used for each predictor are given on the right side of the graph.*

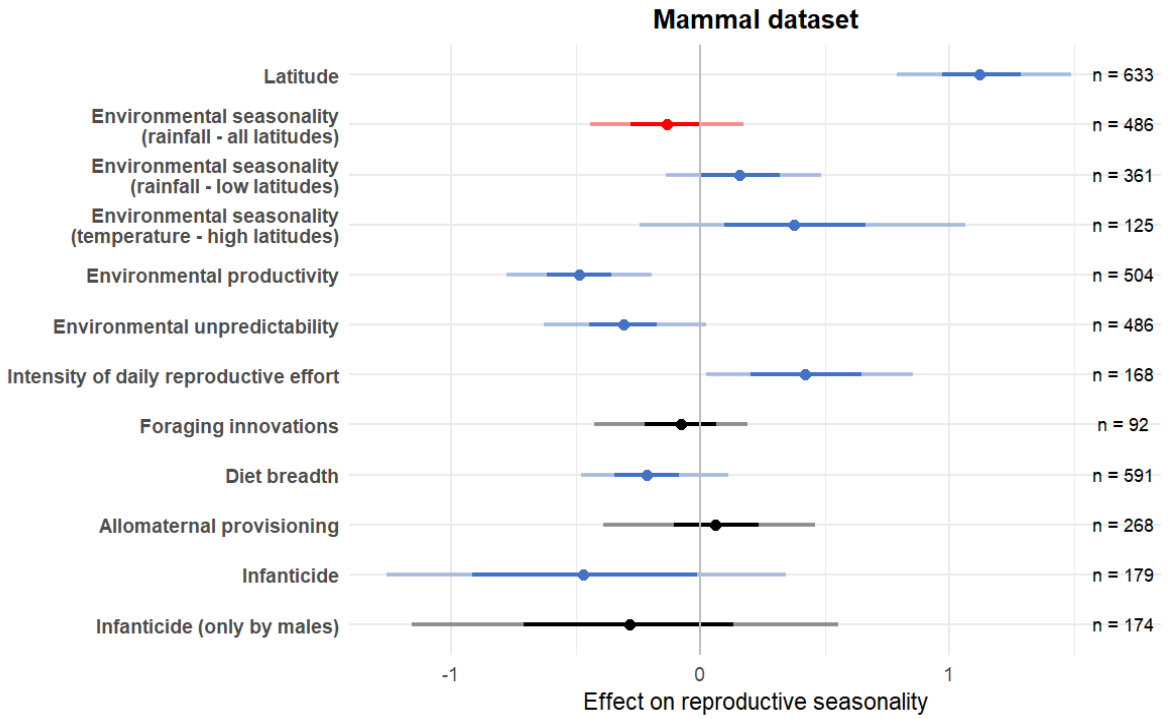


Figure 5: Main predictors of reproductive seasonality in the mammal dataset*. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Positive values indicate a positive relationship (the higher the predictor, the more intense the seasonality of reproduction) while negative values indicate a negative relationship (the higher the predictor, the less intense the seasonality of reproduction). Blue and red colours indicate that a significant relationship was observed (89% interval do not include zero), and is either in accordance with our predictions (bluer) or in disagreement (red). Black indicates relationships that are not significant (89% interval includes zero). Data about foraging innovations were available only for primates, therefore the associated effect is not representative of the diversity of mammals present in the dataset. The number of species for which data were available and used for each predictor are given on the right side of the graph.*

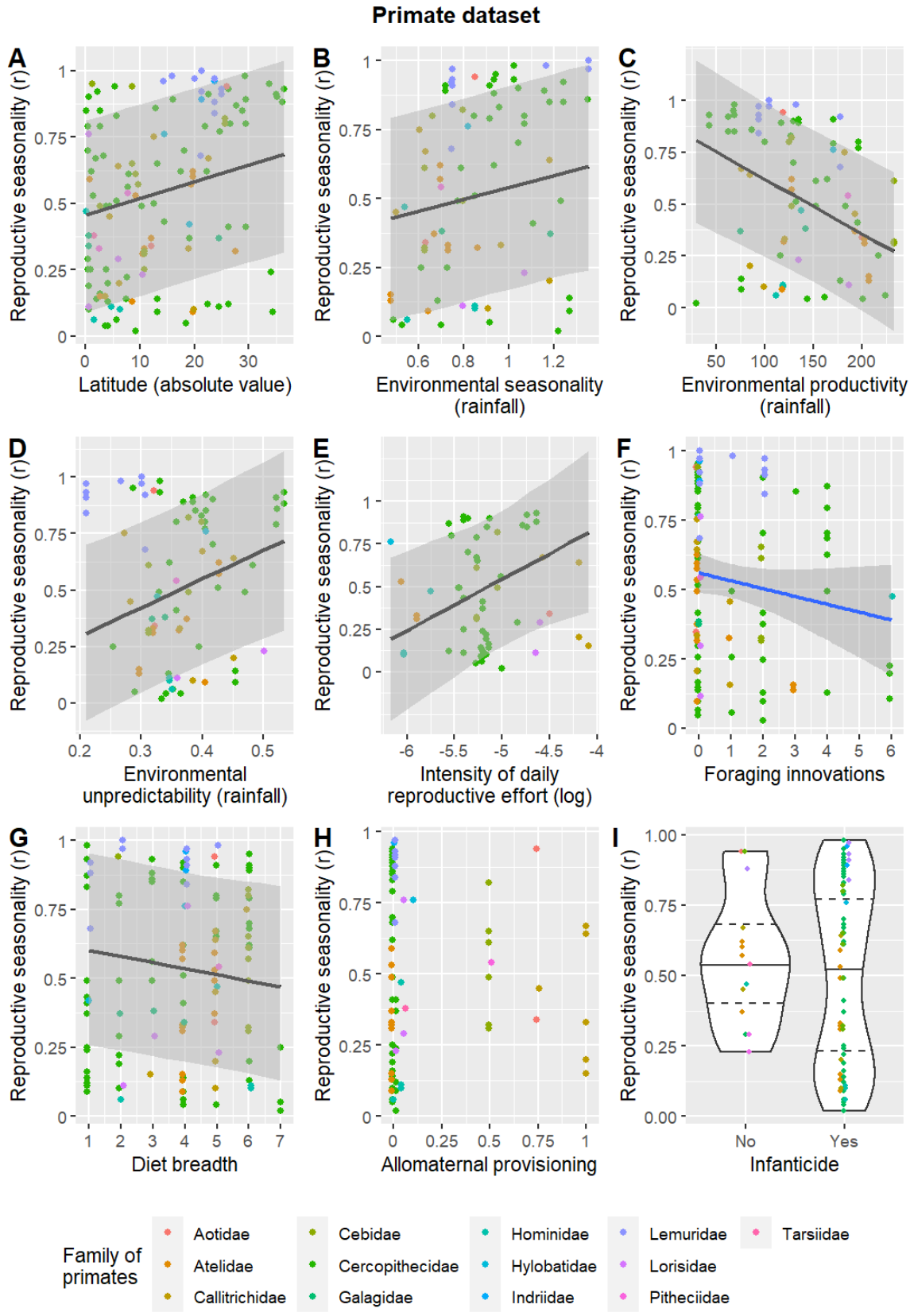


Figure 6: Relationship between the main predictors investigated (A-I) and reproductive seasonality in the primate dataset. *Reproductive seasonality is represented by r, going from 0 (births are equally distributed) to 1 (all births occur on the same day). Points represent the raw values observed for each population within the dataset, their colours indicating the associated family of primates. For a better visualisation, points are dodged when overlapping. For predictors with a significant association with reproductive seasonality, the black lines represent the relationship as predicted by the rethinking models, with grey area giving the 89% confidence interval. The blue line (panel F) is a basic regression line.*

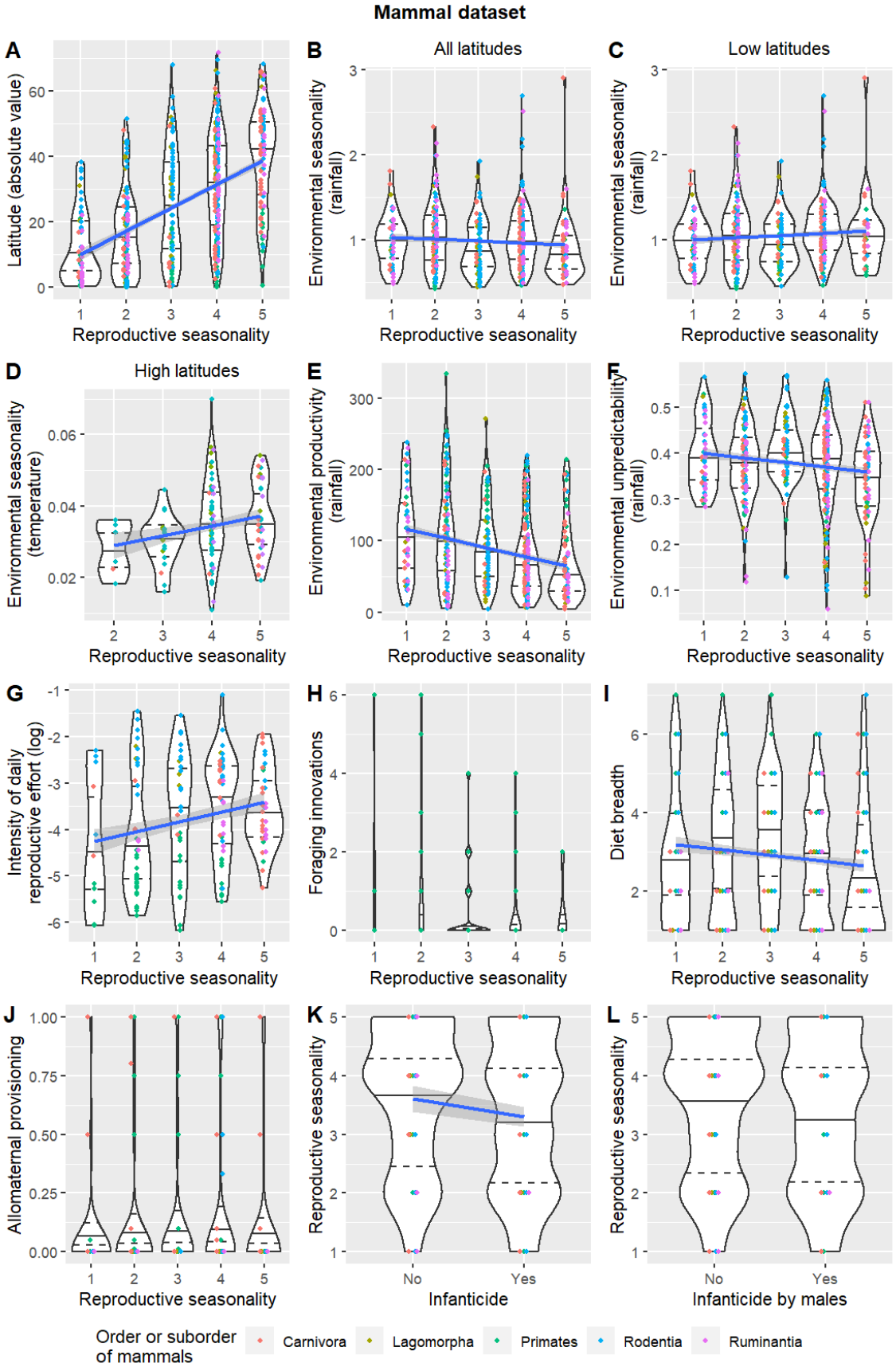


Figure 7: Relationship between the main predictors investigated (A-L) and reproductive seasonality in the mammal dataset (continued on next page)

Figure 7 (previous page): Relationship between the main predictors investigated (A-L) and reproductive seasonality in the mammal dataset. *Reproductive seasonality is represented by 5 categories, going from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualisation, points are dodged when overlapping. For predictors with a significant association with reproductive seasonality, the blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval (95%). Data about foraging innovations were available only for primates, therefore the associated effect is not representative of the diversity of mammals present in the dataset.*

1. Substantial support for the ecological hypotheses (H1-4).

Absolute latitude (distance to equator) was positively associated with the intensity of reproductive seasonality both in the primate dataset (Fig. 4 and 6A, 89% interval: [0.16;0.27]) and in the mammal dataset, where it was the predictor most strongly associated with reproductive seasonality (Fig. 5 and 7A, 89% interval: [0.97;1.29]). This positive relationship was also observed within each order or suborder present in the mammal dataset (Fig. S7).

Environmental seasonality, measured as the coefficient of variation of rainfall, was also positively associated with reproductive seasonality in the primate dataset (Fig. 4 and 6B, 89% interval: [0.04;0.29]), but was negatively associated in the mammal dataset (Fig. 5, 7B, 89% interval: [-0.28;0.00]). No clear relationship was observed when looking at each mammalian order or suborder separately (Fig. S8, all 89% intervals include zero). However, when keeping only mammals living in relatively low latitudes (i.e. absolute latitudes under 40°), a positive relationship was again observed (Fig. 5 and 7C, 89% interval: [0.00;0.32]). For mammals with a high latitudinal range, reproductive seasonality was positively related to environmental seasonality, when measured as the coefficient of variation of temperature (Fig. 5 and 7D, 89% interval: [0.10;0.66]).

Environmental productivity, measured as the mean rainfall, was negatively associated with seasonality of reproduction in both the primate (Fig. 4, 6C, 89% interval: [-0.64;-0.26]) and the mammal datasets (Fig. 5, 7E and S9A, 89% interval: [-0.62;-0.36]). This association was robust when looking at mammals living at low versus high latitudes (Fig. S9) or at each mammalian order or suborder (Fig. S10).

Results are mixed regarding environmental unpredictability, measured as 1-P where P is Colwell's measure of predictability, using rainfall data. The relationship with reproductive seasonality was indeed positive for primates (Fig.4 and 6D, 89% interval: [0.14;0.48]) but negative for mammals (Fig. 5, 7F and S11A, 89% interval: [-0.45;-0.18]), for the subset of mammals living in low latitudes (Fig. S11B, 89% interval: [-0.39;-0.08]) and for lagomorphs (Fig. S12, 89% interval: [-1.56;-0.60]). The other orders or suborders also showed a negative relationship but which was not significant (Fig. S12, all 89% interval cross zero), including for primates (89% interval: [-0.62;0.07]). However, when considering mammals living at high latitudes while computing environmental

unpredictability using temperature data, the relationship with seasonality of reproduction was again positive (Fig. S11C, 89% interval: [0.13;0.71]).

2. **Strong support for the daily reproductive energy expenditure hypothesis (H5***)*

A positive relationship was observed between the logarithm of the intensity of daily reproductive effort and reproductive seasonality in both the primate dataset (Fig. 4 and 6E, 89% interval: [0.09;0.76]) and the mammal dataset (Fig. 5 and 7G, 89% interval: [0.20;0.65]). A similar relationship was observed for primates within the mammal dataset (Fig. S13, 89% interval: [0.53;1.48]) but the relationship was not significant for the other orders or suborders (89% intervals all include zero), with even a slight negative tendency for lagomorphs, rodents and ruminants.

3. **Partial support for the buffer hypotheses (H6-8)**

Overall, there was a negative relationship between the number of foraging innovations observed in a primate species and its reproductive seasonality, when controlling for the number of studies. This relationship was significant in the primate dataset (Fig. 4 and 6F, 89% interval: [-0.31:-0.01]), but not in the mammal dataset (Fig. 5 and 7H, 89% interval: [-0.22;0.06]). The data was not available for the other mammalian orders or suborders. For this analysis and to simplify results visualisation, we removed outliers species with high numbers of foraging innovations (above 14), but including them did not change the results in the primate dataset (89% interval: [-0.15;-0.01]) nor on the mammal dataset (89% interval: [-0.11;0.12]).

Diet breadth was negatively associated with reproductive seasonality in primates (Fig. 4 and 6G, 89% interval: [-0.25;-0.02]) and in mammals (Fig. 5 and 7I, 89% interval: [-0.35;-0.09]). A similar relationship was observed for primates within the mammal dataset (Fig. S14, 89% interval: [-0.62;-0.07]) even though the relationship was not significant for the other orders or suborders (89% intervals all include zero), with even a slight negative tendency for carnivora.

No relationship was found between allomaternal provisioning and reproductive seasonality in primates (Fig. 4 and 6H, 89% interval: [-0.56;0.74]), mammals (Fig. 5 and 7J, 89% interval: [-0.11;0.23]) or either of the mammalian orders or suborders (Fig. S15), even though a negative tendency was observed for Carnivora (89% interval: [-0.56;0.17]).

4. **Partial support for the mortality hypothesis (H9)**

The occurrence of infanticide by males or females was negatively associated with reproductive seasonality in mammals (Fig. 5 and 7K, 89% interval: [-0.92;-0.01]), but only a negative tendency was observed using the primate dataset (Fig. 4 and 6I, 89% interval: [-0.44;0.27]), or for the primates and Carnivora groups within the mammals dataset (Fig. S16, primates 89% interval: [-0.83;0.44] and Carnivora 89% interval: [-1.46;0.07]). The tendency was slightly positive for rodents while not enough data was available for lagomorphs and ruminants (Fig. S16). When investigating the effect of infanticide by males alone within the mammal dataset, as a control, the relationship was lost (Fig. 5 and 7L).

Discussion

Effect of environmental variables

A clear positive association between reproductive seasonality and latitude (H1), as a combination of the effects of environmental seasonality (H2) and environmental productivity (H3)

The positive effect of latitude on reproductive seasonality was clear in both datasets (H1) and these results replicate those of many previous studies (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab, 2021a, 2021b; Heldstab *et al.*, 2021). The effect of latitude was almost twice as important as any other determinant in the mammal dataset (Fig. 5). In primates, which are essentially living in the tropics (Fig. S4), the effect of latitude was still clear but less pronounced, probably reflecting the reduced latitudinal range in this dataset (Fig. S1). The effect of environmental seasonality, of which latitude is often considered to be a proxy, was clear on the primate dataset but less straightforward within the mammal dataset, when measured as the coefficient of variation of rainfall. In high latitudes, using temperature as a proxy of environmental variations proved more suitable than using rainfall, as it is a better proxy of vegetation growth (and by extension of food availability) (Nemani *et al.*, 2003; Wu *et al.*, 2015). With this latitudinal dichotomy of the dataset, the positive effect of environmental seasonality on reproductive seasonality remained present. While environmental seasonality is usually cited as the main determinant of reproductive seasonality in the literature (Di Bitetti & Janson, 2000; Janson & Verdolin, 2005; English *et al.*, 2012), our results reveal that its effect is considerably weaker than

the effect of latitude alone, indicating that the effect of latitude on reproductive seasonality is not solely mediated by environmental seasonality.

In line with this, environmental seasonality is not the only parameter that varies with latitude: environmental productivity also decreases with increasing distance to the equator. The negative effect of environmental productivity on reproductive seasonality that we found (H3) could therefore contribute, together with the positive effect of environmental seasonality, to the global effect of latitude. An environment of higher productivity (e.g. tropical forests) could indeed provide enough energy to sustain reproduction all year round and decrease reproductive seasonality. Environmental productivity has not been given much attention previously, when studying reproductive seasonality, but some studies have investigated the effect of mean temperature and have found a negative relationship with reproductive seasonality, even when correcting for latitude (Heldstab, 2021a, 2021b; Heldstab *et al.*, 2021). A modelling study has also previously showed that a change in productivity alone could indeed modify reproductive seasonality, regardless of the environmental seasonality (Burtschell *et al.*, 2023). This dual effect of environmental productivity and seasonality is further supported in our results: in addition to the moderate effect of environmental seasonality discussed above, productivity has a stronger effect on reproductive seasonality than either latitude or environmental seasonality in the primate dataset (Fig. 4). In tropical habitats, where both tropical forests and deserts can be found, latitude is a poor descriptor of the environment experienced by species and productivity explains more variation in reproductive seasonality than environmental seasonality or latitude.

Mixed effects of environmental unpredictability (H4)

This study does not provide conclusive results regarding the effect of environmental unpredictability (H4). As predicted, we found a significant relationship in the mammal dataset, that was even stronger when looking at lagomorphs alone, but this relationship turned positive in the primate dataset. Yet, this positive relationship was not replicated when running the analyses on the primate subset of the mammal dataset. Environmental unpredictability has generally been overlooked in previous studies of reproductive seasonality, and the few existing studies give mixed results. In line with our prediction, a comparative study on 38 ungulate species using Colwell's predictability index (English *et al.*, 2012) and a modelling study, based on yellow baboons (*Papio cynocephalus*) and using a metric based on the decomposition of NDVI variation between within-year (seasonal) and year-to-year (unpredictable) variations (Burtschell *et al.*, 2023) found that unpredictability decreased birth synchrony (English *et al.*, 2012). On the other hand, a study on

chacma baboons (*Papio ursinus*) using the same decomposition metric (Dezeure *et al.*, 2023) and a study on red deer (*Cervus elaphus L.*), using Colwell's index (Loe *et al.*, 2005) found no effect of unpredictability on birth phenology.

These mixed effects could be due to the fact that in each case, the metric used to describe environmental unpredictability also encapsulates part of the concept of environmental seasonality. It is the case with the decomposition of seasonal versus non-seasonal variation, where non-seasonal variation could be in part predictable (Burtschell *et al.*, 2023), but it is also true with Colwell's index of predictability (Colwell, 1974). Indeed, Colwell's measure of predictability is the sum of two components. First, constancy (C), which describes how similar the values are across an entire time series, captures the opposite of our metric of environmental seasonality, which is the coefficient of variation of the rainfall time series. And indeed, some part of the variation used to compute environmental seasonality is surely unpredictable. The second component of Colwell's index of predictability is contingency (M), which describes to what extent a time series follows the same pattern each year. This component is also obviously related to seasonality, and some studies directly interpret it as such, stating that Colwell's contingency is a measure of seasonality (Loe *et al.*, 2005; English *et al.*, 2012). In the end, environmental unpredictability and seasonality seem to be much more interrelated than we thought, making the two effects much more difficult to disentangle.

For primates, it is possible that contingency (M) is very low, as they live in the tropics. In this case, Colwell's index of predictability (P = M+C) could be approximated by constancy alone (C). Therefore, our measure of unpredictability (1-P) would be close to 1-C and would capture the same thing than our measure of environmental seasonality (coefficient of variation). This artefact could explain why we found a positive relationship between environmental unpredictability and reproductive seasonality in the primate dataset.

Determinants of reproductive seasonality in species with slow life history

Spreading of reproductive effort leads to lower reproductive seasonality (H5), especially in already slow-living species

The positive relationship between the intensity of daily reproductive effort and reproductive seasonality was significant in both datasets (H5), and consistent with a previous modelling study simulating reproduction in a long-lived primate, that showed that a slightly

highest daily growth rate in offspring increased drastically reproductive seasonality of mothers (Burtschell *et al.*, 2023). The effect of variables linked with our index (litter size, number of litters per year, gestation length, weaning age, adult body mass) have also been investigated separately in previous studies (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab, 2021a, 2021b; Heldstab *et al.*, 2021). Individually, most of them had no effect on the intensity of birth seasonality, with only a few exceptions for some taxonomic groups. In line with our results, gestation length was negatively associated with reproductive seasonality in ruminants, Carnivora and primates (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021; Owen-Smith & Ogutu, 2013b) as well as weaning age in rodents (Heldstab, 2021b). Effects of adult body mass and litter size (respectively negative and positive) were also found in lagomorphs (Heldstab, 2021a), consistently with our results. Lastly, in rodents and lagomorphs, one of the strongest effect observed on reproductive seasonality was the positive effect of the number of litter per years (Heldstab, 2021b, 2021a), that could be seen as a "mass-free" index of the intensity of daily reproductive effort, even though the observed relationship could be mostly due to the fact that species with multiple litters per year can hardly be highly seasonal. All these results concur with the positive relationship that we found between our index of the intensity of daily reproductive effort and reproductive seasonality and support our hypothesis according to which spreading of reproductive effort leads to non-seasonal breeding.

Despite these concurring findings in several mammalian subgroups, our analyses did not show any significant relationship at the level of mammalian orders or suborders, with the exception of primates, which showed an even higher effect than the one observed in the whole dataset (Fig. S13). We suggest that spreading reproductive effort is effective to switch from seasonal to non-seasonal reproduction only in slow living species, with a low daily energetic investment in reproduction, as shown in a previous study (Burtschell *et al.*, 2023). This could explain the difference in reproductive seasonality observed in closely related species. In species with a faster life history, reproductive effort is probably too high to allow such a transition; the decrease required would be too important.

Primates with a higher number of foraging innovations tend to reproduce less seasonally (H6)

We only had data on primate species to test our "cognitive buffer" hypothesis (H6), stating that more foraging innovations in a species would be associated with a lower breeding seasonality. This negative relationship was found using both datasets but only significant in the primate dataset, despite a similar sample size. Although it would be interesting to test this hypothesis on

other mammalian orders, primates are characterized by exceptional cognitive skills compared to other mammals (Herculano-Houzel *et al.*, 2015) thus is arguably the most appropriate order to test this hypothesis. The loss of significance in the mammal dataset could be due to a lower resolution in the measure of reproductive seasonality (categorical instead of continuous data), but could also be a sign that the relationship between innovative abilities, in general, and reproductive seasonality are more complex. Co-evolutionary dynamics are likely between these two traits, where the conditions allowing to sustain year-round reproduction may also help to finance larger brains (van Woerden, 2011). The relationship between brain size and environmental seasonality is, nevertheless, complex (van Woerden *et al.*, 2012). On the one hand, cognitive abilities buffer environmental seasonality, allowing species to colonize seasonal habitats. On the other hand, those same habitats pose energetic constraints that limit the evolution of a larger brain.

A larger diet breadth favours non-seasonal breeding, especially in slow-living species (H7)

Diet breadth was negatively associated with reproductive seasonality in both datasets, confirming our "ecological buffer" hypothesis, namely that a larger diet breadth would buffer the seasonality of the environment, thus contributing to extend the time period during which reproduction was sustainable and ultimately favouring non-seasonal breading (H7). However, these results were not replicated for other mammalian orders or suborders, including rodents, where the association was also tested in a previous study (Heldstab, 2021b). This suggests that, here again, the buffering effect of a larger diet could be restricted to slow-living species, where only a small change is needed to shift from seasonal to non-seasonal breeding.

Infanticide might promote non-seasonal reproduction (H9), especially in slow-living species where adult mortality is already low

Infanticide by males or females was found to be associated with lower reproductive seasonality (H9) in both datasets but the relationship was significant only in the mammal dataset. No significant relationship was observed when looking at each order separately, just a negative tendency for Carnivora and primates and a positive one for rodents. There were not enough species where infanticide was observed in lagomorphs and ruminants to conclude. In rodents, the absence of a negative association is not surprising, as fast-living species experience a high rate of both adult and juvenile mortality (Bielby *et al.*, 2007). Therefore, the presence or absence of infanticide is expected to have a very limited effect on the ratio between adult and juvenile mortality, even if infanticide de facto only affects juveniles. On the contrary, when species

reproduce slowly and have already spread their reproductive effort, a secondary increase of offspring mortality (relative to adult mortality) increases the costs of reproductive seasonality and may actually be the ultimate trigger of the switch to reproductive non-seasonality. Indeed, an increase in offspring mortality only affects the costs for seasonal reproduction if it translates into the failure of an entire reproductive event, with no offspring left in the litter. In this case, non-seasonal breeders could initiate a new reproductive attempt immediately after the failed one, while seasonal breeders would have to wait for the next reproductive season. Such a reproductive loss is systematic in slow-living species who only have one offspring at a time as most large primates, and may occur in litter-bearing species when the whole litter disappears, which can be the case in infanticide events (Lukas & Huchard, 2014), such as in banded mongooses (Gilchrist, 2006).

In the literature, a negative association between infanticide by males and reproductive seasonality has often been found (Brockman & van Schaik, 2005; Lukas & Huchard, 2014; Brasington *et al.*, 2022), with infanticide occurring only in non-seasonal breeders. Indeed, infanticide is beneficial for males when it accelerates female's return to cycle, which won't occur if females reproduce seasonally and have to wait for the next breeding season. In this study, we found that infanticide, whether it's committed by males or females, was significantly associated with non-seasonality in mammals. In contrast, infanticide by males alone was not found to be significantly associated to non-seasonality, in contrast to previous studies (Brockman & van Schaik 2005, Lukas & Huchard 2014). This supports our alternative hypothesis, stating that infanticide favours non-seasonal breeding because it increases offspring mortality in comparison to adult mortality. Infanticide could therefore favour non-seasonal reproduction, with co-evolutionary dynamics where non-seasonal breeding in turn favouring male infanticide.

Effect of sociality

***No association* between allomaternal provisioning and reproductive seasonality (H8)**

Contrary to the predictions of the "social buffer" hypothesis (H8), we found no significant effect of allomaternal provisioning on reproductive seasonality, and even a slight positive tendency although we expected that allomaternal provisioning would buffer the costs of environmental seasonality by alleviating the costs of reproducing during the lean season, thus favouring non-seasonal breeding. The social buffering of reproductive costs may however occur

via additional channels such as allonursing, and other forms or cooperative breeding that were not considered here. Cooperative breeding has indeed previously been found as a strategy to buffer environmental variations and cope with unpredictable environments in African birds, where it was also associated with environmental seasonality (Rubenstein & Lovette, 2007). Habitats of cooperative breeders were also found to be environments of low productivity, in addition to a high seasonality and unpredictability (Lukas & Clutton-Brock, 2017). These results are in line with our "social buffer" hypothesis: cooperative breeding could indeed be associated with non-seasonal breeding in seasonal, unpredictable and unproductive environments, and this hypothesis might need to be tested with a more inclusive proxy.

Conclusion

This study sheds new light on the evolution of reproductive seasonality by proposing and testing a new theoretical framework. Nine hypotheses were tested by conducting comparative analyses at different taxonomic scales (across mammals, and in primates only). We showed that ecological factors played a major role in the evolution of seasonal breeding. But in contrast to previous assumptions, seasonality was not the only environmental factor at work, and productivity was also of key importance. Results were mixed regarding environmental unpredictability and further work is needed to disentangle its effects from those of environmental seasonality. We further confirmed the results of a recent modelling study by showing that non-seasonal breeding can be achieved through a temporal spreading of reproductive effort, using empirical data at different taxonomic scales. A major novelty of our work consisted in showing that behavioural strategies, including foraging innovations and a generalist diet, can help species to buffer environmental seasonality by reducing the costs of reproducing during the lean season, thus favouring non-seasonal breeding. Lastly, in contrast with traditional views presenting nonseasonal breeding as a pre-requisite to the evolution of infanticide by males, our results suggest an alternative, reverse evolutionary scenario. Altogether, these results largely support our theoretical framework, and considerably extend our understanding of the evolution of reproductive phenology in mammals.

Acknowledgment

We are very grateful to Marie Riffis, Suzie Tallon, Julien Offresson, Fantine Benoit and Amandine Merenciano for their help in collecting the data. Lugdiwine Burtschell thanks

AgroParisTech for the financial support. This work was supported by the ANR grant ANR ERS-17-CE02-0008, 2018-2021 awarded to Elise Huchard.

References

Altmann, S.A. (1998) Foraging for survival: Yearling baboons in Africa. University of Chicago Press: Chicago.

Anderson-Teixeira, K.J., Savage, V.M., Allen, A.P. & Gillooly, J.F. (2009) Allometry and Metabolic Scaling in Ecology. *eLS*. Available from: https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0021222.

Baker, J.R. (1938) The evolution of breeding seasons. In: Beer, G.R. de (Ed.) *Evolution. Essays on aspects of evolutionary biology.*, pp. 161–177.

Bielby, J., Mace, G.M., Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Gittleman, J.L. & Jones, K.E. et al. (2007) The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. *The American Naturalist*, 169(6), 748–757. Available from: https://doi.org/10.1086/516847.

Botero, C.A., Dor, R., McCain, C.M. & Safran, R.J. (2014) Environmental harshness is positively correlated with intraspecific divergence in mammals and birds. *Molecular Ecology*, 23(2), 259–268. Available from: https://doi.org/10.1111/mec.12572.

Brasington, L.F., Kulick, N.K., Hogan, J.D., Fedigan, L.M. & Jack, K.M. (2022) The impact of alpha male replacements on reproductive seasonality and synchrony in white-faced capuchins (Cebus imitator). *American Journal of Biological Anthropology*, 179(1), 60–72. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.24579.

Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) (2005) *Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge University Press: New York.

Bronson, F.H. (1985) Mammalian reproduction: an ecological perspective. *Biology of Reproduction*, 32(1), 1–26. Available from: https://doi.org/10.1095/biolreprod32.1.1.

Burgin, C.J., Colella, J.P., Kahn, P.L. & Upham, N.S. (2018) How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1–14. Available from: https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147.

Burtschell, L., Dezeure, J., Huchard, E. & Godelle, B. (2023) Evolutionary determinants of reproductive seasonality: A theoretical approach. *Peer Community Journal*, 3. Available from: https://doi.org/10.24072/pcjournal.286.

Colwell, R.K. (1974) Predictability, Constancy, and Contingency of Periodic Phenomena. *Ecology*, 55(5), 1148–1153. Available from: https://doi.org/10.2307/1940366.

Côté, S.D. & Festa-Bianchet, M. (2001) Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, 127(2), 230–238. Available from: https://doi.org/10.1007/s004420000584.

Courtalon, P., Bó, R.F., Spina, F., Jiménez, N., Cantil, L. & Fernández, R. et al. (2015) Reproductive ecology of coypu (Myocastor coypus Molina, 1782) in the Middle Delta of the Paraná River,

Argentina. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasleira De Biologia*, 75(1), 30–38. Available from: https://doi.org/10.1590/1519-6984.06813.

Dezeure, J., Baniel, A., Carter, A., Cowlishaw, G., Godelle, B. & Huchard, E. (2021) Birth timing generates reproductive trade-offs in a non-seasonal breeding primate. *Proceedings. Biological Sciences*, 288(1950), 20210286. Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0286.

Dezeure, J., Burtschell, L., Baniel, A., Carter, A.J., Godelle, B. & Cowlishaw, G. et al. (2023) Evolutionary Determinants of Nonseasonal Breeding in Wild Chacma Baboons. *The American Naturalist*, 201(1), 106–124. Available from: https://doi.org/10.1086/722082.

Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2000) When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. *American Journal of Primatology*, 50(2), 109–130. Available from: https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200002)50:2<109::AID-AJP2>3.0.CO;2-W.

Drevon, D., Fursa, S.R. & Malcolm, A.L. (2017) Intercoder Reliability and Validity of WebPlotDigitizer in Extracting Graphed Data. *Behavior Modification*, 41(2), 323–339. Available from: https://doi.org/10.1177/0145445516673998.

Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D. & Rambaut, A. (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8), 1969–1973. Available from: https://doi.org/10.1093/molbev/mss075.

English, A.K., Chauvenet, A.L.M., Safi, K. & Pettorelli, N. (2012) Reassessing the determinants of breeding synchrony in ungulates. *PloS One*, 7(7), e41444. Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041444.

Gainsbury, A.M., Tallowin, O.J.S. & Meiri, S. (2019) *Data from: An updated global dataset for diet preferences in terrestrial mammals: testing the validity of extrapolation*. Available from: https://doi.org/10.5061/DRYAD.QD450.

Gilchrist, J.S. (2006) Female eviction, abortion, and infanticide in banded mongooses (Mungos mungo): implications for social control of reproduction and synchronized parturition. Behavioral ecology : official journal of the International Society for Behavioral Ecology, 17(4), 664–669. Available from: https://doi.org/10.1093/beheco/ark012.

Groenewoud, F. & Clutton-Brock, T. (2021) Meerkat helpers buffer the detrimental effects of adverse environmental conditions on fecundity, growth and survival. Journal of Animal Ecology, 90(3), 641–652. Available from: https://doi.org/10.1111/1365-2656.13396.

Hamilton, M.J., Davidson, A.D., Sibly, R.M. & Brown, J.H. (2011) Universal scaling of production rates across mammalian lineages. Proceedings. Biological Sciences, 278(1705), 560–566. Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1056.

Heldstab, S.A. (2021a) Habitat characteristics and life history explain reproductive seasonality in lagomorphs. *Mammalian Biology*, 1–19. Available from: https://doi.org/10.1007/s42991-021-00127-0.

Heldstab, S.A. (2021b) Latitude, life history and sexual size dimorphism correlate with reproductive seasonality in rodents. *Mammal Review*, 51(2), 256–271. Available from: https://doi.org/10.1111/mam.12231.

Heldstab, S.A., Müller, D.W.H., Graber, S.M., Bingaman Lackey, L., Rensch, E. & Hatt, J.-M. et al. (2018) Geographical Origin, Delayed Implantation, and Induced Ovulation Explain

Reproductive Seasonality in the Carnivora. *Journal of Biological Rhythms*, 33(4), 402–419. Available from: https://doi.org/10.1177/0748730418773620.

Heldstab, S.A., van Schaik, C.P., Müller, D.W.H., Rensch, E., Lackey, L.B. & Zerbe, P. et al. (2021) Reproductive seasonality in primates: patterns, concepts and unsolved questions. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 96(1), 66–88. Available from: https://doi.org/10.1111/brv.12646.

Herculano-Houzel, S., Catania, K., Manger, P.R. & Kaas, J.H. (2015) Mammalian Brains Are Made of These: A Dataset of the Numbers and Densities of Neuronal and Nonneuronal Cells in the Brain of Glires, Primates, Scandentia, Eulipotyphlans, Afrotherians and Artiodactyls, and Their Relationship with Body Mass. *Brain, Behavior and Evolution*, 86(3-4), 145–163. Available from: https://doi.org/10.1159/000437413.

Isler, K. & van Schaik, C.P. (2009) Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? *Biology Letters*, 5(1), 125–129. Available from: https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0469.

Isler, K. & van Schaik, C.P. (2012) Allomaternal care, life history and brain size evolution in mammals. *Journal of Human Evolution*, 63(1), 52–63. Available from: https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.03.009.

Janson, C. & Verdolin, J. (2005) Seasonality of primate births in relation to climate. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) *Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates.* Cambridge University Press: New York, pp. 306–350.

Kissling, W.D., Dalby, L., Fløjgaard, C., Lenoir, J., Sandel, B. & Sandom, C. et al. (2014) Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. *Ecology and Evolution*, 4(14), 2913–2930. Available from: https://doi.org/10.1002/ece3.1136.

Loe, L.E., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Langvatn, R. & Klein, F. et al. (2005) Climate predictability and breeding phenology in red deer: timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. *Journal of Animal Ecology*, 74(4), 579–588. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00987.x.

Lukas, D. & Clutton-Brock, T. (2017) Climate and the distribution of cooperative breeding in mammals. *Royal Society Open Science*, 4(1), 160897. Available from: https://doi.org/10.1098/rsos.160897.

Lukas, D. & Huchard, E. (2014) The evolution of infanticide by males in mammalian societies. *Science*, 346(6211), 841–844. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1257226.

Lukas, D. & Huchard, E. (2019) The evolution of infanticide by females in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 374(1780), 20180075. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0075.

McElreath, R. (2020) *Statistical Rethinking*. CRC Press.

Myhrvold, N.P., Baldridge, E., Chan, B., Sivam, D., Freeman, D.L. & Ernest, S.K.M. (2015) An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles. *Ecology*, 96(11), 3109-000. Available from: https://doi.org/10.1890/15-0846R.1.

Navarrete, A.F., Reader, S.M., Street, S.E., Whalen, A. & Laland, K.N. (2016) The coevolution of innovation and technical intelligence in primates. *Philosophical Transactions of the Royal*

Society of London. Series B, Biological Sciences, 371(1690). Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0186.

Nemani, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Jolly, W.M., Piper, S.C. & Tucker, C.J. et al. (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 300(5625), 1560–1563. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1082750.

Owen-Smith, N. & Ogutu, J.O. (2013) Controls over reproductive phenology among ungulates: allometry and tropical-temperate contrasts. Ecography, 36(3), 256–263. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00156.x.

R Core Team (2020) *R: A language and environment for statistical computing*.

Reader, S.M., Hager, Y. & Laland, K.N. (2011) The evolution of primate general and cultural intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1567), 1017–1027. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0342.

Rubenstein, D.R. & Lovette, I.J. (2007) Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. *Current Biology : CB*, 17(16), 1414–1419. Available from: https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.07.032.

Sinclair, A.R.E., Mduma, S.A.R. & Arcese, P. (2000) What Determines Phenology and Synchrony of Ungulate Breeding in Serengeti? *Ecology*, 81(8), 2100. Available from: https://doi.org/10.2307/177099.

Speakman, J.R. (2008) The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 363(1490), 375–398. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2145.

Stan Development Team (2020) *Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual*. https://mc-stan.org/ [Accessed 24 July 2023].

Thel, L., Chamaillé-Jammes, S. & Bonenfant, C. (2022) How to describe and measure phenology? An investigation on the diversity of metrics using phenology of births in large herbivores. *Oikos*, 2022(4). Available from: https://doi.org/10.1111/oik.08917.

Thomas, D.W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M.M. & Speakman, J.R. (2001) Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science (New York, N.Y.)*, 291(5513), 2598–2600. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1057487.

van Noordwijk, M.A., Willems, E.P., Utami Atmoko, S.S., Kuzawa, C.W. & van Schaik, C.P. (2013) Multi-year lactation and its consequences in Bornean orangutans (Pongo pygmaeus wurmbii). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(5), 805–814. Available from: https://doi.org/10.1007/s00265-013-1504-y.

van Woerden, J.T. (2011) *The influence of seasonality on brain size evolution in primates*.

van Woerden, J.T., Willems, E.P., van Schaik, C.P. & Isler, K. (2012) Large brains buffer energetic effects of seasonal habitats in catarrhine primates. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 66(1), 191–199. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01434.x.

Watts, D.P. (1998) Seasonality in the Ecology and Life Histories of Mountain Gorillas (Gorilla gorilla beringei). *International Journal of Primatology*, 19(6), 929–948. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1020366018187.

West, H.E.R. & Capellini, I. (2016) Male care and life history traits in mammals. *Nature Communications*, 7(1), 11854. Available from: https://doi.org/10.1038/ncomms11854.

White, C.R., Marshall, D.J., Alton, L.A., Arnold, P.A., Beaman, J.E. & Bywater, C.L. et al. (2019) The origin and maintenance of metabolic allometry in animals. Nature Ecology & Evolution, 3(4), 598–603. Available from: https://doi.org/10.1038/s41559-019-0839-9.

Wu, D., Zhao, X., Liang, S., Zhou, T., Huang, K. & Tang, B. et al. (2015) Time-lag effects of global vegetation responses to climate change. *Global Change Biology*, 21(9), 3520–3531. Available from: https://doi.org/10.1111/gcb.12945.

Zerbe, P., Clauss, M., Codron, D., Bingaman Lackey, L., Rensch, E. & Streich, J.W. et al. (2012) Reproductive seasonality in captive wild ruminants: implications for biogeographical adaptation, photoperiodic control, and life history. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87(4), 965–990. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00238.x.

Supplementary material

Figures

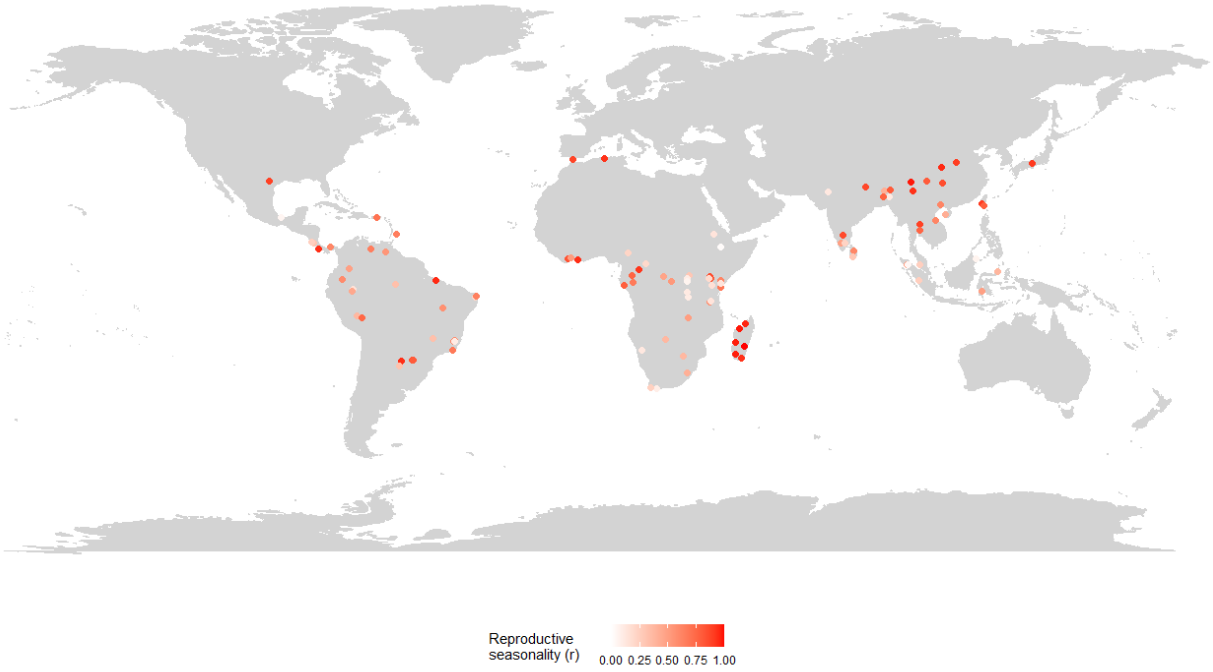


Figure S1: Spatial repartition of primate populations from our litterature search (primate dataset). *We collected r-values of reproductive seasonality from 132 populations from 93 species of primates.*

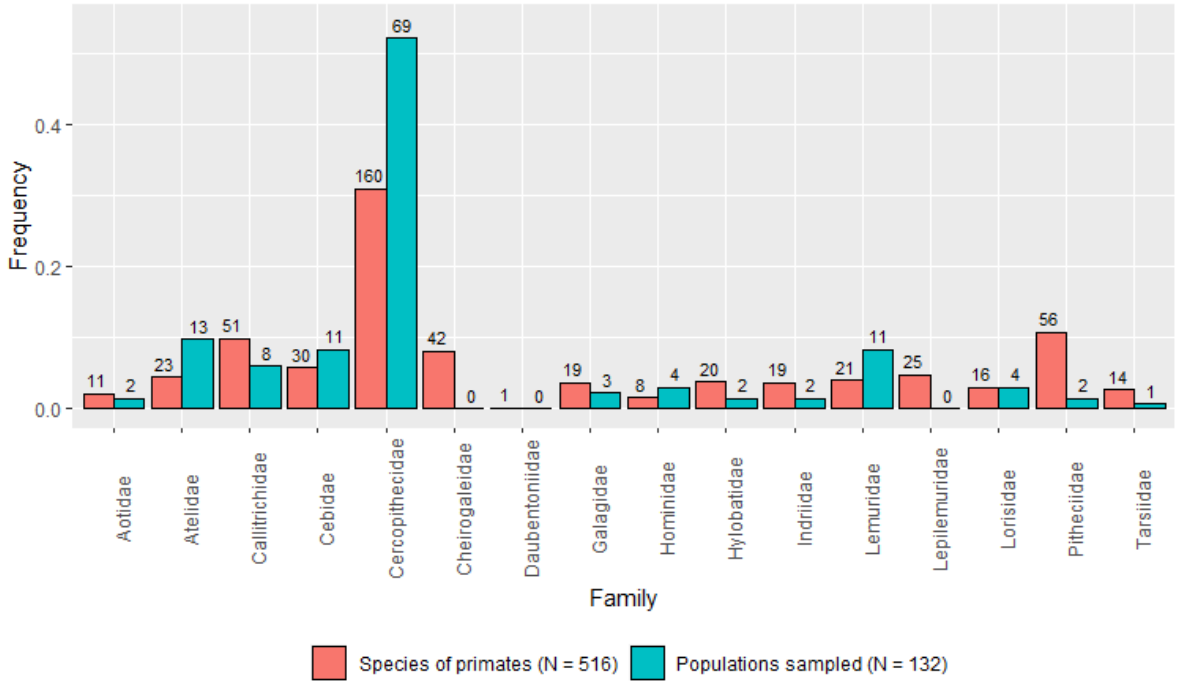


Figure S2: Sample bias in the primate dataset, in relation to taxonomic families of the Primate order. *Red bars represent the overall frequency of non-extinct species in each primate family that are represented in the dataset, and blue bars represent the number of populations from each family that are in the dataset.*

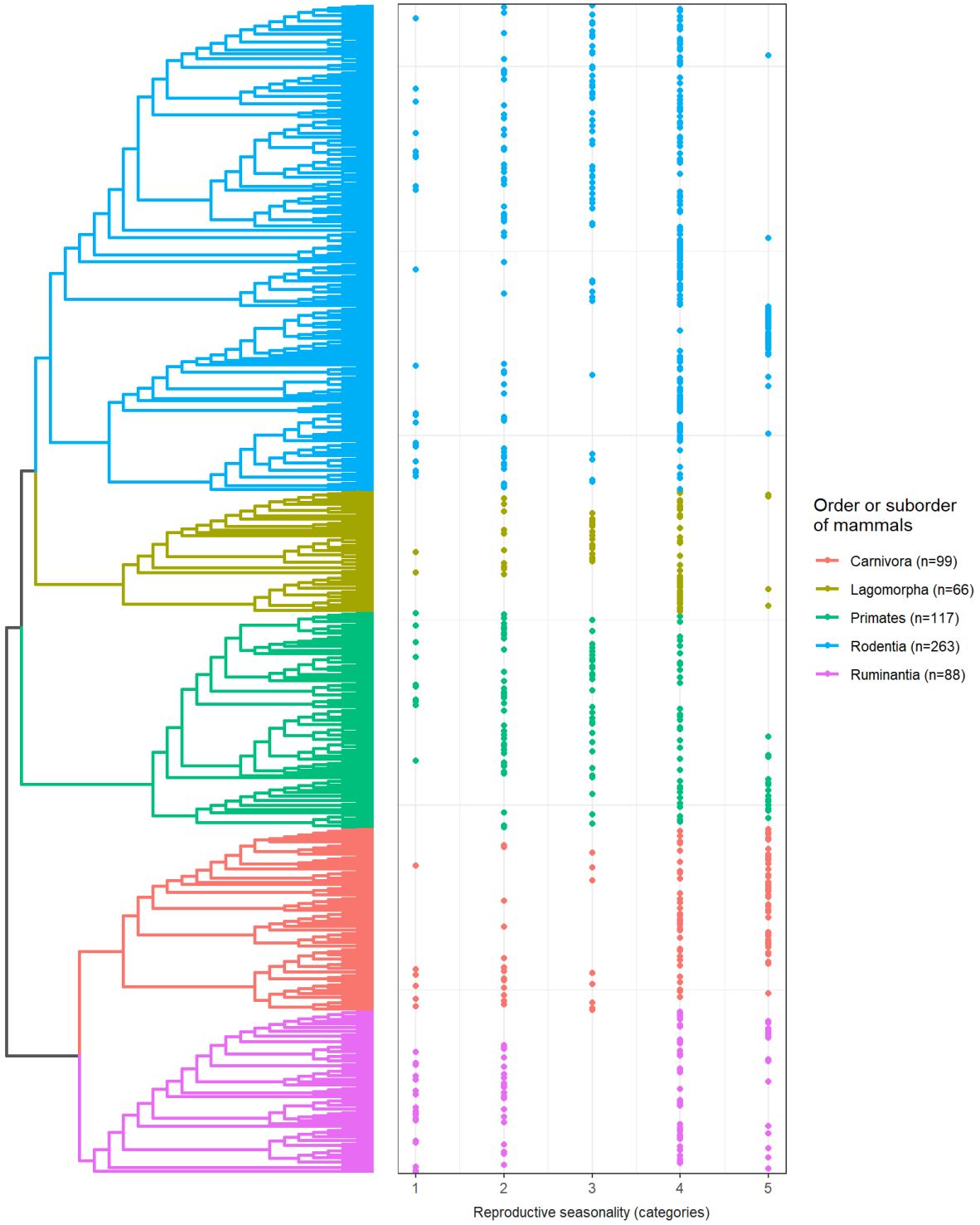


Figure S3: Phylogenetic distribution of the categories of reproductive seasonality in the mammal dataset, *ranging from 1 for the least seasonal species to 5 for the highest seasonality. Colors indicate the mammalian order or suborder to which each species belongs.*

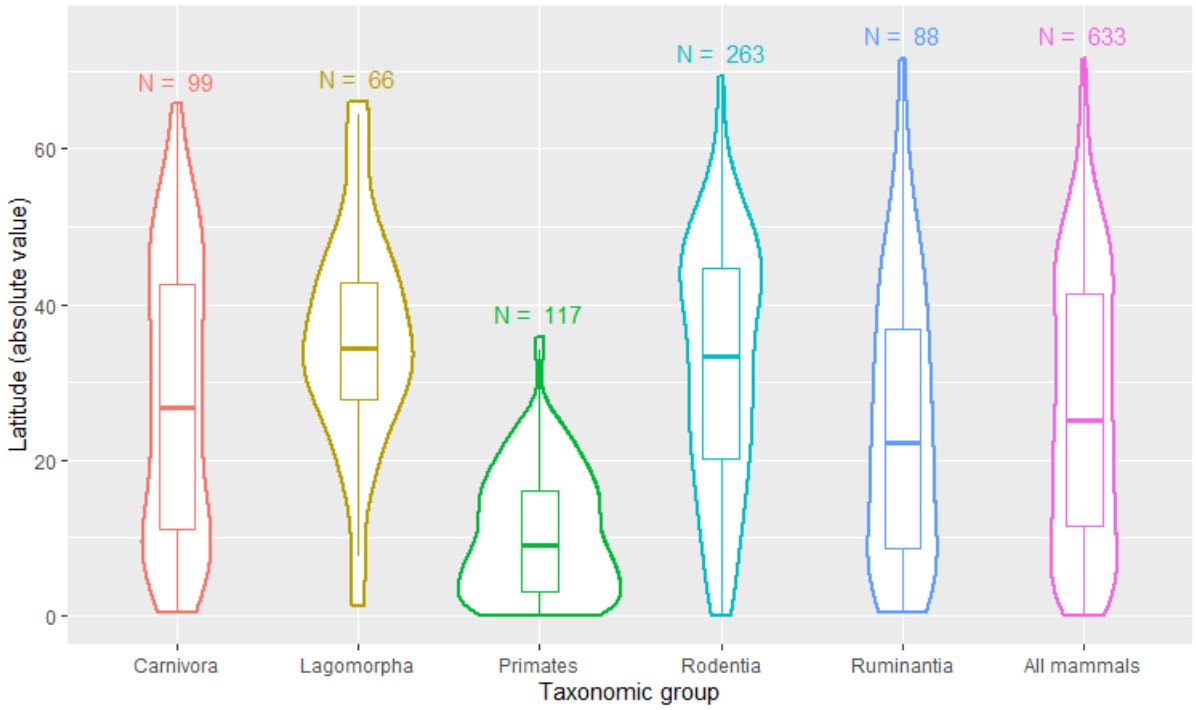


Figure S4: Latitudinal range of species within the mammal dataset, per taxonomic group.

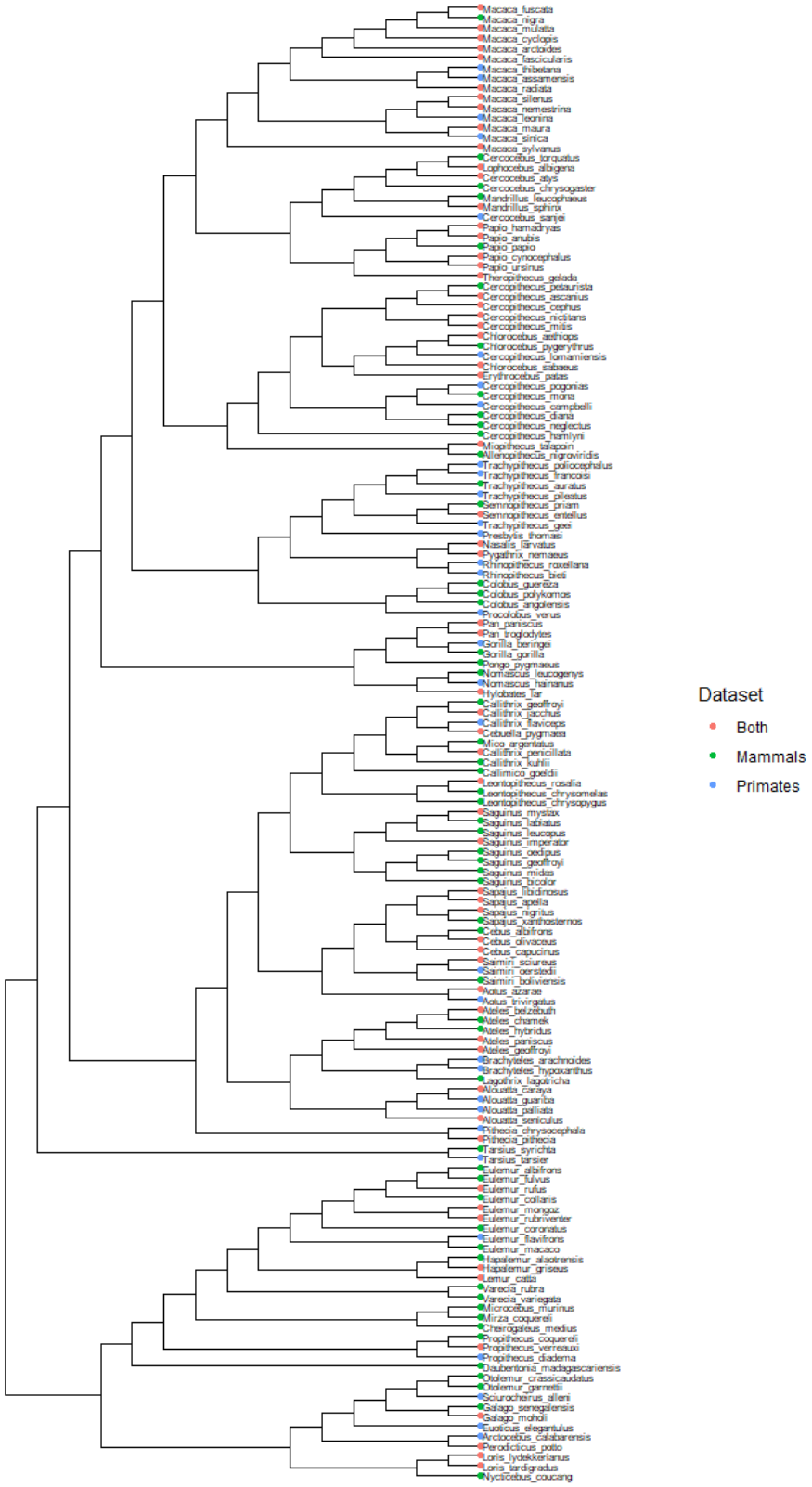


Figure S5: Phylogenetic representation of all the primate species included in this study. *Red, green and blue points indicate species that are respectively included in both datasets, or only in the primate dataset or only in the mammal dataset.*

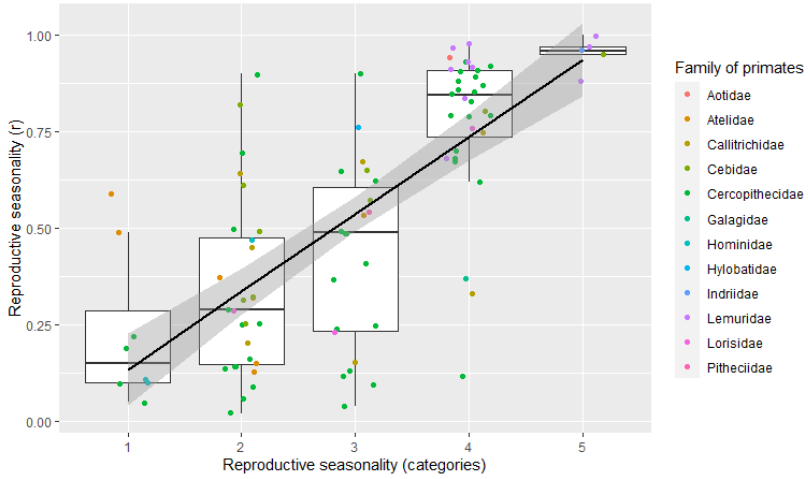


Figure S6: Relationship between the two measures of reproductive seasonality used in both datasets. *The primate dataset gives continuous values of reproductive seasonality (r), ranging from 0 (non-seasonal) to 1 (highly seasonal) while the mammal dataset gives categorical values, from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal).*

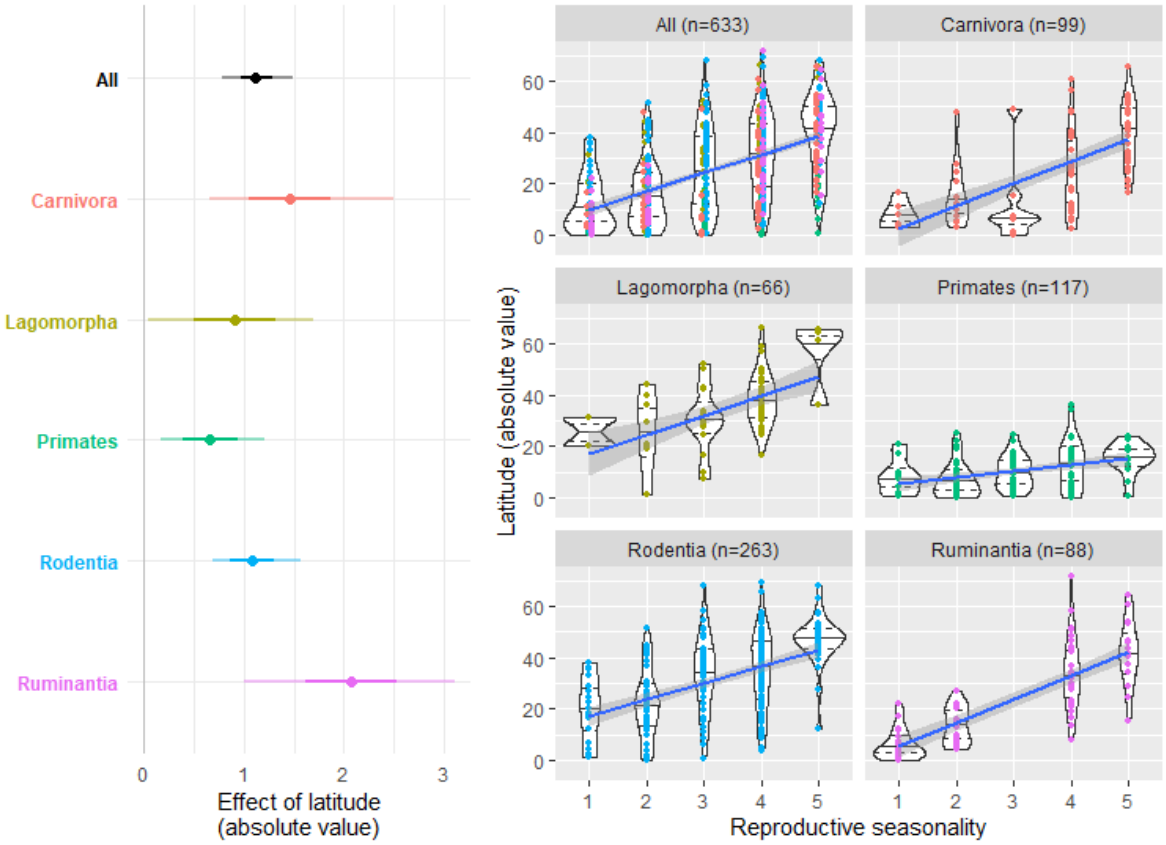


Figure S7: Effect of absolute latitude (distance to equator) on reproductive seasonality in the mammal dataset. *The left panel shows the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph.*

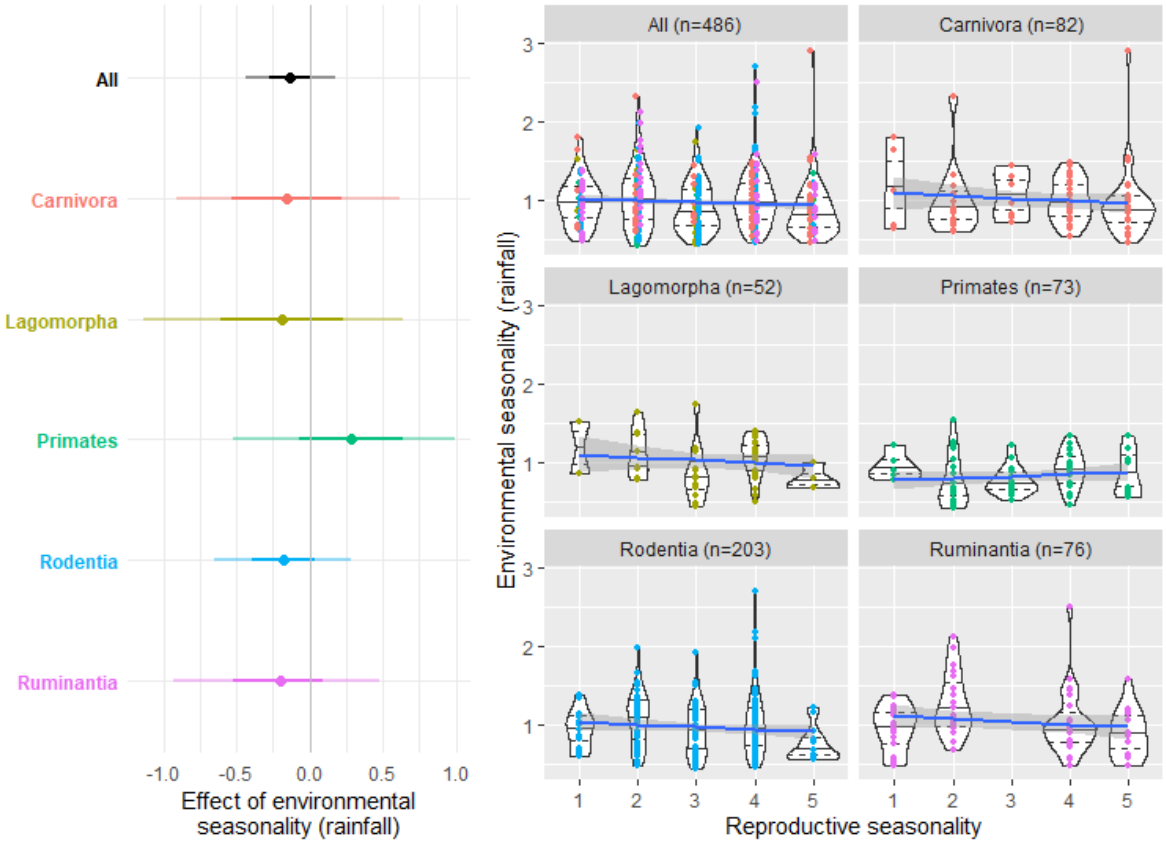


Figure S8: Effect of environmental seasonality (rainfall) on reproductive seasonality in the mammal dataset. *The left panel shows the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, going from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph*

.

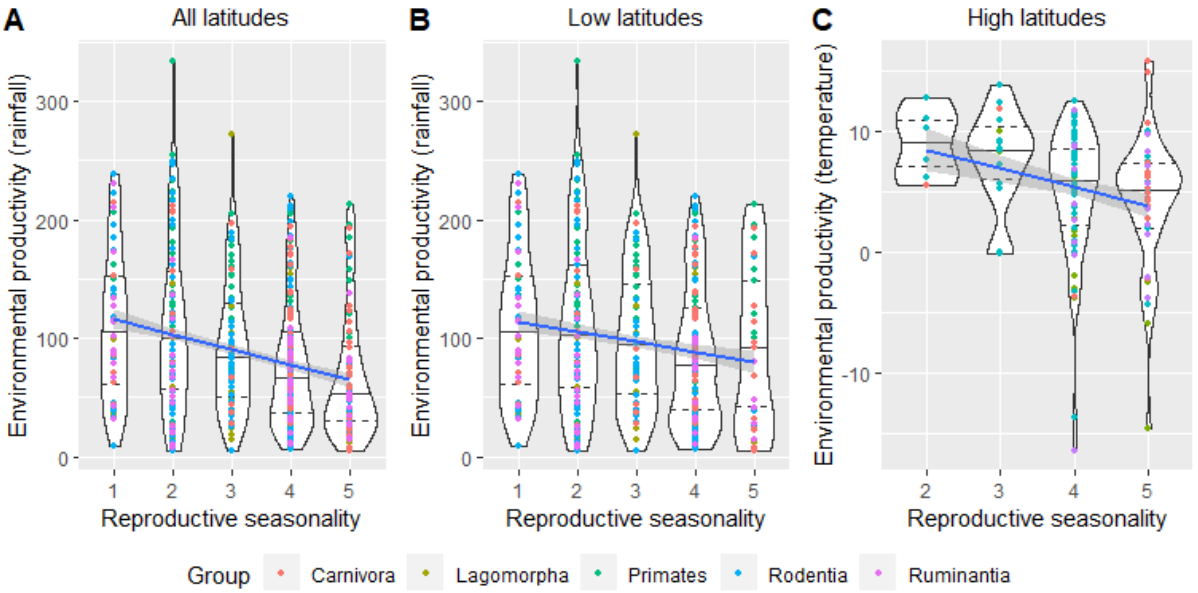


Figure S9: Latitudinal division of the dataset in relation to environmental seasonality*. Panel A describe the relationship between environmental productivity, measured as the mean value of rainfall, and reproductive seasonality for the whole mammal dataset. Panel B describes the same relationship for species living at low latitudes (<40°) only. Panel C describes the relationship between environmental productivity, measured as the mean value of temperature, and reproductive seasonality for species living at high latitudes (>40°). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval.*

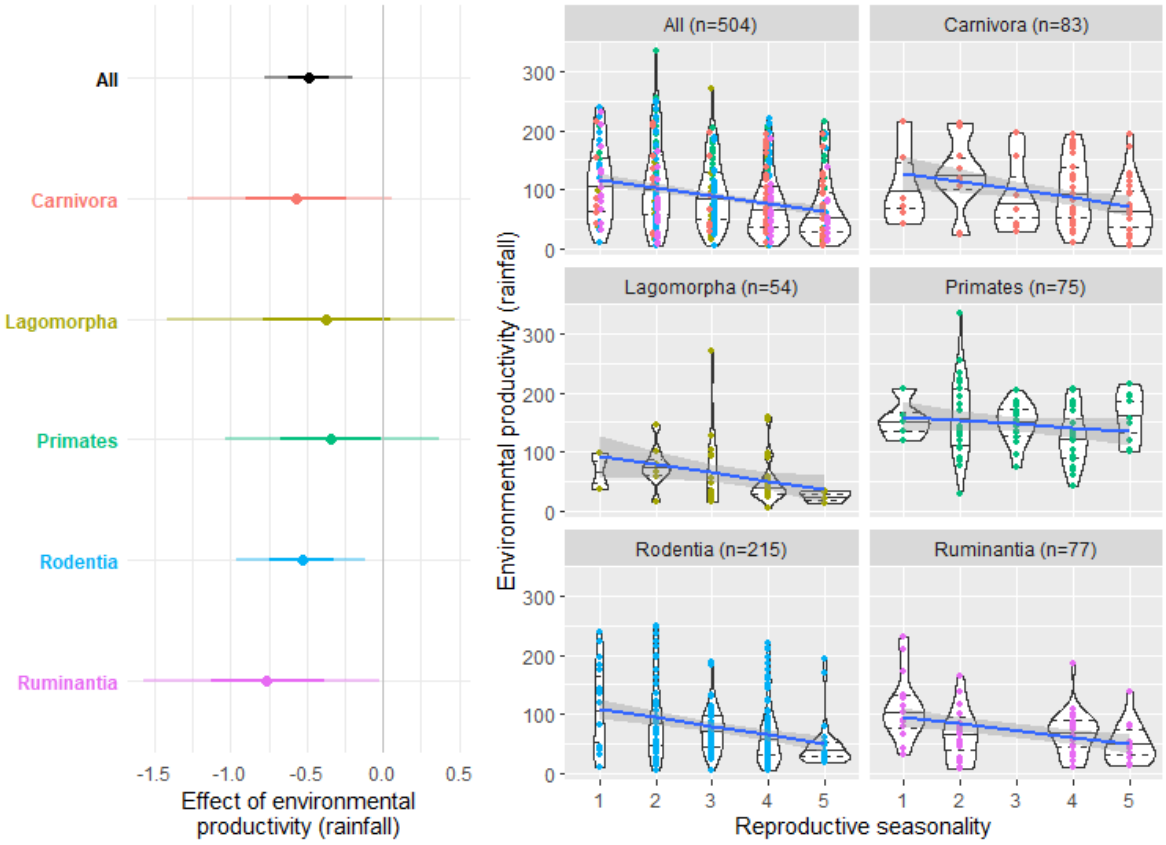


Figure S10: Effect of environmental productivity on reproductive seasonality in the mammal dataset*. The left panel gives the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, going from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph.*

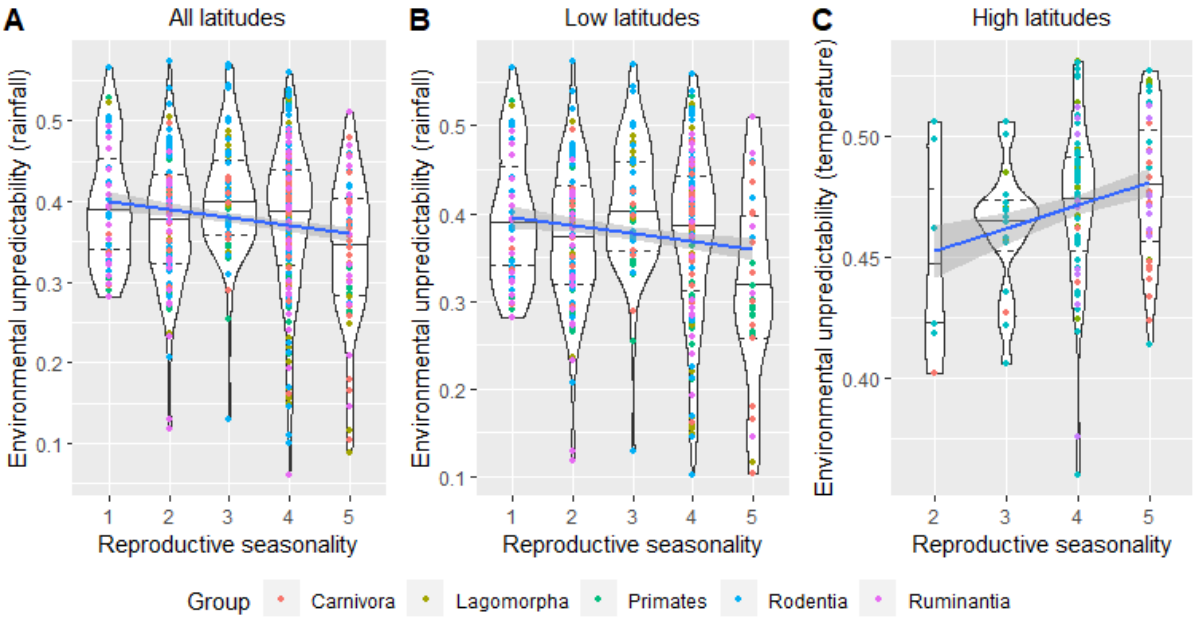


Figure S11: Latitudinal division of the dataset in relation to environmental unpredictability*: Panel A describes the relationship between environmental unpredictability, measured as 1-P where P is Colwell's measure of predictability, using rainfall data, and reproductive seasonality for the whole mammal dataset. Panel B describes the same relationship for species living at low latitudes (<40°) only. Panel C describes the relationship between environmental productivity measured as 1-P where P is Colwell's measure of predictability, using temperature data, and reproductive seasonality for species living in high latitudes (>40°). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval.*

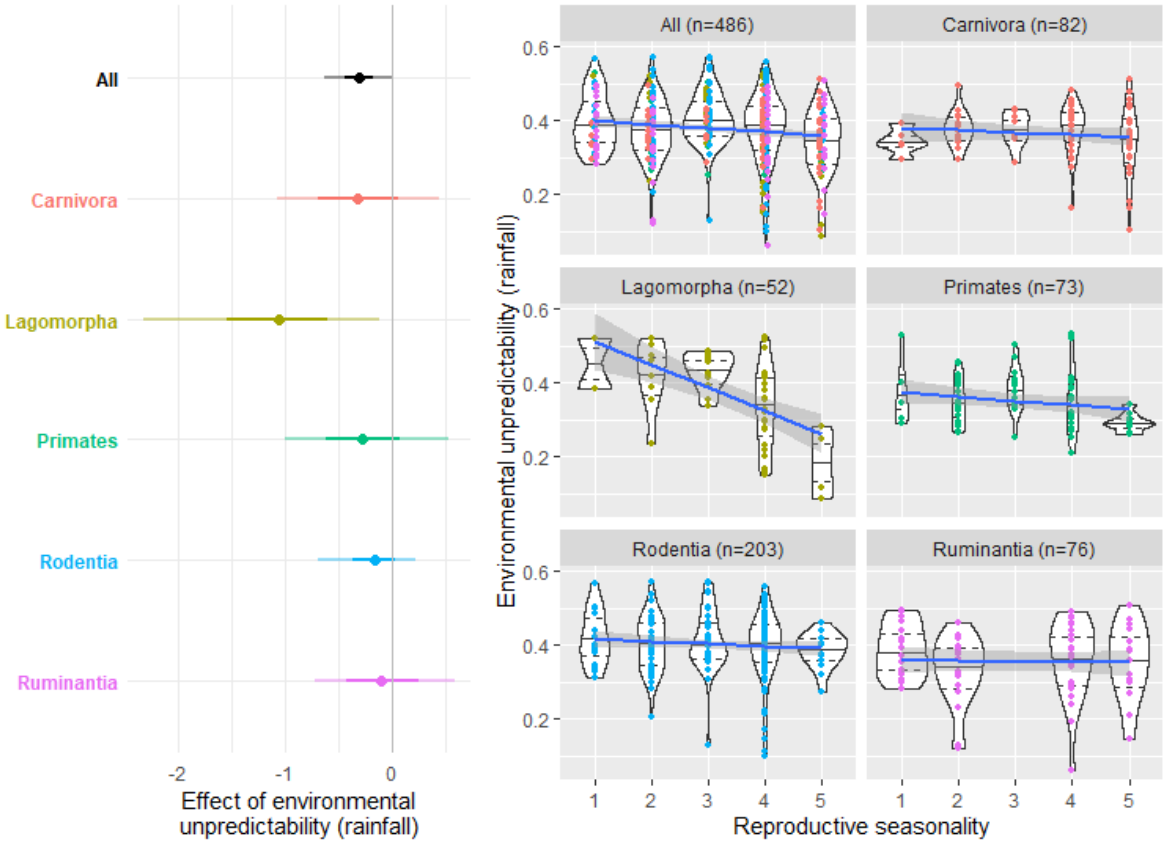


Figure S12: Effect of environmental unpredictability on reproductive seasonality in the mammal dataset. *The left panel gives the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph.*

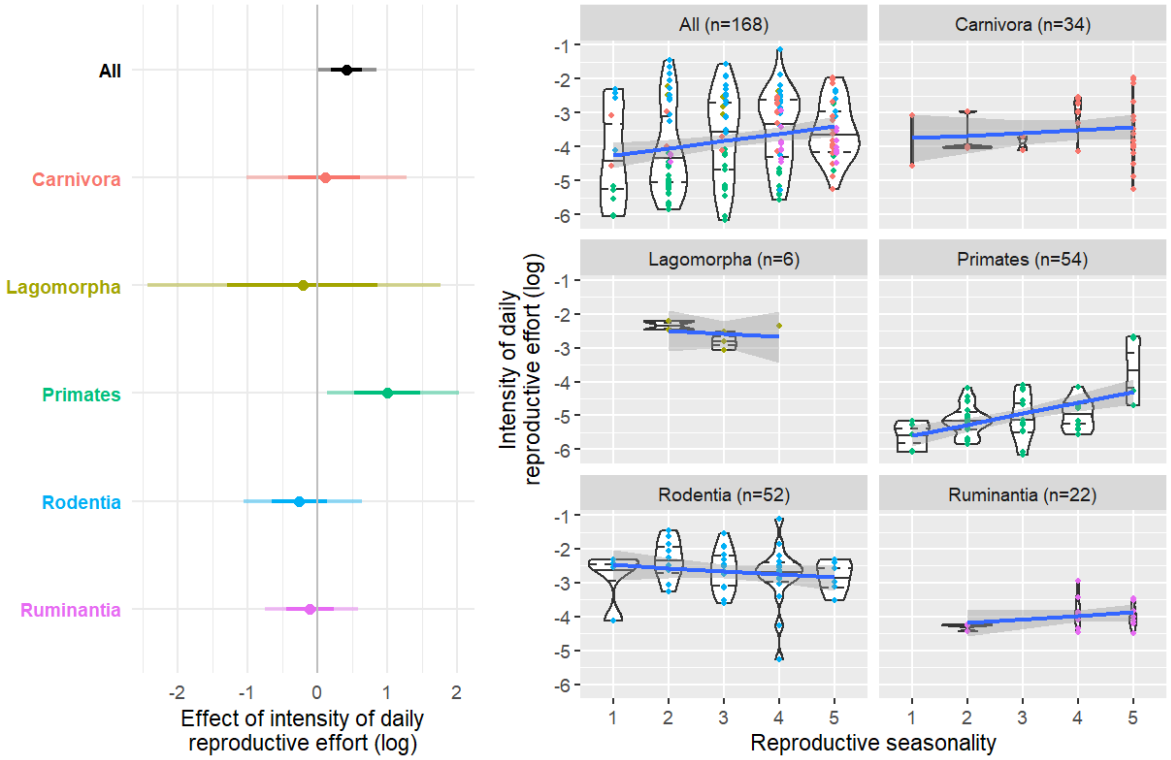


Figure S13: Effect of the logarithm of the intensity of daily reproductive effort on reproductive seasonality in the mammal dataset*. The left panel gives the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph.*

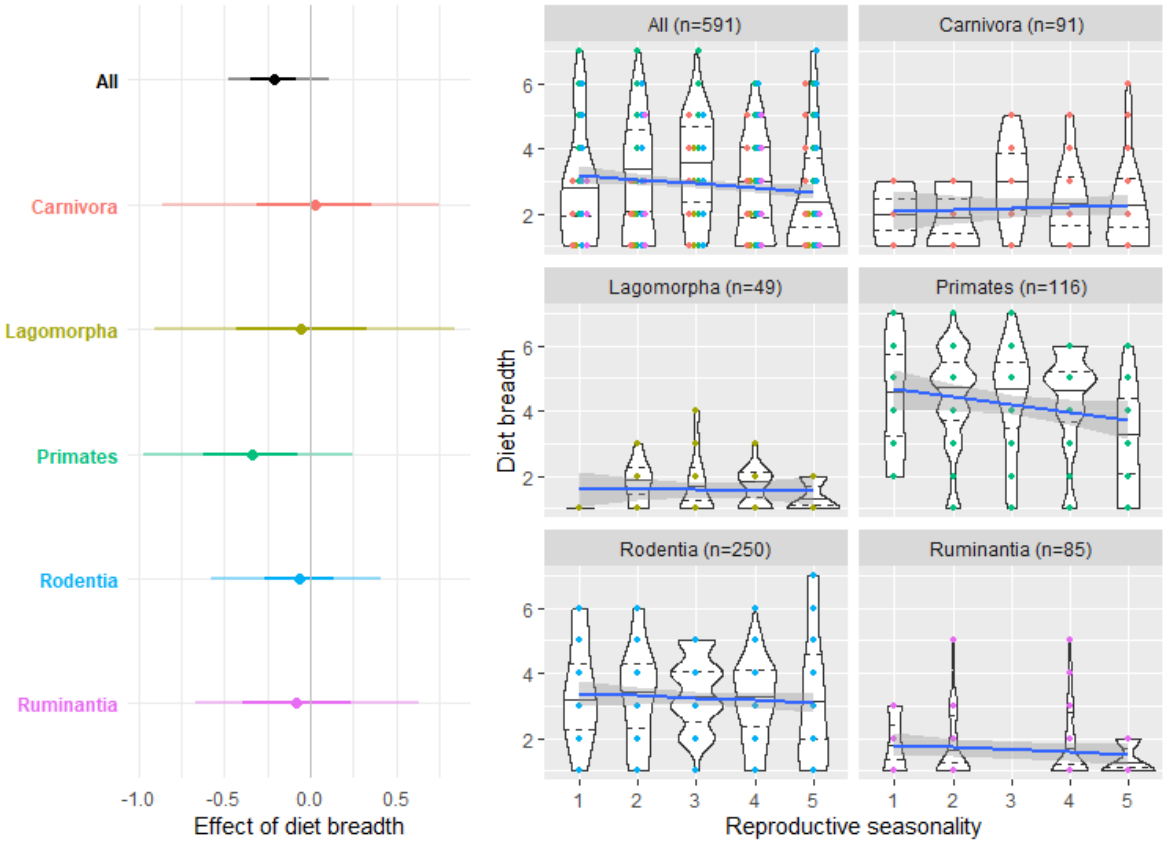


Figure S14: Effect of diet breadth on reproductive seasonality in the mammal dataset. *The left panel gives the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, going from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph.*

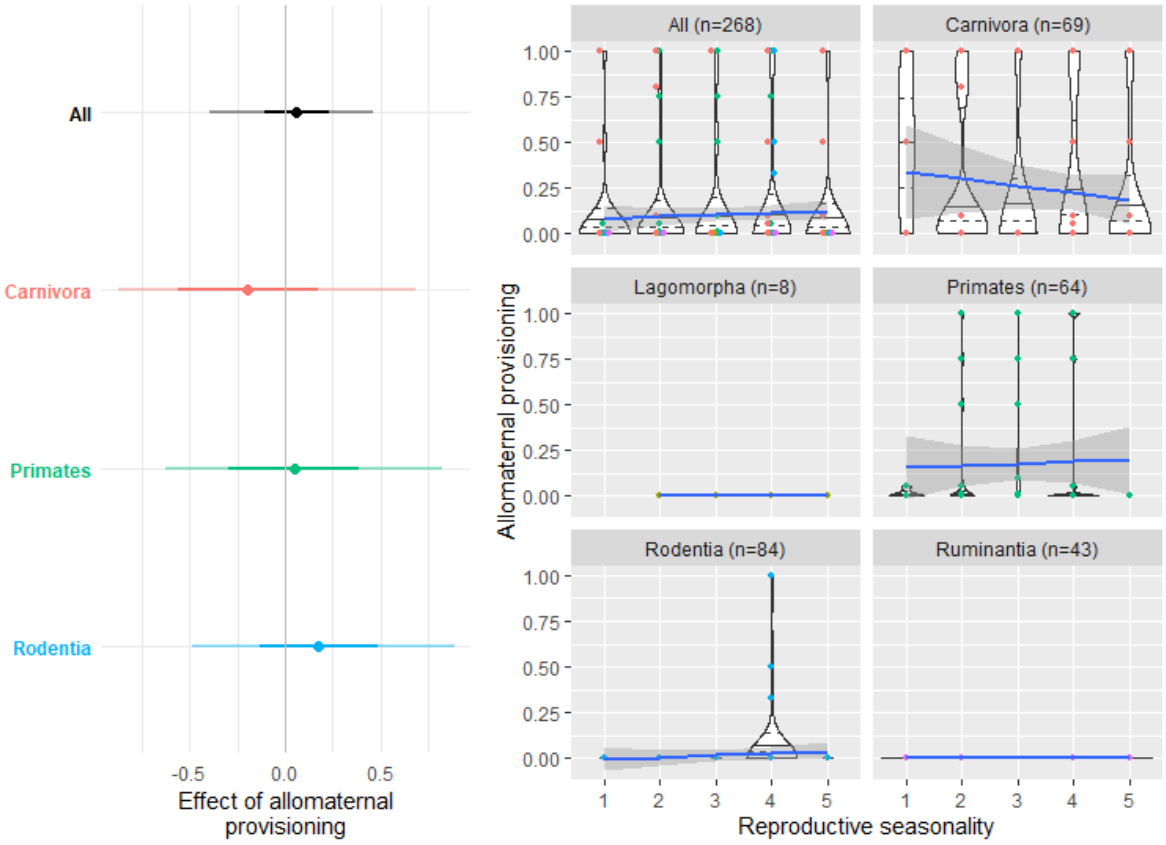


Figure S15: Effect of allomaternal provisioning on reproductive seasonality in the mammal dataset. *The left panel gives the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, going from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colors indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph.*

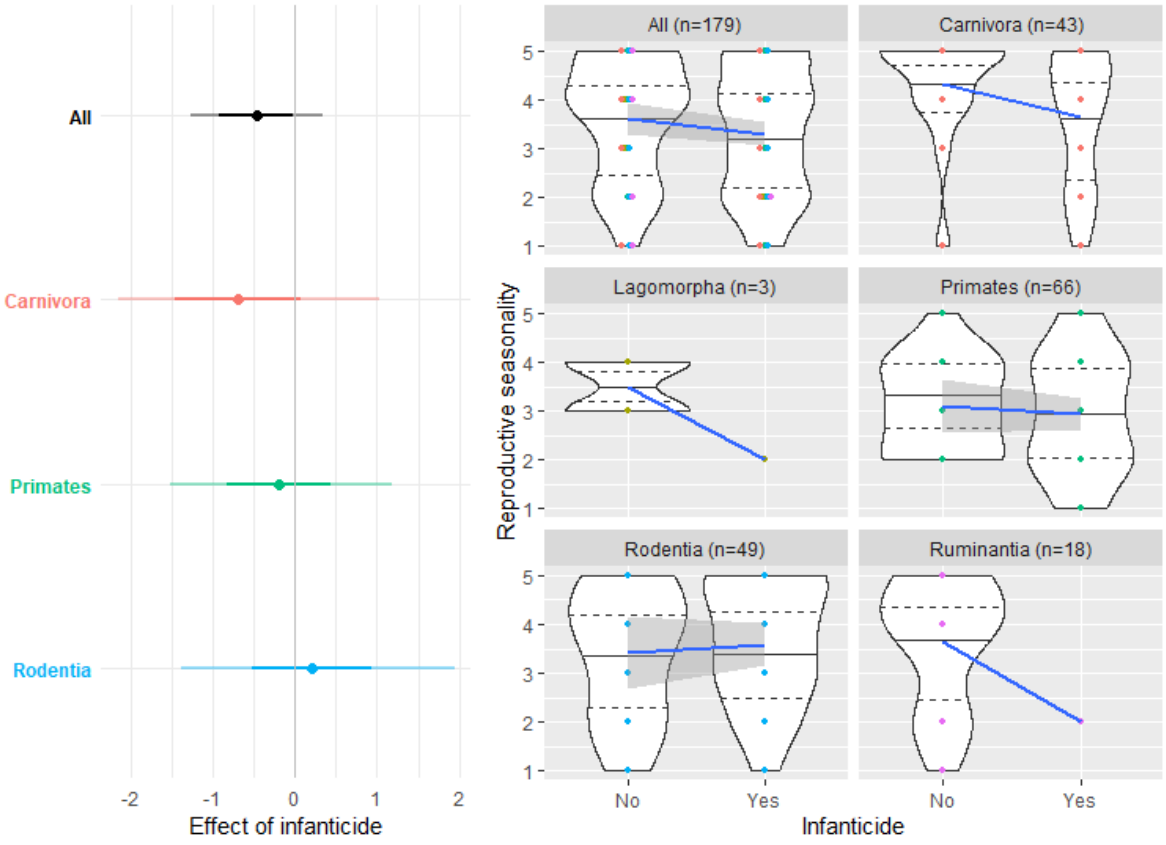


Figure S16: Effect of infanticide on reproductive seasonality in the mammal dataset. *The left panel gives the effects on reproductive seasonality for the entire dataset or for each order or suborder separately. The darker circle in the middle represents the estimated mean effect, with the bold lines representing the 89% confidence interval of the mean effect and the thinner lines the range of the prediction estimates of the model. Significant relationships are characterized by a 89% interval that does not include zero. The right panel gives a graphical representation of the relationships. Reproductive seasonality is represented by 5 categories, going from 1 (non-seasonal) to 5 (highly seasonal). Points represent the raw values observed for each species within the dataset, their colours indicating the associated order or suborder of mammals. For a better visualization, points are dodged when overlapping. The blue lines represent the regression line, with the grey area giving the confidence interval. The number of species for which data were available for each subset of the dataset are given above each graph.*

Tables

***Table S1: Primate dataset. Rs**: Reproductive seasonality (r) / **Es - r**: Environmental seasonality (rainfall) / **Es - t**: Environmental seasonality (temperature) x100 / **Ep - r**: Environmental productivity (rainfall) / **Ep - t**: Environmental productivity (temperature) / **Eu - r**: Environmental unpredictability (rainfall) x100 / **Eu - t**: Environmental unpredictability (temperature) x100 / **Ir**: Intensity of reproductive effort x100 / **Fi**: Foraging innovations / **Ns**: Number of studies (foraging innovations) / **Db**: Diet breath / **Ap**: Allomaternal provisioning / **Inf - f**: Infanticide by females / **Inf - m**: Infanticide by males*

Family	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Aotidae	Aotus azarae	0,94	-26,0	0,85	7,44	118	24,6	32,1	36,4	N/A	0	22	5	0,75	No	No
Aotidae	Aotus trivirgatus	0,34	-12,0	0,63	2,43	199	25,8	32,2	27,8	1,11	0	58	5	0,75	N/A	N/A
Atelidae	Alouatta caraya	0,32	-27,5	0,86	7,72	119	24,2	36,2	36,9	N/A	1	45	4	0	No	Yes
Atelidae	Alouatta guariba	0,09	-19,7	0,64	9,98	118	20,4	40,5	38,1	N/A	0	37	4	0	No	Yes
Atelidae	Alouatta palliata	0,31	10,5	0,73	3,90	203	25,4	32,0	28,1	0,27	0	79	4	0	No	Yes
Atelidae	Alouatta palliata	0,33	10,8	0,73	3,90	203	25,4	32,0	28,1	0,27	0	79	4	0	No	Yes
Atelidae	Alouatta seniculus	0,13	8,6	0,48	2,24	207	25,1	29,6	26,7	N/A	3	82	4	0	No	Yes
Atelidae	Alouatta seniculus	0,15	2,7	0,48	2,24	207	25,1	29,6	26,7	N/A	3	82	4	0	No	Yes
Atelidae	Ateles belzebuth	0,49	2,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	12	5	0	No	Yes
Atelidae	Ateles belzebuth	0,59	-0,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	12	5	0	No	Yes
Atelidae	Ateles geoffroyi	0,53	9,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,23	0	58	5	0	No	Yes
Atelidae	Ateles paniscus	0,37	-12,0	0,67	2,22	192	25,6	37,5	27,0	N/A	0	30	5	0	No	No
Atelidae	Brachyteles arachnoides	0,62	-19,7	0,70	9,08	128	19,4	42,8	41,8	N/A	0	57	4	N/A	No	No
Atelidae	Brachyteles hypoxanthus	0,57	-19,5	0,70	9,08	128	19,4	42,8	41,8	N/A	0	57	4	N/A	No	No
Atelidae	Brachyteles hypoxanthus	0,60	-19,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	No	No
Callitrichidae	Callithrix flaviceps	0,10	-19,8	0,91	7,17	99	21,7	38,6	35,7	N/A	N/A	N/A	5	N/A	Yes	No
Callitrichidae	Callithrix jacchus	0,20	-6,1	1,18	3,56	84	26,3	45,1	29,0	1,51	0	161	5	1	Yes	No
Callitrichidae	Callithrix jacchus	0,64	-6,0	1,18	3,56	84	26,3	45,1	29,0	1,51	0	161	5	1	Yes	No
Callitrichidae	Callithrix penicillata	0,33	-18,9	0,96	5,35	120	23,9	36,3	35,2	N/A	0	0	4	1	N/A	N/A
Callitrichidae	Cebuella pygmaea	0,15	-3,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,68	1	36	3	1	N/A	N/A
Callitrichidae	Leontopithecus rosalia	0,67	-22,5	0,63	6,92	75	22,9	40,1	38,1	1,04	0	85	5	1	No	No
Callitrichidae	Saguinus imperator	0,75	-12,6	0,60	3,20	182	25,6	27,3	33,2	N/A	0	16	6	N/A	N/A	N/A
Callitrichidae	Saguinus mystax	0,45	-4,4	0,50	2,09	192	26,6	28,3	29,9	N/A	1	46	5	0,75	No	No
Cebidae	Cebus capucinus	0,31	10,8	0,63	2,98	232	24,8	31,3	27,5	0,52	2	60	6	0,5	No	Yes
Cebidae	Cebus capucinus	0,61	9,2	0,63	2,98	232	24,8	31,3	27,5	0,52	2	60	6	0,5	No	Yes
Cebidae	Cebus capucinus	0,32	10,8	0,63	2,98	232	24,8	31,3	27,5	0,52	2	60	6	0,5	No	Yes
Cebidae	Cebus imitator	0,25	10,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Cebidae	Cebus olivaceus	0,65	8,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	18	6	0,5	No	Yes
Cebidae	Saimiri collinsi	0,95	-1,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Cebidae	Saimiri oerstedii	0,94	8,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	4	2	N/A	No	No

Family	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Cebidae	Sapajus apella	0,82	-25,6	0,80	2,90	127	25,9	37,8	30,3	0,65	35	249	6	0,5	No	Yes
Cebidae	Sapajus apella	0,49	2,7	0,80	2,90	127	25,9	37,8	30,3	0,65	35	249	6	0,5	No	Yes
Cebidae	Sapajus libidinosus	0,57	-9,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Cebidae	Sapajus nigritus	0,80	-25,7	0,66	10,05	125	20,1	39,9	39,8	N/A	N/A	N/A	6	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Cercocebus atys	0,83	5,7	0,96	4,62	126	26,8	40,0	28,7	N/A	N/A	N/A	1	0	No	Yes
Cercopithecidae	Cercocebus sanjei	0,56	-7,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,67	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Cercopithecus ascanius	0,25	0,4	0,73	3,70	116	24,1	25,4	24,7	N/A	0	26	7	0	No	Yes
Cercopithecidae	Cercopithecus cephus	0,04	4,0	0,70	3,37	143	24,7	34,2	23,6	N/A	0	8	5	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Cercopithecus lomamiensis	0,53	-1,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Cercopithecus lowei	0,94	5,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	N/A	N/A
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,62	-1,0	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	56	6	0	No	Yes
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,68	-3,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	56	6	0	No	Yes
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,70	0,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	56	6	0	No	Yes
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,79	-0,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	56	6	0	No	Yes
Cercopithecidae	Cercopithecus nictitans	0,13	4,0	0,68	3,51	178	24,6	34,5	25,5	N/A	0	7	6	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Cercopithecus pogonias	0,20	4,0	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	8	6	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Chlorocebus aethiops	0,85	-2,6	1,18	7,02	68	23,8	38,9	34,4	0,57	3	91	4	0	No	Yes
Cercopithecidae	Chlorocebus sabaeus	0,65	13,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,52	N/A	N/A	5	N/A	No	N/A
Cercopithecidae	Erythrocebus patas	0,85	0,2	1,24	9,14	62	22,3	40,6	28,9	0,88	0	33	4	0	No	Yes
Cercopithecidae	Erythrocebus patas	0,92	2,1	1,24	9,14	62	22,3	40,6	28,9	0,88	0	33	4	0	No	Yes
Cercopithecidae	Lophocebus albigena	0,29	0,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,79	0	34	2	N/A	No	No
Cercopithecidae	Macaca arctoides	0,05	18,4	0,92	8,72	162	23,8	29,0	31,0	0,51	1	48	7	0	No	Yes
Cercopithecidae	Macaca assamensis	0,89	16,1	1,16	19,39	117	11,3	37,0	35,4	N/A	0	17	N/A	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Macaca cyclopis	0,91	22,7	0,92	13,30	170	16,7	52,2	37,3	N/A	0	12	5	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Macaca cyclopis	0,79	22,0	0,92	13,30	170	16,7	52,2	37,3	N/A	0	12	5	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Macaca fascicularis	0,49	3,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,43	4	174	1	0	No	Yes
Cercopithecidae	Macaca fuscata	0,89	29,4	0,72	30,36	135	11,1	38,5	41,3	0,45	17	253	6	0	No	Yes
Cercopithecidae	Macaca fuscata	0,91	35,0	0,72	30,36	135	11,1	38,5	41,3	0,45	17	253	6	0	No	Yes
Cercopithecidae	Macaca leonina	0,11	24,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,45	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Macaca leonina	0,43	14,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,45	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Macaca maura	0,49	-4,3	0,77	1,54	182	26,4	33,0	20,8	0,42	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Macaca mulatta	0,70	18,2	1,04	17,37	129	21,6	41,7	36,9	0,47	2	296	6	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Macaca mulatta	0,90	35,2	1,04	17,37	129	21,6	41,7	36,9	0,47	2	296	6	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Macaca nemestrina	0,25	3,8	0,61	2,06	216	26,8	39,4	25,0	0,45	1	51	1	0	No	Yes
Cercopithecidae	Macaca nemestrina	0,25	-1,0	0,61	2,06	216	26,8	39,4	25,0	0,45	1	51	1	0	No	Yes
Cercopithecidae	Macaca radiata	0,86	12,9	1,35	7,19	86	27,0	52,3	29,4	0,84	0	34	3	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Macaca silenus	0,49	10,3	1,23	4,45	152	24,2	47,0	27,5	N/A	1	48	2	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Macaca sinica	0,61	7,9	0,79	3,14	152	24,6	48,3	27,3	N/A	0	12	6	N/A	No	Yes

Family	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Cercopithecidae	Macaca sylvanus	0,93	36,5	0,93	22,54	43	14,9	53,4	43,3	0,97	0	67	3	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Macaca sylvanus	0,88	36,1	0,93	22,54	43	14,9	53,4	43,3	0,97	0	67	3	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Macaca thibetana	0,80	29,5	0,85	25,79	99	13,9	35,9	39,5	0,40	N/A	N/A	5	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Mandrillus sphinx	0,67	-1,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,52	0	30	5	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Mandrillus sphinx	0,79	-2,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,52	0	30	5	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Miopithecus talapoin	0,90	0,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,59	0	4	4	0	N/A	N/A
Cercopithecidae	Nasalis larvatus	0,06	5,7	0,49	1,40	224	26,4	35,2	21,4	0,54	0	17	4	0	No	Yes
Cercopithecidae	Papio anubis	0,19	-0,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,57	6	43	2	0	No	Yes
Cercopithecidae	Papio anubis	0,22	7,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,57	6	43	2	0	No	Yes
Cercopithecidae	Papio anubis	0,10	-0,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,57	6	43	2	0	No	Yes
Cercopithecidae	Papio cynocephalus	0,14	-1,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,59	0	114	1	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Papio cynocephalus	0,16	-2,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,59	0	114	1	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Papio cynocephalus	0,14	-7,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,59	0	114	1	0	Yes	Yes
Cercopithecidae	Papio hamadryas	0,02	9,1	1,22	10,26	29	22,6	33,4	29,6	0,67	2	78	7	0,01	No	Yes
Cercopithecidae	Papio kindae	0,50	-12,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,09	-34,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,55	2	22	1	0,01	Yes	Yes
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,37	-19,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,55	2	22	1	0,01	Yes	Yes
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,24	-34,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,55	2	22	1	0,01	Yes	Yes
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,12	-22,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,55	2	22	1	0,01	Yes	Yes
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,41	-29,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,55	2	22	1	0,01	Yes	Yes
Cercopithecidae	Presbytis thomasi	0,04	3,7	0,52	1,53	200	25,2	36,6	23,5	N/A	N/A	N/A	4	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Procolobus verus	0,51	5,8	0,85	4,29	131	26,8	42,6	28,0	N/A	0	3	4	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Pygathrix nemaeus	0,62	17,5	0,93	9,84	164	24,0	34,7	32,4	N/A	0	25	4	0	No	Yes
Cercopithecidae	Rhinopithecus bieti	0,98	29,3	1,02	19,67	68	5,8	33,2	35,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Rhinopithecus bieti	0,93	26,3	1,02	19,67	68	5,8	33,2	35,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Rhinopithecus roxellana	0,95	33,8	0,94	28,23	68	11,5	28,7	40,1	N/A	0	36	6	N/A	No	Yes
Cercopithecidae	Semnopithecus entellus	0,87	27,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,38	4	98	1	N/A	Yes	Yes
Cercopithecidae	Semnopithecus entellus	0,12	26,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,38	4	98	1	N/A	Yes	Yes
Cercopithecidae	Theropithecus gelada	0,09	13,2	1,27	5,48	76	19,9	45,5	32,4	0,54	0	34	4	0	No	Yes
Cercopithecidae	Theropithecus gelada	0,14	13,2	1,27	5,48	76	19,9	45,5	32,4	0,54	0	34	4	0	No	Yes
Cercopithecidae	Trachypithecus francoisi	0,85	28,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Trachypithecus geei	0,41	26,3	1,11	15,46	195	18,3	35,8	33,4	N/A	0	7	4	0	N/A	N/A
Cercopithecidae	Trachypithecus leucocephalus	0,62	22,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Trachypithecus pileatus	0,77	24,7	1,07	13,94	196	22,1	40,5	32,7	N/A	0	5	2	N/A	N/A	N/A
Cercopithecidae	Trachypithecus pileatus	0,80	26,7	1,07	13,94	196	22,1	40,5	32,7	N/A	0	5	2	N/A	N/A	N/A
Galagidae	Euoticus elegantulus	0,38	0,5	0,70	3,44	142	24,7	34,0	23,7	N/A	0	1	3	N/A	N/A	N/A
Galagidae	Galago moholi	0,37	-24,5	1,18	9,22	74	21,7	31,8	29,3	N/A	0	14	2	N/A	N/A	N/A
Galagidae	Sciurocheirus alleni	0,34	0,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A

Family	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Hominidae	Gorilla beringei	0,06	-1,5	0,55	1,77	112	19,1	35,1	22,1	N/A	N/A	N/A	2	0	No	Yes
Hominidae	Pan paniscus	0,47	0,0	0,54	2,02	137	25,5	32,7	21,8	0,32	6	225	5	0,05	No	No
Hominidae	Pan troglodytes	0,10	-6,3	0,85	3,92	118	23,9	34,7	25,9	0,24	140	755	6	0,05	Yes	Yes
Hominidae	Pan troglodytes	0,11	-4,7	0,85	3,92	118	23,9	34,7	25,9	0,24	140	755	6	0,05	Yes	Yes
Hylobatidae	Hylobates lar	0,76	14,4	0,82	6,59	170	24,6	40,6	28,3	0,21	0	86	4	0,1	No	Yes
Hylobatidae	Nomascus hainanus	0,42	19,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Indriidae	Propithecus diadema	0,89	-21,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	28	4	N/A	No	Yes
Indriidae	Propithecus verreauxi	0,96	-23,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	41	4	0	No	Yes
Lemuridae	Eulemur flavifrons	0,96	-14,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lemuridae	Eulemur mongoz	0,98	-15,9	1,16	5,19	131	26,0	26,8	28,3	N/A	1	13	5	N/A	N/A	N/A
Lemuridae	Eulemur rubriventer	0,68	-21,2	0,74	6,76	177	20,9	30,7	28,7	N/A	0	13	1	0	N/A	N/A
Lemuridae	Eulemur rubriventer	0,92	-21,3	0,74	6,76	177	20,9	30,7	28,7	N/A	0	13	1	0	N/A	N/A
Lemuridae	Eulemur rufus	0,97	-20,1	1,36	6,41	104	25,0	30,2	29,0	N/A	0	8	2	N/A	N/A	N/A
Lemuridae	Eulemur rufus	1,00	-21,3	1,36	6,41	104	25,0	30,2	29,0	N/A	0	8	2	N/A	N/A	N/A
Lemuridae	Hapalemur griseus	0,88	-23,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	40	1	0	No	No
Lemuridae	Lemur catta	0,84	-23,7	0,75	8,58	93	20,9	21,0	29,0	N/A	2	103	4	0	Yes	Yes
Lemuridae	Lemur catta	0,97	-23,7	0,75	8,58	93	20,9	21,0	29,0	N/A	2	103	4	0	Yes	Yes
Lemuridae	Lemur catta	0,91	-25,0	0,75	8,58	93	20,9	21,0	29,0	N/A	2	103	4	0	Yes	Yes
Lemuridae	Lemur catta	0,93	-25,0	0,75	8,58	93	20,9	21,0	29,0	N/A	2	103	4	0	Yes	Yes
Lorisidae	Arctocebus calabarensis	0,11	0,5	0,80	3,92	186	25,6	35,9	26,9	0,96	0	1	2	N/A	N/A	N/A
Lorisidae	Loris lydekkerianus	0,23	10,5	1,07	4,81	134	25,6	50,2	28,0	N/A	N/A	N/A	5	0	No	No
Lorisidae	Loris tardigradus	0,29	6,0	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,01	0	14	3	0,05	No	No
Lorisidae	Perodicticus potto	0,76	0,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	10	4	0,05	N/A	N/A
Pitheciidae	Pithecia chrysocephala	0,33	-2,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Pitheciidae	Pithecia pithecia	0,54	7,8	0,70	2,21	185	26,1	35,8	26,2	N/A	0	28	5	0,5	No	No
Tarsiidae	Tarsius spectrumgurskyae	0,38	1,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,05	N/A	N/A

Table S2: Mammal dataset. Or/Sub*: Order or Suborder /* ***Rs****: Reproductive seasonality (categories) /* ***Es - r****: Environmental seasonality (rainfall) /* ***Es - t****: Environmental seasonality (temperature) x100 /* ***Ep - r****: Environmental productivity (rainfall) /* ***Ep - t****: Environmental productivity (temperature) /* ***Eu - r****: Environmental unpredictability (rainfall) x100 /* ***Eu - t****: Environmental unpredictability (temperature) x100 /* ***Ir****: Intensity of reproductive effort x100 /* ***Fi****: Foraging innovations /* ***Ns****: Number of studies (foraging innovations) /* ***Db****: Diet breath /* ***Ap****: Allomaternal provisioning /* ***Inf - f****: Infanticide by females /* ***Inf - m****: Infanticide by males*

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Carnivora	Ailuropoda melanoleuca	5	30,8	0,99	2,58	67,6	9,8	25,7	39,5	1,97	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Carnivora	Ailurus fulgens	5	28,4	1,06	1,73	92,7	13,2	33,3	35,4	1,5	N/A	N/A	6	0	No	No
Carnivora	Arctictis binturong	2	9,8	0,61	0,79	206,3	25,5	39,3	25,6	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Arctocephalus australis	5	35,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	N/A	N/A
Carnivora	Arctocephalus pusillus	5	31,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	No	No
Carnivora	Arctogalidia trivirgata	1	10,9	0,64	0,31	214,1	26,7	39,2	25,6	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Arctonyx collaris	5	16,9	0,85	3,47	113,1	14	30	36,2	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Atilax paludinosus	4	8,9	1,09	1,21	67,8	21,8	44,4	30,2	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Bassariscus astutus	5	29,7	1,54	1,81	23,7	20,8	45,6	41,5	4,48	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Carnivora	Callorhinus ursinus	5	48,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,11	N/A	N/A	N/A	0	No	No
Carnivora	Canis latrans	4	39,7	0,92	4,12	48,2	3,9	34,6	49,4	7,42	N/A	N/A	1	1	Yes	No
Carnivora	Canis lupus	5	47,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	11,68	N/A	N/A	1	1	Yes	No
Carnivora	Canis mesomelas	4	9,2	1,25	1,11	44	21,8	40,5	31,5	N/A	N/A	N/A	2	1	Yes	No
Carnivora	Canis rufus	5	35,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Caracal caracal	2	5,5	2,32	2,19	27	23,8	29,4	38,3	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Cerdocyon thous	4	11,2	0,79	0,41	176,8	25,7	34,5	27,4	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Chrysocyon brachyurus	4	17,3	0,77	1,41	92,4	21,3	42,3	41,5	N/A	N/A	N/A	3	1	N/A	N/A
Carnivora	Civettictis civetta	3	6	0,97	0,61	91,3	25,2	42,5	25,8	1,63	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Carnivora	Crocuta crocuta	2	5,1	0,89	0,63	105,9	24,8	34	26,5	1,86	N/A	N/A	1	0	Yes	No
Carnivora	Crossarchus obscurus	4	6,8	0,94	0,51	123,7	26,5	40,2	29,3	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Cryptoprocta ferox	5	19	0,91	0,73	126,9	22,9	27,1	28,9	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Carnivora	Cuon alpinus	4	23,4	0,88	1,84	183,3	22,1	45,4	26	6,68	N/A	N/A	2	1	Yes	No
Carnivora	Cynictis penicillata	4	25,7	1,32	1,59	29,7	19	41,1	35,9	N/A	N/A	N/A	2	1	No	No
Carnivora	Eira barbara	1	4,5	0,7	0,43	152,6	25,2	33,6	29,9	4,6	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Enhydra lutris	2	47,9	0,76	2,24	115,7	5,5	35,9	40,2	1,76	N/A	N/A	2	0	No	Yes
Carnivora	Felis chaus	4	26,8	1,46	2,53	33,1	17,7	29,7	42,4	6,46	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Felis margarita	5	30,4	1,18	2,41	7,9	22,5	16,4	39,2	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Felis nigripes	4	24,7	1,36	1,65	27,5	19,3	41,1	36,6	N/A	N/A	N/A	1	0,1	N/A	N/A
Carnivora	Genetta genetta	3	7,5	1,44	1,57	28,1	21,5	28,8	35	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Carnivora	Gulo gulo	4	60,7	1,07	4,36	57,9	-3,7	27,6	46,2	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Carnivora	Halichoerus grypus	4	56,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,6	N/A	N/A	N/A	0	Yes	Yes
Carnivora	Helarctos malayanus	2	9,7	0,63	0,51	211,1	25,6	35	25	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Helogale parvula	3	7	1,45	0,92	43,6	21,5	35,2	27,4	N/A	N/A	N/A	2	1	Yes	No
Carnivora	Herpailurus yagouaroundi	1	3,2	N/A	N/A	85,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Hyaena hyaena	1	16,9	1,65	2,29	43,4	20,5	33,5	39,9	N/A	N/A	N/A	3	0	No	No
Carnivora	Ictonyx striatus	3	6,1	1,21	0,86	66,9	24,5	35,8	27,3	2,49	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Carnivora	Leopardus geoffroyi	4	33,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Carnivora	Leptailurus serval	3	1,5	1,31	1,43	37,2	20,4	39,7	36,4	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Lontra canadensis	5	47,6	0,54	2,59	122,4	4,9	34,2	44,6	2,65	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Carnivora	Lutra lutra	2	27,7	0,91	2,2	120,5	17,2	42,9	37,5	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Carnivora	Lutrogale perspicillata	4	11,9	0,64	1,15	193,8	25,6	38,5	25,6	N/A	N/A	N/A	1	0,5	N/A	N/A
Carnivora	Lycaon pictus	4	2,7	1,21	0,85	70	23,9	35,3	30,9	N/A	N/A	N/A	1	1	Yes	No
Carnivora	Lynx canadensis	5	53,8	0,47	3,67	70,7	2,7	35	48,3	N/A	N/A	N/A	1	N/A	No	Yes
Carnivora	Lynx lynx	5	49	0,66	3,03	57,3	6,2	39,9	47,2	1,77	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Lynx rufus	4	37,8	0,55	3,16	85,3	8,2	38,3	46,2	5,2	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Martes americana	5	52,9	0,74	3,05	105,1	4,4	35,9	46	N/A	N/A	N/A	3	N/A	No	No
Carnivora	Martes flavigula	5	20,7	0,77	1,99	171,3	21	40,1	30	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Martes martes	5	53,4	0,66	2,07	75,4	10,6	44,4	42,4	N/A	N/A	N/A	2	0,1	N/A	N/A
Carnivora	Martes pennanti	5	48,7	0,77	3,67	74,3	4,3	39,1	47,7	N/A	N/A	N/A	1	0	No	No
Carnivora	Meles meles	3	49,2	0,73	2,11	66,8	11,8	43	42,7	N/A	N/A	N/A	5	0	Yes	No
Carnivora	Melursus ursinus	4	18,3	1,25	1,28	116,9	25,4	48,3	32,6	N/A	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Carnivora	Mephitis mephitis	5	43,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	6,84	N/A	N/A	2	0	No	Yes
Carnivora	Mungos mungo	1	8,3	1,8	1,26	62	25,1	29,6	33	N/A	N/A	N/A	2	0,5	Yes	No
Carnivora	Mustela erminea	5	50,9	0,58	2,32	70,4	6,6	37,3	44,1	2,2	N/A	N/A	2	0	No	No
Carnivora	Mustela eversmanii	5	43,4	1,04	5,12	31,3	-2,2	25,8	49,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Mustela lutreola	5	54,3	0,58	3,47	50,4	6,2	40,1	51,2	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Mustela nigripes	5	40,8	0,89	3,63	23,9	7,3	35,7	50,5	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Mustela nivalis	5	51,8	0,93	3,32	58,3	6,1	32,3	43,4	14,15	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Mustela putorius	4	47,7	0,65	2,1	103,7	8,7	44	43,9	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Carnivora	Mustela sibirica	4	38,5	0,98	2,8	119,1	14,9	42	38,5	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Nasua narica	5	21,3	0,65	0,79	193,2	24,8	36,7	29,4	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Carnivora	Nasua nasua	4	11,6	0,7	0,58	162,3	24,9	31,8	32,2	N/A	N/A	N/A	3	0	No	Yes
Carnivora	Neofelis nebulosa	2	11,6	0,99	1,64	135,9	20	37,4	34	N/A	N/A	N/A	1	0,1	N/A	N/A
Carnivora	Neovison vison	4	48,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5,04	N/A	N/A	2	0	No	Yes
Carnivora	Nyctereutes procyonoides	4	38,3	0,86	3,47	121,3	8,5	38,8	42,6	7,88	N/A	N/A	4	0	No	No
Carnivora	Otocolobus manul	5	40,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Otocyon megalotis	4	12,6	1,32	1,13	42,6	21,8	40,5	30,8	N/A	N/A	N/A	3	0	No	No
Carnivora	Paguma larvata	3	15,3	0,78	1,07	197,1	23,5	40,9	30,6	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Carnivora	Panthera leo	1	3,4	1,13	0,87	71,4	23,8	35,9	30,7	1,04	N/A	N/A	1	1	No	Yes
Carnivora	Panthera tigris	2	21	1,1	2,26	136,4	18,5	38,6	34,1	1,82	N/A	N/A	1	0,1	No	Yes
Carnivora	Panthera uncia	4	40,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Paradoxurus hermaphroditus	2	12,1	0,69	0,44	207,1	26,2	41,4	26,2	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Phoca vitulina	5	54	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,86	N/A	N/A	N/A	N/A	No	No
Carnivora	Potos flavus	3	0,3	0,82	0,5	157,4	24,6	35,8	30,9	N/A	N/A	N/A	4	0	No	No
Carnivora	Prionailurus rubiginosus	2	14,6	1,18	1,01	106	26,4	49,6	31,2	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Prionailurus viverrinus	4	10,3	0,96	0,84	171,3	25	42,9	28,1	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Procyon cancrivorus	4	11,2	0,75	0,38	137,3	25,8	35,2	28,6	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Procyon lotor	4	33	1,48	1,76	63,9	21,3	45,8	38,6	3,63	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Carnivora	Proteles cristata	4	5,7	1,3	1,11	39,5	22,4	39,9	31,2	N/A	N/A	N/A	1	0	No	No

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Carnivora	Pteronura brasiliensis	4	8,5	0,68	0,38	170,4	25,6	29,9	30,8	N/A	N/A	N/A	2	0,05	No	Yes
Carnivora	Puma concolor	2	3,3	0,86	1,74	105,9	18,4	37,3	37,3	1,77	N/A	N/A	1	0	No	Yes
Carnivora	Speothos venaticus	2	7,3	0,74	0,45	155,9	25,1	32,6	31,6	N/A	N/A	N/A	3	1	Yes	No
Carnivora	Suricata suricatta	2	24,8	1,33	1,64	24,6	18,6	40,8	36,1	5,18	N/A	N/A	2	0,8	Yes	No
Carnivora	Tremarctos ornatus	4	5,5	0,86	0,77	82,7	18,7	33,1	37	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Urocyon cinereoargenteus	5	26,1	0,77	2,7	95,6	15,1	39,9	40,6	3,99	N/A	N/A	4	0,5	N/A	No
Carnivora	Ursus americanus	5	47,6	0,89	2,55	60,2	14,9	47,9	44,5	2,65	N/A	N/A	5	0	No	Yes
Carnivora	Ursus arctos	5	50,8	0,86	3,62	49,8	3,8	35,8	44,8	3,05	N/A	N/A	5	0	Yes	Yes
Carnivora	Ursus maritimus	5	65,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,52	N/A	N/A	2	0	No	Yes
Carnivora	Ursus thibetanus	4	28,3	1,01	2,06	138,5	17,9	37,1	35,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Vormela peregusna	5	40,6	1	3,03	18,8	15,8	30,1	44,5	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Carnivora	Vulpes cana	4	27,1	1,15	2,29	10,6	21,3	16,1	39,5	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Vulpes corsac	5	42	1,06	4,81	18,8	5,3	27	48,9	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Vulpes lagopus	5	65,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	Yes	Yes
Carnivora	Vulpes macrotis	5	32,8	1,21	2,51	22,5	15	51	45,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Vulpes rueppellii	5	24,6	1,51	2,57	7,9	22	17,9	41,3	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Carnivora	Vulpes velox	5	38,4	0,94	3,3	32,5	10,5	43,5	48,8	N/A	N/A	N/A	2	1	No	No
Carnivora	Vulpes vulpes	5	43,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	13,13	N/A	N/A	3	1	Yes	No
Carnivora	Vulpes zerda	5	25,7	2,91	2,14	4,8	24,9	10,3	39	N/A	N/A	N/A	2	1	No	No
Carnivora	Zalophus californianus	5	41,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,75	N/A	N/A	N/A	0	Yes	No
Lagomorpha	Brachylagus idahoensis	3	42,6	0,7	3,04	18,4	9,2	42,3	48,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Bunolagus monticularis	3	-31,6	0,9	1,83	15	15,4	48,7	38,8	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Caprolagus hispidus	4	27,7	1,26	1,75	154,3	22,3	42,5	35,7	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus alleni	3	27,6	1,74	1,93	23,6	22,3	46,2	41,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus americanus	3	52	0,44	3,36	94,7	5,6	33,6	46,7	7,97	N/A	N/A	N/A	0	No	No
Lagomorpha	Lepus arcticus	5	65,6	0,68	5,41	22	-14,6	8,8	44,9	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus brachyurus	2	36,3	0,82	2,89	146	13,7	38,8	40,6	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus californicus	3	33,7	0,8	3,09	54,6	11,8	45,5	48,6	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus callotis	4	24,6	1,4	1,78	41,1	16,7	49,6	39,5	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus capensis	2	1,3	1,64	2,12	15,3	22,5	23,6	37,6	10,88	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus comus	4	25,5	1,02	1,74	91,1	14,6	35,3	37,1	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus coreanus	4	38,4	1,14	4,03	96,1	7,2	42	43,4	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus corsicanus	2	39,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus europaeus	3	50	0,82	2,74	48,5	10	42,6	45,6	4,69	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus flavigularis	3	16,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus granatensis	2	39,9	0,95	1,93	58,7	14,3	51,9	43,1	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus insularis	3	24,5	N/A	N/A	54,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus mandshuricus	4	45,6	1,13	5,48	50,7	1,3	29,7	46,3	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus nigricollis	2	20,8	1,38	2,08	67,5	24,5	47,4	36,1	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus oiostolus	4	33,9	1,34	3,2	30,9	-0,8	16,7	38,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus othus	5	61,2	0,7	3,86	35,3	-2,6	28,2	52,3	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus saxatilis	3	-29,4	1,15	1,6	35,3	17,4	47	38,2	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Lagomorpha	Lepus sinensis	4	26,2	1,02	1,72	159,5	20,4	52,5	37,3	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus timidus	4	59,1	0,51	2,93	97,5	2,7	32	42,5	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus tolai	4	40,5	1,26	4,54	32,1	6,2	29,4	46,7	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus townsendii	4	45,4	0,89	3,87	36,6	5,5	39,7	51,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Lepus yarkandensis	4	39,3	1,13	4,2	6,6	9,5	14,9	43,9	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona alpina	4	46,3	1,35	5,47	25,2	-2	20,1	47,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona cansus	4	34,4	1,09	3,5	42,7	7,3	27,1	41,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona collaris	5	64,4	0,8	4,89	31,2	-5,9	24,7	52,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona coreana	4	41,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona curzoniae	4	34,1	1,35	3,19	30,8	-2	15,4	38,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	No	No
Lagomorpha	Ochotona dauurica	4	42,8	1,03	5,64	34,5	-3	23,1	48,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona erythrotis	4	36,3	1,19	3,21	26,7	0,6	15,8	38,2	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona gloveri	4	30,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona hoffmanni	4	48,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona hyperborea	4	56,9	0,67	5,1	59,4	-3,8	27,6	48,4	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona ladacensis	5	36	1,01	3,58	12,4	-2,8	11,6	39,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona macrotis	4	34,7	1,35	3,26	32,7	0,2	21,9	40	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona mantchurica	4	49,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona princeps	4	44,9	0,81	3,17	31,1	6,1	41,3	48,7	9,39	N/A	N/A	N/A	0	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona pusilla	4	50,5	0,59	5,2	23,2	3,2	32,9	53,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona roylei	4	32,3	1,15	2,93	41,2	-0,2	38,1	40,2	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona rufescens	4	32,2	1,05	3,06	23,2	15,9	37,8	43,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona rutila	4	41	0,85	3,79	33,6	1,7	36	47,9	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona thibetana	4	30,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Ochotona turuchanensis	4	66,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Oryctolagus cuniculus	2	44,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	8,4	N/A	N/A	2	0	Yes	No
Lagomorpha	Pentalagus furnessi	3	28,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Poelagus marjorita	2	-1,4	0,79	0,44	100,2	24,2	35,3	31,1	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Pronolagus crassicaudatus	2	-29,4	0,92	1,16	67,5	16,9	50,5	36,2	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Pronolagus randensis	1	-20,3	1,53	1,27	36,3	20	38,4	31,9	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Pronolagus rupestris	4	-16,8	1,32	1,4	47,2	19,4	42,7	33,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Romerolagus diazi	2	19,1	1,14	0,75	80,4	13,2	42	38,4	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus aquaticus	3	33,1	0,59	2,73	104,7	17,6	48	46,6	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus audubonii	3	33,6	1,19	2,83	29,7	13,5	47,8	46,1	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus bachmani	4	34,5	1,36	1,81	55,2	14,2	51,7	42,4	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus cunicularius	2	19,8	1,37	0,69	80,4	21,3	46	34,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus dicei	3	9,6	0,73	0,24	271,2	21	35,4	29,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus floridanus	3	28,2	0,93	1,68	127,6	19,1	39,4	35,5	6,02	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus mansuetus	4	25	N/A	N/A	55,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus nuttallii	4	42,2	0,9	3,32	28,9	6,8	41,6	49,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus obscurus	4	36,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus palustris	1	31,1	0,87	1,23	98,3	24,4	52,2	37,8	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Lagomorpha	Sylvilagus transitionalis	3	42,9	0,48	3,41	93,8	8,3	41,5	47	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Lagomorpha	Sylvilagus varynaensis	3	7,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Primates	Allenopithecus nigroviridis	2	0,17	0,45	0,22	144,1	25,2	28,6	22,2	N/A	0	6	N/A	N/A	N/A	N/A
Primates	Alouatta caraya	2	20,34	0,86	0,77	119,3	24,2	36,2	36,9	N/A	1	45	4	0	No	Yes
Primates	Alouatta seniculus	2	0,68	0,48	0,22	206,8	25,1	29,6	26,7	N/A	3	82	4	0	No	Yes
Primates	Aotus azarae	4	17,05	0,85	0,74	118,3	24,6	32,1	36,4	N/A	N/A	N/A	5	0,75	No	No
Primates	Ateles belzebuth	1	0,44	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	12	5	0	No	Yes
Primates	Ateles chamek	2	7,01	0,7	0,35	170,9	26,1	26,9	32	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Ateles geoffroyi	3	12,38	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,23	0	58	5	0	No	Yes
Primates	Ateles hybridus	2	8,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Ateles paniscus	2	2,06	0,67	0,22	192,4	25,6	37,5	27	N/A	0	30	5	0	No	No
Primates	Callimico goeldii	4	5,33	0,46	0,25	204,3	25,9	27,8	29,3	0,95	1	43	3	1	No	No
Primates	Callithrix geoffroyi	4	18,99	0,87	0,61	92,1	23,1	41,4	33,1	1,56	0	0	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Callithrix jacchus	2	6,58	1,18	0,36	84	26,3	45,1	29	1,51	0	161	5	1	Yes	No
Primates	Callithrix kuhlii	3	15,62	0,66	0,5	95,2	23,1	42,5	29,7	1,52	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Callithrix penicillata	4	12,68	0,96	0,53	119,8	23,9	36,3	35,2	N/A	0	0	4	1	N/A	N/A
Primates	Cebuella pygmaea	3	5,96	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,68	N/A	N/A	3	1	N/A	N/A
Primates	Cebus albifrons	2	0,82	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,69	0	13	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Cebus capucinus	2	8,74	0,63	0,3	232,5	24,8	31,3	27,5	0,52	2	60	6	0,5	No	Yes
Primates	Cebus olivaceus	3	4,78	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	18	6	0,5	No	Yes
Primates	Cercocebus atys	4	7,92	0,96	0,46	126,3	26,8	40	28,7	N/A	N/A	N/A	1	0	No	Yes
Primates	Cercocebus chrysogaster	2	2,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,62	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Primates	Cercocebus torquatus	1	4,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	32	6	N/A	No	Yes
Primates	Cercopithecus ascanius	3	2,71	0,73	0,37	116	24,1	25,4	24,7	N/A	0	26	7	0	No	Yes
Primates	Cercopithecus cephus	3	0,42	0,7	0,34	143	24,7	34,2	23,6	N/A	0	8	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Cercopithecus diana	3	6,65	0,89	0,36	160,8	26,1	39,1	26,7	N/A	0	28	6	0	N/A	N/A
Primates	Cercopithecus hamlyni	4	1,75	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	4	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Cercopithecus mitis	4	1,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	56	6	0	No	No
Primates	Cercopithecus mona	3	6,83	0,88	0,48	133	26,2	37,5	29	N/A	0	8	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Cercopithecus neglectus	2	1,11	0,74	0,33	105,6	22	41,1	28,1	0,57	0	17	6	0	N/A	N/A
Primates	Cercopithecus nictitans	3	1,69	0,68	0,35	177,5	24,6	34,5	25,5	N/A	0	7	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Cercopithecus petaurista	1	8,93	1,22	0,48	150,4	26,9	30,2	29,8	N/A	0	5	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Cheirogaleus medius	4	19,03	1,01	0,64	119,2	23,9	27,4	27,9	N/A	0	13	6	0	No	No
Primates	Chlorocebus aethiops	4	12,6	1,18	0,7	68,1	23,8	38,9	34,4	0,57	3	91	4	0	No	Yes
Primates	Chlorocebus pygerythrus	3	13,19	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,52	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Chlorocebus sabaeus	3	11,44	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,52	N/A	N/A	5	N/A	No	N/A
Primates	Colobus angolensis	2	4,16	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,33	0	16	1	N/A	N/A	N/A
Primates	Colobus guereza	2	5,15	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,29	0	42	5	0	No	Yes
Primates	Colobus polykomos	2	9,06	0,96	0,39	192,4	25,7	34,3	26,8	0,33	0	17	3	0	N/A	N/A
Primates	Daubentonia madagascariensis	2	18,79	0,94	0,6	135,8	24,4	28,5	27,7	1,17	3	52	3	N/A	N/A	N/A
Primates	Erythrocebus patas	4	7,97	1,24	0,91	62,3	22,3	40,6	28,9	0,88	0	33	4	0	No	Yes
Primates	Eulemur albifrons	5	15,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Primates	Eulemur collaris	5	24,08	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Primates	Eulemur coronatus	5	13,06	1,05	0,44	120,3	25,2	34,2	25,7	N/A	0	11	1	N/A	N/A	N/A
Primates	Eulemur fulvus	4	16,64	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	81	5	0	Yes	Yes
Primates	Eulemur macaco	4	13,94	0,99	0,42	149,6	24,7	29,1	26	N/A	0	32	5	0	Yes	Yes
Primates	Eulemur mongoz	4	16,11	1,16	0,52	131,4	26	26,8	28,3	N/A	1	13	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Eulemur rubriventer	4	18,45	0,74	0,68	176,9	20,9	30,7	28,7	N/A	0	13	1	0	N/A	N/A
Primates	Eulemur rufus	5	19,51	1,36	0,64	103,8	25	30,2	29	N/A	0	8	2	N/A	N/A	N/A
Primates	Galago moholi	4	13,46	1,18	0,92	74,5	21,7	31,8	29,3	N/A	0	14	2	N/A	N/A	N/A
Primates	Galago senegalensis	3	1,95	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,43	0	20	3	0	N/A	N/A
Primates	Gorilla gorilla	1	0,88	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,23	6	517	3	0	No	Yes
Primates	Hapalemur alaotrensis	3	17,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Primates	Hapalemur griseus	5	19,45	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	40	1	0	No	No
Primates	Hylobates lar	3	13,68	0,82	0,66	170,3	24,6	40,6	28,3	0,21	0	86	4	0,1	No	Yes
Primates	Lagothrix lagotricha	4	0,02	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	34	5	0	No	No
Primates	Lemur catta	4	23,05	0,75	0,86	93,1	20,9	21	29	N/A	2	103	4	0	Yes	Yes
Primates	Leontopithecus chrysomelas	3	15,01	0,53	0,48	125,7	23,8	40,8	29,3	N/A	1	46	5	N/A	Yes	N/A
Primates	Leontopithecus chrysopygus	2	21,99	0,64	0,92	109,5	20,2	40,2	41	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Leontopithecus rosalia	3	22,1	0,63	0,69	75,3	22,9	40,1	38,1	1,04	0	85	5	1	No	No
Primates	Lophocebus albigena	2	0,22	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,79	0	34	2	N/A	No	No
Primates	Loris lydekkerianus	3	13,75	1,07	0,48	134,1	25,6	50,2	28	N/A	N/A	N/A	5	0	No	No
Primates	Loris tardigradus	2	6,75	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,01	0	14	3	0,05	No	No
Primates	Macaca arctoides	1	17,16	0,92	0,87	161,5	23,8	29	31	0,51	1	48	7	0	No	Yes
Primates	Macaca cyclopis	4	23,91	0,92	1,33	169,8	16,7	52,2	37,3	N/A	0	12	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Macaca fascicularis	3	4,13	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,43	4	174	1	0	No	Yes
Primates	Macaca fuscata	4	35,88	0,72	3,04	134,8	11,1	38,5	41,3	0,45	17	253	6	0	No	Yes
Primates	Macaca maura	3	4,98	0,77	0,15	182,2	26,4	33	20,8	0,42	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Primates	Macaca mulatta	2	25,07	1,04	1,74	129,4	21,6	41,7	36,9	0,47	2	296	6	0	Yes	Yes
Primates	Macaca nemestrina	2	3,04	0,61	0,21	216,5	26,8	39,4	25	0,45	1	51	1	0	No	Yes
Primates	Macaca nigra	2	1,01	0,5	0,12	180,8	24,4	42,2	22,6	N/A	0	27	4	N/A	No	Yes
Primates	Macaca radiata	4	14,59	1,35	0,72	86,3	27	52,3	29,4	0,84	0	34	3	0	Yes	Yes
Primates	Macaca silenus	3	13,19	1,23	0,44	152,2	24,2	47	27,5	N/A	1	48	2	N/A	No	Yes
Primates	Macaca sylvanus	4	34,21	0,93	2,25	42,5	14,9	53,4	43,3	0,97	0	67	3	0	Yes	Yes
Primates	Mandrillus leucophaeus	3	5,21	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	18	5	N/A	No	Yes
Primates	Mandrillus sphinx	4	0,76	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,52	0	30	5	N/A	No	Yes
Primates	Mico argentatus	4	3,09	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	1	N/A	N/A
Primates	Microcebus murinus	4	18,95	1,1	0,73	102,4	24,1	25	29	N/A	0	66	6	0	No	No
Primates	Miopithecus talapoin	3	7,68	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,59	0	4	4	0	N/A	N/A
Primates	Mirza coquereli	5	18,34	1,2	0,69	100,6	23,9	26,4	28,3	N/A	0	3	5	N/A	No	Yes
Primates	Nasalis larvatus	2	1,42	0,49	0,14	223,5	26,4	35,2	21,4	0,54	0	17	4	0	No	Yes
Primates	Nomascus leucogenys	1	20,91	1,02	1,18	135,8	22,7	40,1	33,8	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Primates	Nycticebus coucang	2	0,27	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,06	0	37	3	0	N/A	N/A
Primates	Otolemur crassicaudatus	5	14,71	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,4	2	36	3	N/A	Yes	Yes

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Primates	Otolemur garnettii	4	4,61	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,44	0	12	5	N/A	Yes	Yes
Primates	Pan paniscus	2	1,66	0,54	0,2	137,4	25,5	32,7	21,8	0,32	6	225	5	0,05	No	No
Primates	Pan troglodytes	1	2,2	0,85	0,39	118,1	23,9	34,7	25,9	0,24	140	755	6	0,05	Yes	Yes
Primates	Papio anubis	1	8,04	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,57	6	43	2	0	No	Yes
Primates	Papio cynocephalus	2	5,96	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,59	0	114	1	0	Yes	Yes
Primates	Papio hamadryas	2	12,72	1,22	1,03	28,9	22,6	33,4	29,6	0,67	2	78	7	0,013	No	Yes
Primates	Papio papio	2	10,83	1,55	0,92	89,9	27,8	26,5	34,1	0,57	5	8	6	N/A	No	N/A
Primates	Papio ursinus	3	24,42	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,55	2	22	1	0,013	Yes	Yes
Primates	Perodicticus potto	4	1,77	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	10	4	0,05	N/A	N/A
Primates	Pithecia pithecia	3	2,92	0,7	0,22	185,1	26,1	35,8	26,2	N/A	0	28	5	0,5	No	No
Primates	Pongo pygmaeus	2	1,33	0,42	0,11	254,3	26,3	32,3	20,4	0,35	14	321	4	0	No	No
Primates	Propithecus coquereli	5	15,49	1	0,47	148,6	25,4	29,3	27,8	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Primates	Propithecus verreauxi	5	22,63	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	41	4	0	No	Yes
Primates	Pygathrix nemaeus	3	16,63	0,93	0,98	163,9	24	34,7	32,4	N/A	0	25	4	0	No	Yes
Primates	Saguinus bicolor	2	1,74	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Saguinus geoffroyi	2	6,88	0,48	0,2	333,9	25,7	26,5	25,5	N/A	0	0	5	0,75	N/A	N/A
Primates	Saguinus imperator	4	9,23	0,6	0,32	182,1	25,6	27,3	33,2	N/A	0	16	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Saguinus labiatus	5	6,4	0,65	0,23	194,8	26,4	28,2	29,4	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Saguinus leucopus	4	6,3	0,57	0,19	207,4	23	30,5	26,4	N/A	0	3	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Saguinus midas	4	0,17	0,71	0,22	186,5	26,1	35,2	25,8	N/A	0	17	5	N/A	N/A	N/A
Primates	Saguinus mystax	2	6,23	0,5	0,21	192,3	26,6	28,3	29,9	N/A	1	46	5	0,75	No	No
Primates	Saguinus oedipus	3	9,22	0,69	0,18	154,3	26,6	33,2	25	0,93	0	153	5	0,75	No	No
Primates	Saimiri boliviensis	5	11,05	0,63	0,31	157,5	24,6	28,4	32,4	N/A	0	36	2	N/A	N/A	N/A
Primates	Saimiri sciureus	5	0,64	0,58	0,24	213,4	25,4	31,7	26,5	0,91	2	89	6	0	No	Yes
Primates	Sapajus apella	2	10,77	N/A	N/A	127,1	N/A	N/A	N/A	0,65	35	249	6	0,5	No	Yes
Primates	Sapajus libidinosus	3	18,08	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Sapajus nigritus	4	23,1	N/A	N/A	124,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	6	N/A	No	Yes
Primates	Sapajus xanthosternos	2	14,09	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Primates	Semnopithecus entellus	4	23,49	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,38	4	98	1	N/A	Yes	Yes
Primates	Semnopithecus priam	1	9,91	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,39	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Primates	Tarsius syrichta	3	9,07	0,6	0,25	204,2	26,2	42,9	27,3	N/A	0	10	2	N/A	N/A	N/A
Primates	Theropithecus gelada	2	10,95	1,27	0,55	75,9	19,9	45,5	32,4	0,54	0	34	4	0	No	Yes
Primates	Trachypithecus auratus	1	7,41	0,79	0,19	206	25,8	52,9	18,8	N/A	0	2	4	N/A	N/A	N/A
Primates	Varecia rubra	5	15,44	0,58	0,59	195	23,4	26,1	27,5	6,9	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Primates	Varecia variegata	5	19,18	0,68	0,75	184,8	21,8	29,1	29,5	6,56	0	57	1	0	No	Yes
Rodentia	Acomys cahirinus	3	19,56	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4,44	N/A	N/A	3	0	Yes	Yes
Rodentia	Acomys cilicicus	3	36,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Acomys spinosissimus	4	-15,08	1,26	0,88	85,5	22	39,8	29,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Aethomys chrysophilus	2	-16,74	1,34	1,24	55,3	20,8	41,6	31,8	4,72	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Akodon azarae	4	-29,65	0,67	1,75	63,3	16,1	51,2	41,7	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Allactaga sibirica	4	45,62	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Allocricetulus curtatus	4	47,52	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Rodentia	Ammospermophilus leucurus	4	33,5	1,42	1,79	12,5	19	40,1	40,2	9,33	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Anomalurus derbianus	4	-4,44	0,75	0,39	160,1	24,4	34,9	25,8	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Aplodontia rufa	4	43,22	1,15	1,82	89,3	10,6	53	43,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Apodemus agrarius	3	41,83	0,93	3,23	87,1	8,6	40,9	45,8	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Apodemus argenteus	4	38,25	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Apodemus flavicollis	4	51,12	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	8,43	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Apodemus speciosus	4	38,25	0,79	2,84	150,4	13	39,1	40,7	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Apodemus sylvaticus	3	47,53	0,5	1,59	95,7	8,5	37,1	40,6	N/A	N/A	N/A	2	N/A	Yes	Yes
Rodentia	Arborimus longicaudus	2	43,6	0,93	1,83	113,7	10,3	48,9	41,8	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Arvicola amphibius	3	51,2	0,65	2,56	68,4	7,2	40,6	46,6	N/A	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Atherurus africanus	2	-0,05	0,67	0,32	175,7	24,2	34	25	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Bandicota indica	1	20,02	1,05	1,58	142,2	23	50,5	34,5	9,9	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Callosciurus prevostii	2	0,55	0,52	0,15	234,7	26,5	33,3	22,3	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Callospermophilus lateralis	5	44,51	N/A	N/A	28,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	7	0	N/A	N/A
Rodentia	Calomyscus bailwardi	4	31,58	0,9	3,28	24,8	13,1	35	42,9	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Calomyscus mystax	4	36,22	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Capromys pilorides	2	21,51	0,87	0,75	106	25,3	46,6	31,1	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Castor canadensis	4	47,57	0,85	3,24	125,6	5	37,6	45,6	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A
Rodentia	Castor fiber	5	57,14	0,63	3,65	54,5	5,1	37,7	49,7	4,42	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Cavia aperea	2	-14,21	0,76	0,6	121,7	18,9	38,5	30,5	N/A	N/A	N/A	N/A	0	No	No
Rodentia	Cavia magna	3	-30,42	0,45	1,3	113,5	18,5	37,6	38,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	No	No
Rodentia	Chaetodipus baileyi	4	28,82	1,41	2,12	17,3	21,5	46,1	42,3	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Chaetodipus formosus	4	34,22	1,19	2,83	20,8	12,6	51,6	47,1	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Chaetodipus hispidus	1	33,2	1,11	2,35	38,9	16,1	49,8	43,5	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Chaetodipus intermedius	4	32,22	1,13	2,66	21,5	16,6	51,2	44,4	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Chaetodipus nelsoni	4	26,77	1,28	2	27,4	18,4	51,9	42,3	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Chaetodipus penicillatus	4	29,59	1,33	2,6	19,1	16,9	53,9	45,6	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Chinchilla chinchilla	4	-23,78	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Chinchilla lanigera	4	-30,39	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0	N/A	N/A
Rodentia	Coendou prehensilis	4	-8,43	0,72	0,36	148,5	25,5	33,7	29,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Conilurus penicillatus	3	-12,88	1,3	1,01	94,5	27	39,9	34	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Cremnomys cutchicus	4	18,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Cricetomys gambianus	2	-6,06	1,01	0,59	84	23,7	41,9	26	N/A	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Cricetus cricetus	4	51,6	0,62	4,5	36	4,8	36,7	52,5	32,66	N/A	N/A	6	0	N/A	N/A
Rodentia	Ctenodactylus gundi	4	33,37	1,04	2,53	15,3	19	43,6	42,2	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Ctenomys opimus	4	-20,97	1,42	1,08	18,8	6,7	22,4	36,3	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Ctenomys peruanus	4	-15,83	1,21	0,78	32,7	5,4	30,2	35	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Cuniculus paca	2	-3,86	0,71	0,51	161,3	24,9	33	31,4	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Rodentia	Cuniculus taczanowskii	1	-2,36	0,6	0,24	134,9	18,4	32,7	29,7	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Cynomys gunnisoni	5	36,36	0,81	3,03	25,8	9,3	45,9	45,1	N/A	N/A	N/A	2	0	Yes	No
Rodentia	Cynomys leucurus	5	41,59	0,59	3,41	24,8	5,1	37	49,4	N/A	N/A	N/A	1	0	No	No
Rodentia	Cynomys ludovicianus	5	39,25	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5,17	N/A	N/A	2	0	Yes	Yes

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Rodentia	Dasymys incomtus	4	-10,56	1,01	0,9	72,3	18,7	43,4	32,8	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dasyprocta azarae	1	-22,96	0,83	0,74	140,7	24,2	31,2	36,7	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dasyprocta cristata	1	-6,77	0,7	0,22	195,8	25,5	38,1	26,5	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dasyprocta fuliginosa	1	-1,56	0,63	0,23	173,8	26,1	33,8	27,2	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dasyprocta leporina	2	-6,31	0,73	0,23	195,8	26,6	34,3	25,8	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dasyprocta mexicana	4	18,07	0,98	0,79	163,6	24,4	40,3	33,9	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dasyprocta punctata	2	-1,57	0,79	0,58	151,3	24	34,4	32,9	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Rodentia	Dendromus melanotis	4	-11,44	0,93	0,69	104,5	21	38,8	29	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Desmodillus auricularis	2	-24,93	1,37	1,61	24,3	19,1	39,8	35	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dicrostonyx groenlandicus	5	68,22	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	9,13	N/A	N/A	3	N/A	Yes	Yes
Rodentia	Dicrostonyx torquatus	4	65,46	0,61	6,98	22,1	-13,7	11,1	47,5	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dinomys branickii	4	-3,97	0,52	0,26	197,4	24,7	28,2	29,2	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dipodomys heermanni	2	36,65	1,5	1,98	35,9	15,1	53,9	43,8	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Rodentia	Dipodomys merriami	4	30,82	1,63	1,73	16,5	20,7	43,4	41,3	5,54	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Dipodomys microps	4	38,81	0,82	3,01	20,5	9,7	46,3	48,4	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Dipodomys ordii	3	34,94	1,01	3,1	29	11,4	45,8	47,7	N/A	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Dipodomys spectabilis	3	29,4	1,25	2,06	27,3	16,1	49,9	41,5	N/A	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Dolichotis patagonum	4	-36,67	1,05	1,97	18,6	13	44,4	40,7	N/A	N/A	N/A	N/A	0	No	No
Rodentia	Dremomys lokriah	4	25,04	1,23	1,57	211,2	15,8	40,7	33,3	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Dryomys nitedula	4	42,31	0,71	3,38	40,5	9,7	41,9	48,2	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Eliomys melanurus	4	26,74	1,44	2,52	19,1	18,8	27,8	41,6	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Eliomys quercinus	4	42,91	0,72	3	52,2	9,9	45,5	47,3	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Ellobius talpinus	4	47	0,63	4,75	22	6,5	34,5	52,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Erethizon dorsatum	4	49,77	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0,51	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Fukomys damarensis	1	-18,37	N/A	N/A	42,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	No	N/A
Rodentia	Fukomys ochraceocinereus	4	4,7	N/A	N/A	120,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Funambulus palmarum	2	16,15	1,34	1,45	89,6	25,9	47,1	34,4	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Funambulus pennantii	3	24,6	1,13	1,4	95,7	25,3	47,7	31,8	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Galea musteloides	1	-26,77	1,15	1,67	32,6	15,1	40,1	40,6	N/A	N/A	N/A	2	0	No	No
Rodentia	Geocapromys brownii	1	18,11	1	0,4	184	24	56,6	29,9	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Geocapromys ingrahami	1	22,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,65	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Geomys bursarius	3	38,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2,96	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Rodentia	Gerbilliscus brantsii	2	-24,39	1,3	1,54	40,4	19,9	39,5	36,5	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Gerbilliscus leucogaster	2	-19,25	1,21	1,08	67,7	21,6	34,1	30,4	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Gerbillurus paeba	2	-24,89	1,15	1,24	45,9	20	47	35,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Gerbillus campestris	3	28,26	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Gerbillus gerbillus	2	21,6	1,99	2,08	5,5	22,4	20,7	41,2	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Gerbillus nanus	4	21,7	2,18	2,28	9,4	24,3	17	39,1	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Gerbillus pyramidum	4	25	2,7	1,79	8,1	26,1	10,1	38,8	4,87	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Glaucomys sabrinus	5	51,45	0,69	3,28	46,9	7,9	42	48,3	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Glaucomys volans	4	30,9	1,03	1,96	102,7	17,3	43,2	37,9	5,76	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Glis glis	4	45,93	0,79	2,75	63,6	12,4	45,6	45,7	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Rodentia	Grammomys dolichurus	3	-11,3	1,07	0,71	82,2	21,8	36,9	28,1	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Graphiurus murinus	4	-10,12	0,98	0,86	72,6	19,8	45,7	30,7	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Heterocephalus glaber	1	4,45	1,39	0,55	31,2	26	38,3	27	N/A	N/A	N/A	2	N/A	Yes	No
Rodentia	Heteromys desmarestianus	3	12,8	0,82	0,48	182,9	23,5	35,6	29,9	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Hydrochoerus hydrochaeris	2	-13,51	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3,87	N/A	N/A	2	0	Yes	No
Rodentia	Hydromys chrysogaster	3	-22,13	0,83	0,97	132	24,8	39,9	31,6	8,62	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Hylaeamys megacephalus	1	38,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	8,84	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Hylopetes alboniger	4	20,24	1,11	1,75	175,2	16,7	38,9	35,5	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Hypogeomys antimena	4	-20,06	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Hystrix africaeaustralis	2	-17,01	1,21	1,11	65,2	21,1	36,3	30,6	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Hystrix cristata	3	16,46	1,3	1,56	45,9	23,5	33,3	37,1	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Hystrix indica	2	24,7	1,54	2,47	42	20,7	29,7	37,4	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Ictidomys tridecemlineatus	5	41,11	N/A	N/A	29,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5	0	No	Yes
Rodentia	Jaculus jaculus	4	24,04	2,1	1,36	17,4	26,7	21,3	36,6	3,35	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Kerodon rupestris	2	-9,78	1,19	0,41	70,4	25,3	46,5	29	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Lagidium viscacia	5	-12,2	1,23	1,65	37,9	9,8	41,7	39	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Lagostomus maximus	4	-29,96	0,91	1,78	53,4	17,8	46,9	42,6	1,41	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Lagurus lagurus	3	48,93	0,6	4,46	47,1	-0,1	35,4	47,6	6,46	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Rodentia	Lemmiscus curtatus	2	44,1	0,88	3,48	27,9	6,2	40,5	50,6	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Lemmus lemmus	3	67,92	0,65	3,27	62	-0,1	36,1	50,6	N/A	N/A	N/A	4	0	Yes	No
Rodentia	Lemniscomys barbarus	3	6,01	0,91	2,51	29,6	15,8	50,3	44	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Lemniscomys striatus	2	0,99	1,12	0,53	120,1	23,7	32,8	30,3	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Leporillus conditor	2	-30,53	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Malacothrix typica	4	-21,23	1,38	1,69	21,7	18,7	41,1	35,9	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Marmota baibacina	5	48,67	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Marmota bobak	5	51,45	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Marmota caligata	5	57,58	0,82	4,51	38,1	-4,3	27,3	51,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	Yes	Yes
Rodentia	Marmota caudata	4	37,7	0,91	3,43	34,4	3,2	38,6	45,4	N/A	N/A	N/A	4	N/A	No	Yes
Rodentia	Marmota flaviventris	5	42,67	0,92	3,6	32	7,5	40,2	51,2	9,76	N/A	N/A	1	0	Yes	No
Rodentia	Marmota marmota	5	46,15	0,61	2,83	78,8	5,8	40,6	48,7	N/A	N/A	N/A	1	0	No	Yes
Rodentia	Marmota monax	5	48,68	0,59	4,47	60,1	2	32,1	50,7	2,94	N/A	N/A	2	0	No	No
Rodentia	Marmota vancouverensis	5	48,95	0,79	1,92	192,3	7,1	42	41,4	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Melomys burtoni	3	-22,08	1,18	0,87	109,5	26,2	37,3	32,5	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Meriones hurrianae	4	27,18	1,41	2,5	37,1	24	48,3	39,6	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Meriones libycus	3	34,37	1,93	2,41	4,9	22,4	12,9	40	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Meriones meridianus	3	39,67	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Meriones persicus	4	33,27	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Meriones tamariscinus	3	43,78	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Meriones unguiculatus	4	45,12	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	7,3	N/A	N/A	3	0	Yes	Yes
Rodentia	Mesocricetus auratus	3	36,76	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	21,21	N/A	N/A	N/A	N/A	Yes	No
Rodentia	Microdipodops megacephalus	4	40,82	1,2	3,01	32,9	8,1	48	48,4	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Rodentia	Micromys minutus	3	43,32	0,88	2,81	130,9	12,4	41,5	42,2	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Rodentia	Microtus agrestis	3	54,77	0,56	2,38	86	5,7	38	45,6	11,26	N/A	N/A	3	N/A	Yes	No
Rodentia	Microtus arvalis	4	50,72	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	11,11	N/A	N/A	1	0	No	Yes
Rodentia	Microtus californicus	3	37,02	1,54	2,49	35	13	57	45,8	14,91	N/A	N/A	3	0	No	Yes
Rodentia	Microtus gregalis	4	56,32	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Microtus guentheri	1	38,24	1,02	2,44	43,8	14,8	42,4	43,4	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Microtus longicaudus	4	50,17	1,15	2,83	37,8	10,8	49,1	46,6	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Microtus middendorffii	4	69,39	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Microtus montanus	3	42,95	1,18	2,88	24,8	10,9	50	47	7,08	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Microtus ochrogaster	2	42,53	0,85	3,61	45,2	11	46	49,9	8,32	N/A	N/A	3	0	Yes	Yes
Rodentia	Microtus oeconomus	3	58,24	0,59	3,92	75,9	-0,1	30,9	46,4	14,35	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Microtus pennsylvanicus	2	51,44	0,55	3,26	84,5	7,6	39,2	46,2	12,92	N/A	N/A	3	0	Yes	Yes
Rodentia	Microtus richardsoni	4	45,98	0,87	2,82	68,8	5,2	41,8	47,5	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Microtus townsendii	4	45,56	0,8	1,88	161,7	8,3	44,7	41,9	N/A	N/A	N/A	2	0	Yes	No
Rodentia	Mus booduga	2	19,75	1,34	1,11	199,8	25,6	45,5	30,8	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Mus minutoides	1	-24,47	1,01	0,82	82,8	21,9	39,4	30,3	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Mus musculus	2	28,8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	15,56	N/A	N/A	6	0	Yes	Yes
Rodentia	Muscardinus avellanarius	4	47,96	0,7	2,36	67,2	9,9	44	45,5	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myocastor coypus	1	-35,41	0,64	1,23	118,2	11,8	38,4	37,8	7,81	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myodes centralis	4	42,47	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myodes gapperi	3	47,63	0,58	3,87	58,1	5,2	35,8	50,1	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myodes glareolus	4	53,56	0,6	2,66	60,5	6,7	39,8	47,2	N/A	N/A	N/A	4	0	Yes	Yes
Rodentia	Myodes rufocanus	4	53,95	0,54	3,46	89,5	3,1	34,4	43,6	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Rodentia	Myodes rutilus	4	55,73	0,59	3,41	80,3	0,6	35,6	47,4	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Myoprocta acouchy	3	-0,5	0,71	0,22	188,3	26,1	35,6	25,9	2,72	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myoprocta pratti	2	-2,12	0,49	0,22	214,9	26,2	28	26,6	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myopus schisticolor	4	57,75	0,62	4,92	50,7	-3,3	32,9	47,6	15,51	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myospalax myospalax	5	52,28	0,61	5,08	30,8	1,4	34,5	51,8	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Myospalax psilurus	4	42,53	1,3	5,23	37,1	3,2	27,2	45,6	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Napaeozapus insignis	4	44,4	0,48	3,94	73,6	4,8	36,2	49	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Neotoma cinerea	4	50,09	0,9	3,48	44,9	3,7	37,5	49,2	N/A	N/A	N/A	4	0	No	No
Rodentia	Neotoma floridana	3	35,43	0,74	3,39	64,6	12,3	42,7	49,8	4,48	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Neotoma fuscipes	3	37,83	1,22	2	79,1	11,6	54,4	43,5	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Neotoma micropus	3	29,86	1,08	2,71	35,5	17	54	45,7	4,36	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Notomys alexis	2	-25,59	1,45	2,02	17	22,3	48	42,3	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Ochrotomys nuttalli	4	33,05	0,57	2,77	104,2	16,3	45,1	46,6	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Rodentia	Octodon degus	4	-31,83	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5,74	N/A	N/A	4	0,33	No	No
Rodentia	Ondatra zibethicus	3	48,69	0,58	3,35	45,6	9,1	41,4	47,2	8,17	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Onychomys leucogaster	4	38,2	0,94	3,54	32,3	9,3	44,1	49,9	6,76	N/A	N/A	3	0,5	N/A	N/A
Rodentia	Otomys angoniensis	3	-15,42	1,12	0,97	72,6	20,1	35,7	29,9	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Otomys irroratus	2	-25,97	1,23	1,19	71,1	18	47,7	36,1	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Otomys typus	1	2,52	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Otospermophilus variegatus	4	29,99	N/A	N/A	32,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Rodentia	Paraxerus palliatus	4	-12,11	1,09	0,59	95,7	25,4	48,5	24	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Pedetes capensis	2	-15,49	1,29	1,29	55,1	20,7	34,8	32,9	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Perognathus fasciatus	4	44,7	0,89	4,11	29,5	5,3	37,5	53	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Perognathus longimembris	4	35,77	1,68	2,31	22,9	16,6	48	43,9	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Perognathus parvus	4	43,39	0,96	3,03	26,9	8,2	44,6	48,4	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Peromyscus californicus	3	40,92	1,5	1,77	38,7	13,8	56,6	43,5	4,3	N/A	N/A	5	0	Yes	Yes
Rodentia	Peromyscus difficilis	4	22,46	1,38	1,6	44,1	17,4	50,5	39,8	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Peromyscus eremicus	2	29,7	1,66	1,8	13,6	21,7	43,5	40,5	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Peromyscus leucopus	3	33,49	0,67	2,98	82,4	12,6	42,2	43,5	9,96	N/A	N/A	4	0	Yes	Yes
Rodentia	Peromyscus maniculatus	2	40,92	1,14	2,43	66,6	12,7	40,8	42,3	N/A	N/A	N/A	4	0	Yes	Yes
Rodentia	Peromyscus polionotus	2	30,55	0,7	1,88	115,6	21,1	47,4	41,9	7,68	N/A	N/A	4	0	No	No
Rodentia	Petaurista magnificus	5	27,68	1,17	1,59	168,7	14,1	37,2	32,5	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Phenacomys intermedius	4	47	1,05	2,77	86,4	6,3	43	46,6	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Phloeomys pallidus	1	16,84	1,14	0,43	237,8	24,7	44	29,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Phodopus roborovskii	2	44,82	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	23,35	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Phodopus sungorus	3	50,89	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	Yes	Yes
Rodentia	Poliocitellus franklinii	5	46,37	N/A	N/A	50,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	7	0	No	Yes
Rodentia	Praomys morio	1	4,46	0,67	0,32	222	23,5	34,5	25,7	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Proechimys semispinosus	2	11,5	0,64	0,26	245,7	25,1	32,1	27,1	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Pseudomys australis	1	-28,98	0,86	2,15	9,7	20,9	50	42,7	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Pseudomys fieldi	4	-24,87	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Pseudomys higginsi	4	-42,19	0,52	1,09	79,7	10,5	41,2	36	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Pseudomys johnsoni	4	-16,35	1,65	1,53	46,4	26,1	44,8	40	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Pseudomys novaehollandiae	3	-35,32	0,71	1,35	69,9	14,6	49,9	36,4	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Pteromys volans	4	54,53	0,69	4,48	53,6	0,9	33,4	49	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Pteromyscus pulverulentus	2	1,22	0,54	0,2	221,7	26,2	37,6	24,9	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Punomys lemminus	4	-14,82	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Rattus exulans	2	12,96	0,61	0,36	248,5	26,4	33,3	22,2	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Rattus fuscipes	3	-26,98	1,17	1,28	52,2	16,3	44,7	37,9	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Rattus norvegicus	2	44,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	19,4	N/A	N/A	1	0	Yes	Yes
Rodentia	Rattus rattus	2	21,2	1,25	2,27	51,2	18,2	31,4	39	10,32	N/A	N/A	5	0	N/A	N/A
Rodentia	Ratufa bicolor	4	10,07	0,75	0,58	208,6	25,7	44,9	22,2	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Reithrodontomys humulis	3	33,43	0,58	2,7	103,4	16,8	45,8	46,2	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Reithrodontomys megalotis	3	33,28	1,14	3,13	39,4	11,3	46,1	47,4	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Reithrodontomys montanus	1	36,23	0,95	3,18	40,8	13,4	48,5	47,9	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Rhabdomys pumilio	4	-16,35	1,11	0,74	79,2	19,7	41,4	26,7	7,95	N/A	N/A	4	0	Yes	Yes
Rodentia	Rhizomys pruinosus	2	14,85	1,09	1,7	134,6	17,7	42,3	34,1	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Rhizomys sinensis	2	27,13	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Rhizomys sumatrensis	4	12,29	0,74	0,6	185,3	25,2	37,6	27,2	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Rhombomys opimus	4	38,35	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Saccostomus campestris	3	-19,68	1,25	1,01	76,5	22,7	37,9	30,2	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Salpingotus crassicauda	4	44,68	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Rodentia	Sciurus aberti	4	33,12	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Sciurus carolinensis	4	39,17	0,53	3,81	78,9	7,9	38,9	49,1	N/A	N/A	N/A	4	0	No	Yes
Rodentia	Sciurus griseus	4	40,41	1,22	2,18	68,7	11,4	53,2	44,6	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Sciurus niger	2	38,45	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	6	0	N/A	N/A
Rodentia	Sciurus vulgaris	4	53,43	0,61	2,33	68,6	9,7	42,5	44,9	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Sekeetamys calurus	4	25,29	1,17	2,35	6,6	23,3	14,5	40,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Sicista betulina	4	56,24	0,57	2,8	76,1	5,7	40	48,6	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Sigmodon hispidus	2	24,06	1,03	2,47	41,6	20,8	51,9	44,9	7,25	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Spalax microphthalmus	4	48,94	0,55	4	40,4	7,3	43,1	52,8	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Spermophilus citellus	5	45,52	0,62	2,83	48,3	10	43,7	47,3	N/A	N/A	N/A	4	N/A	No	No
Rodentia	Spermophilus dauricus	5	43,33	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Spermophilus erythrogenys	5	48,56	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Spermophilus fulvus	4	41,67	0,89	3,94	15,2	11,2	33,2	48,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	No	N/A
Rodentia	Spermophilus pygmaeus	5	47,97	0,56	4,79	21,8	6,6	35,9	52,7	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Spermophilus suslicus	5	50,49	0,58	3,62	46,7	6,3	40,1	52	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Steatomys pratensis	4	-10,75	0,99	0,78	95,7	22,7	35,2	28,6	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Stylodipus telum	4	46,15	0,63	4,52	16,9	7,8	32,6	50,5	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Synaptomys borealis	4	55,83	0,5	4,43	66,1	0	31,2	49,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Synaptomys cooperi	3	42,99	0,49	3,34	97,2	9	37,7	46,9	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Tamias striatus	4	40,78	0,56	3,9	77,6	7,6	39,6	49,7	8,15	N/A	N/A	5	0	No	No
Rodentia	Tamiasciurus hudsonicus	4	50,04	1,04	3,22	73,4	9	42,4	45,8	6,93	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Tamiops swinhoei	4	28,36	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Tatera indica	2	20,87	1,18	1,59	95,1	25,1	45,6	33,2	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Thallomys paedulcus	4	-11,04	1,23	0,87	71,1	22,5	36,9	29,7	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Thomomys bottae	3	32,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Thomomys bulbivorus	4	44,87	0,91	1,85	105,8	10,6	48,5	42,9	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Rodentia	Thomomys monticola	4	39,41	1,26	2,57	57,6	11,1	55,9	47,1	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Thomomys talpoides	4	44,59	0,98	3,08	35,2	9,4	45,5	46,6	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Rodentia	Thomomys townsendii	4	41,45	0,95	2,96	23,5	8,7	45,3	48,8	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Thrichomys apereoides	2	-14,22	1,17	0,45	77,4	25	45,6	30,3	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Thryonomys gregorianus	4	-4,74	1,13	0,73	76,9	21,9	38,5	28,9	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Thryonomys swinderianus	3	-8,62	0,97	0,69	102,9	23,5	37	28,9	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Urocitellus columbianus	5	49,15	N/A	N/A	53,9	N/A	N/A	N/A	7,59	N/A	N/A	7	0	Yes	Yes
Rodentia	Urocitellus parryii	5	63,39	N/A	N/A	26,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	0	No	Yes
Rodentia	Urocitellus richardsonii	5	49,39	N/A	N/A	33,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	5	N/A	Yes	No
Rodentia	Urocitellus townsendii	5	46,32	N/A	N/A	18,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	No	Yes
Rodentia	Urocitellus undulatus	5	53,49	N/A	N/A	20,7	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	6	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Urocitellus washingtoni	5	46,42	N/A	N/A	21,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Uromys caudimaculatus	4	-9,25	0,55	0,43	219,3	25,9	34,9	25,2	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Xerus erythropus	1	12,21	1,35	1,26	45,8	22,6	44,1	34,5	N/A	N/A	N/A	6	0	N/A	N/A
Rodentia	Xerus inauris	2	-24,11	1,36	1,7	26,2	19,3	40,8	36,8	N/A	N/A	N/A	6	N/A	No	No
Rodentia	Zapus hudsonius	4	48,34	0,62	4,36	55,2	2	32,9	50,8	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Rodentia	Zapus princeps	4	47,4	0,87	3,63	29,9	6,7	39,9	48,5	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Zapus trinotatus	4	43,73	0,75	2,09	143,4	6,3	43,6	43,4	N/A	N/A	N/A	4	0	N/A	N/A
Rodentia	Zelotomys woosnami	4	-22,56	1,46	1,6	29,2	21,4	35	34,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Rodentia	Zyzomys pedunculatus	2	-22,81	1,07	2,18	18,5	20,2	57,3	45,8	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Addax nasomaculatus	2	20,5	1,7	1,91	8,6	23,8	23,1	39,9	N/A	N/A	N/A	N/A	0	N/A	N/A
Ruminantia	Aepyceros melampus	2	-12,9	1,46	0,86	45,6	19,7	32,4	22,2	1,41	N/A	N/A	1	0	No	No
Ruminantia	Alcelaphus buselaphus	2	5,8	1,03	0,83	78,3	22,1	42,5	31,3	1,47	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Alces alces	4	58,5	0,59	3,72	49	4	34,3	50,7	2,03	N/A	N/A	2	0	No	No
Ruminantia	Ammotragus lervia	5	24,8	1,15	2,34	14,3	20,7	30,8	41,4	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Antidorcas marsupialis	2	-20,7	1,39	1,59	25,4	19	39,2	34,8	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Antilocapra americana	5	37,2	0,92	3,08	27,6	11,6	46,9	47	1,61	N/A	N/A	1	0	No	No
Ruminantia	Antilope cervicapra	4	18,8	1,38	1,4	88,7	26	47,8	34,1	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Axis axis	1	17,3	1,15	1,1	113,3	26,2	49,3	31,4	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Ruminantia	Axis porcinus	4	20,6	1,44	2,1	79,6	24,2	42,8	36,2	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Ruminantia	Bison bison	4	44,3	0,72	4,34	31,7	0,8	34,1	51,2	1,66	N/A	N/A	1	0	No	No
Ruminantia	Bison bonasus	4	51,1	0,57	2,98	60,1	6,9	39,4	50,1	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Bos frontalis	2	15,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Bos grunniens	4	34,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Bos javanicus	4	8,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Boselaphus tragocamelus	4	22,4	1,58	1,71	76,3	25,5	47,2	36,4	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Ruminantia	Bubalus depressicornis	1	-1,3	0,51	0,16	173,2	24,9	32,3	23	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Budorcas taxicolor	4	30,2	1,07	2,35	73,4	10	29,2	38,7	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capra aegagrus	4	33,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capra caucasica	4	42,3	0,49	3,54	86	-0,3	39,5	47,3	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capra cylindricornis	4	42,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capra falconeri	4	33,9	0,99	2,95	33,4	12,3	46,1	42,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capra ibex	5	45,8	0,49	2,29	138	3,6	40,8	47,1	1,65	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capra nubiana	4	23,5	1,46	1,89	10,2	21,9	19,3	37,3	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capra sibirica	5	43,5	1,21	4,8	15,9	1,5	20,9	46,1	1,81	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Capreolus capreolus	4	51,3	0,76	2,25	63,8	11,7	48	43,1	3,26	N/A	N/A	2	0	No	No
Ruminantia	Capricornis crispus	4	36,8	0,8	2,85	185	12	41,6	41	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Cephalophus dorsalis	1	1,1	0,9	0,45	127,3	25,8	30,6	26,2	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Cephalophus silvicultor	1	-1,9	0,78	0,38	102,2	18,6	41,9	27,3	N/A	N/A	N/A	3	0	N/A	N/A
Ruminantia	Cervus albirostris	4	33,7	N/A	N/A	30,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Cervus elaphus	4	46,4	0,78	3,4	55,1	8,8	42,6	47	1,16	N/A	N/A	1	0	No	No
Ruminantia	Cervus nippon	4	34	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	3,28	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Connochaetes gnou	5	-28,8	1,06	1,72	41,8	16	51	39,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Connochaetes taurinus	5	-15,6	1,18	0,81	80,7	22,4	38,5	28,2	1,13	N/A	N/A	1	0	No	No
Ruminantia	Dama dama	4	48,3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2,12	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Dama mesopotamica	4	33,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Damaliscus lunatus	4	-16,5	1,07	0,65	75,1	24,1	35	29,2	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Damaliscus pygargus	4	-29,5	0,9	1,4	45,1	16,4	48,9	37	1,67	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Ruminantia	Elaphodus cephalophus	4	27,9	0,92	2,14	96,9	12,7	37,4	36,5	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Elaphurus davidianus	5	34,5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Gazella dorcas	4	23,6	2,51	1,72	10,3	23,1	23,9	40,2	2,01	N/A	N/A	4	0	No	No
Ruminantia	Gazella subgutturosa	4	32,1	0,96	4,94	20,2	3	25,9	47,8	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Giraffa camelopardalis	2	-4,6	1,08	0,78	71,9	24,2	38,3	28,7	N/A	N/A	N/A	1	0	No	No
Ruminantia	Hemitragus jemlahicus	4	30,1	1,24	2,33	81,7	3,3	39	37,5	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Hippotragus equinus	1	-4,6	1,04	0,68	78,8	22,4	37	28,2	N/A	N/A	N/A	1	0	No	No
Ruminantia	Hippotragus niger	4	-13,6	1,07	0,73	87,7	21,7	28,4	26,5	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Hydropotes inermis	4	28,9	0,99	3,45	99,7	12,9	45,5	41,8	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Kobus ellipsiprymnus	2	-6,5	1,05	0,76	85,7	22,8	29	26,1	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Kobus kob	1	6,2	0,96	0,54	89	26,5	33,2	33,4	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Kobus leche	2	-14,2	1,22	0,91	78,9	22,2	27,2	31,9	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Kobus megaceros	4	8	1,05	0,56	74,3	27,9	30,1	37,8	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Litocranius walleri	1	3	1,38	0,55	32,3	25,8	39,4	26,8	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Madoqua guentheri	2	4,3	1,63	0,91	19,5	26,9	27,4	26,4	N/A	N/A	N/A	5	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Madoqua kirkii	2	-6,6	1,07	0,58	56,2	21,8	41,9	24,6	1,18	N/A	N/A	3	0	No	No
Ruminantia	Mazama americana	2	-9,9	0,69	0,51	165,3	25	31,7	31,4	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Moschus moschiferus	5	53,4	0,79	5,27	52,6	-2,2	32	47,5	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Muntiacus muntjak	1	11,8	0,59	0,16	210,2	26,4	40,8	22,7	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Ruminantia	Muntiacus reevesi	2	27,2	0,91	2,12	136,9	17	46,1	38,5	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Naemorhedus caudatus	4	42	0,95	4,53	63,2	2,6	36,6	44,3	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Nanger dama	2	20,2	2,14	1,81	10,1	26,5	13	38,1	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Nanger granti	1	0,3	1,22	0,45	43,1	25,9	49,3	26,9	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Odocoileus hemionus	5	41,8	0,9	2,87	81,2	5,6	39	45,8	3,18	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Ruminantia	Odocoileus virginianus	4	21,9	0,76	1,88	94,6	16,5	28,5	37,7	5,25	N/A	N/A	5	0	No	No
Ruminantia	Okapia johnstoni	1	-1,6	0,48	0,24	133	24,3	29,7	23,8	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Oreamnos americanus	5	54,1	0,63	3,34	50,5	2,3	35,8	49,4	N/A	N/A	N/A	1	N/A	No	No
Ruminantia	Oreotragus oreotragus	2	-7,8	1,14	0,85	79	23,5	32,7	29,9	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Oryx dammah	2	16,2	1,99	1,79	20,5	22,9	36,3	40,5	N/A	N/A	N/A	3	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Oryx leucoryx	2	20,6	1,01	1,8	7,8	23,4	11,8	35,1	N/A	N/A	N/A	3	N/A	No	Yes
Ruminantia	Ovibos moschatus	4	71,7	0,91	5,58	11,5	-16,5	6	44,5	1,29	N/A	N/A	1	N/A	No	No
Ruminantia	Ovis canadensis	5	40,5	0,86	3,01	26,6	9,7	45,5	47,6	2,16	N/A	N/A	1	N/A	No	No
Ruminantia	Ovis dalli	5	60,6	0,62	4,28	34,2	-3,8	27,1	50,8	2,94	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Ozotoceros bezoarticus	2	-21,9	0,8	1,06	116,8	22,5	37,4	37,7	N/A	N/A	N/A	1	N/A	No	No
Ruminantia	Pseudois nayaur	5	34,4	1,6	4,03	48,3	4,8	14,5	39,5	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Pudu puda	4	-43,7	0,78	1,32	108,6	8,7	44,1	37,6	N/A	N/A	N/A	4	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Rangifer tarandus	5	64,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1,49	N/A	N/A	2	0	No	No
Ruminantia	Redunca fulvorufula	1	-12,3	0,99	0,79	87,6	22,1	39,2	31,6	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Rupicapra rupicapra	5	43,5	0,58	2,64	83	8,2	44,4	46,8	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Ruminantia	Saiga tatarica	5	46,5	0,59	4,76	14,6	7	30	51,3	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Syncerus caffer	2	-8,8	0,97	0,68	101,3	24,2	32,8	28	1,42	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Tetracerus quadricornis	2	22,3	1,76	1,38	66,7	25,8	42,3	35,2	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A

Or/Sub	Species	Rs	Latitude	Es - r	Es - t	Ep - r	Ep - t	Eu - r	Eu - t	Ir	Fi	Ns	Db	Ap	Inf - f	Inf - m
Ruminantia	Tragelaphus angasii	1	-22	1,24	1,01	66,7	23,8	47,9	33,6	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Ruminantia	Tragelaphus eurycerus	1	2,1	0,85	0,37	113,9	18,1	43,9	27,1	N/A	N/A	N/A	2	N/A	N/A	N/A
Ruminantia	Tragelaphus imberbis	1	3,9	1,12	0,54	79,2	23,9	46,5	24	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Tragelaphus scriptus	1	-9,4	1,37	0,44	114,3	26,7	32,1	28,6	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Tragelaphus spekii	1	-3,3	1,18	0,66	86,7	25,9	28,2	30,9	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Tragelaphus strepsiceros	2	-7	1,29	1,33	50	21	39,9	35	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A
Ruminantia	Tragulus javanicus	1	-7,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2	0	N/A	N/A
Ruminantia	Tragulus napu	1	4,2	0,56	0,19	230,4	26,9	35,3	24,1	N/A	N/A	N/A	1	0	N/A	N/A

***Table S3: Reproductive seasonality extracted from the literature. Rs**: Reproductive seasonality (r) / **Md**: Mean day of birth / **Nb**: Number of births / **Lat** : Latitude / **Lon** : Longitude. The reproductive seasonality values that were not computed from raw data, but taken directly from other datasets are indicated with annotations: 1 = Di Bitetti and Janson (2000) / 2 = Janson and Verdolin (2005) / 3 = Jules Dezeure (personal communication)*

Family	Species	Rs	Md	Nb	Location	Country	Lat	Lon	Alternative names	References
Aotidae	Aotus azarae	0,94	304	26	Riacho Pilaga	Argentina	-26,0	-58,2	N/A	Fernandez-Duque *et al.* (2002)
Aotidae	Aotus trivirgatus	0,34	325	N/A	Manu	Peru	-12,0	-71,7	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Atelidae	Alouatta caraya	0,32	198	74	Rio Riachuelo	Argentina	-27,5	-58,7	N/A	Rumiz (1990) [1]
Atelidae	Alouatta guariba	0,09	185	34	Caratinga	Brazil	-19,7	-41,8	N/A	Strier *et al.* (2001) [2]
Atelidae	Alouatta palliata	0,31	51	27	Hacienda La Pacifica	Costa Rica	10,5	-85,1	N/A	Glander (1980) [1]
Atelidae	Alouatta palliata	0,33	62	54	Santa rosa	Costa Rica	10,8	-85,7	N/A	Fedigan *et al.* (1998) [1]
Atelidae	Alouatta seniculus	0,13	36	156	Hato Masaguaral	Venezuela	8,6	-67,6	N/A	Crockett and Rudran (1987) [2]
Atelidae	Alouatta seniculus	0,15	252	30	La Macarena	Colombia	2,7	-74,2	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Atelidae	Ateles belzebuth	0,49	329	6	La Macarena	Colombia	2,7	-74,2	N/A	Klein (1971) [2]
Atelidae	Ateles belzebuth	0,59	185	39	Yasuni	Ecuador	-0,8	-76,2	N/A	Ellis *et al.* (2021)
Atelidae	Ateles geoffroyi	0,53	261	18	Barro Colorado Island	Panama	9,2	-79,9	N/A	Milton (1981) [1]
Atelidae	Ateles paniscus	0,37	98	46	Manu	Peru	-12,0	-71,7	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Atelidae	Brachyteles arachnoides	0,62	213	23	Caratinga	Brazil	-19,7	-41,8	N/A	Strier *et al.* (2001) [2]
Atelidae	Brachyteles hypoxanthus	0,57	205	28	Fazenda Monters claros	Brazil	-19,5	-41,6	N/A	Strier and Ziegler (1994)
Atelidae	Brachyteles hypoxanthus	0,60	205	376	Caratinga	Brazil	-19,8	-42,1	N/A	Campos *et al.* (2017)
Callitrichidae	Callithrix flaviceps	0,10	336	10	Caratinga	Brazil	-19,8	-41,8	N/A	Ferrari *et al.* (1996) [1]
Callitrichidae	Callithrix jacchus	0,20	27	11	Rio grande	Brazil	-6,1	-35,2	N/A	Digby and Barreto (1993) [1]
Callitrichidae	Callithrix jacchus	0,64	30	14	Nisia Floresta	Brazil	-6,0	-35,2	N/A	Arruda *et al.* (2005)
Callitrichidae	Callithrix penicillata	0,33	329	7	Mato Gross do Sul	Brazil	-18,9	-48,3	N/A	Mittermeier *et al.* (2013)
Callitrichidae	Cebuella pygmaea	0,15	347	57	Pacaya	Peru	-3,7	-72,8	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Callitrichidae	Leontopithecus rosalia	0,67	308	N/A	Antas	Brazil	-22,5	-42,3	N/A	Dietz *et al.* (1994) [1]
Callitrichidae	Saguinus imperator	0,75	332	11	Los Amigos	Peru	-12,6	-70,1	N/A	Watsa (2013)
Callitrichidae	Saguinus mystax	0,45	50	21	Quebrada Blanco	Peru	-4,4	-73,2	N/A	Löttker *et al.* (2004)
Cebidae	Cebus capucinus	0,31	263	40	Santa rosa	Costa Rica	10,8	-85,7	N/A	Norconk *et al.* (1996)
Cebidae	Cebus capucinus	0,61	89	25	Barro Colorado Island	Panama	9,2	-79,9	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Cebidae	Cebus capucinus	0,32	264	40	Santa rosa	Costa Rica	10,8	-85,7	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Cebidae	Cebus imitator	0,25	139	209	Santa rosa	Costa Rica	10,8	-85,7	N/A	Campos *et al.* (2017)
Cebidae	Cebus olivaceus	0,65	172	115	Hato Masaguaral	Venezuela	8,6	-67,6	N/A	Robinson (1988) [1]
Cebidae	Saimiri collinsi	0,95	11	35	Ananim	Brazil	-1,2	-47,3	N/A	Stone and Ruivo (2020)
Cebidae	Saimiri oerstedii	0,94	72	37	Corcovado	Costa Rica	8,6	-83,6	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Cebidae	Sapajus apella	0,82	348	36	Iguazu	Argentina	-25,6	-54,6	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Cebidae	Sapajus apella	0,49	89	12	La Macarena	Colombia	2,7	-74,2	N/A	Di Bitetti and Janson (2000)
Cebidae	Sapajus libidinosus	0,57	10	15	Fazenda Boa Vista	Brazil	-9,7	-45,4	N/A	Fragaszy *et al.* (2016)
Cebidae	Sapajus nigritus	0,80	339	40	Iguazu	Argentina	-25,7	-54,5	N/A	Di Bitetti and Janson (2001)

Family	Species	Rs	Md	Nb	Location	Country	Lat	Lon	Alternative names	References
Cercopithecidae	Cercocebus atys	0,83	4	52	Tai	Ivory Coast	5,7	-6,9	N/A	McGraw *et al.* (2007)
Cercopithecidae	Cercocebus sanjei	0,56	228	28	Mwanihana forest	United Republic of Tanzania	-7,8	36,7	N/A	McCabe and Thompson (2013)
Cercopithecidae	Cercopithecus ascanius	0,25	44	7	Kibale	Uganda	0,4	30,4	N/A	Struhsaker (1977) [2]
Cercopithecidae	Cercopithecus cephus	0,04	28	48	Ngoto forest	Central African Republic	4,0	17,2	N/A	Vanthomme (2010)
Cercopithecidae	Cercopithecus lomamiensis	0,53	250	38	Lomami	Democratic Republic of the Congo	-1,4	25,0	N/A	Korchia (2020)
Cercopithecidae	Cercopithecus lowei	0,94	361	N/A	Abidjan	Ivory Coast	5,4	-4,0	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,62	43	515	Kakamega	Kenya	-1,0	40,0	Cercopithecus albogularis; Cercopithecus doggetti; Cercopithecus kandti	Campos *et al.* (2017)
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,68	57	47	Gede	Kenya	-3,3	40,0		Foerster *et al.* (2012)
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,70	30	25	Kibale	Uganda	0,5	30,4		Rudran (1977) ; Butynski (1982)
Cercopithecidae	Cercopithecus mitis	0,79	39	26	Nyeri distric	Kenya	-0,4	37,0		Omar and Vos (1971) [2]
Cercopithecidae	Cercopithecus nictitans	0,13	317	18	Ngoto forest	Central African Republic	4,0	17,2	N/A	Vanthomme (2010)
Cercopithecidae	Cercopithecus pogonias	0,20	269	26	Ngoto forest	Central African Republic	4,0	17,2	N/A	Vanthomme (2010)
Cercopithecidae	Chlorocebus aethiops	0,85	335	N/A	Amboseli	Kenya	-2,6	37,2	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Chlorocebus sabaeus	0,65	147	50	Barbados	Barbados	13,2	-59,6	N/A	Horrocks (1986)
Cercopithecidae	Erythrocebus patas	0,85	2	N/A	Laikipia district	Kenya	0,2	36,7	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Erythrocebus patas	0,92	26	42	Kala Maloue	Cameroon	2,1	14,9	N/A	Nakagawa *et al.* (2003)
Cercopithecidae	Lophocebus albigena	0,29	41	76	Kibale	Uganda	0,5	30,4	Lophocebus johnstoni; Lophocebus osmani; Lophocebus ugandae	Arlet *et al.* (2015)
Cercopithecidae	Macaca arctoides	0,05	187	24	Lake Catemaco	Mexico	18,4	-95,1	N/A	Estrada and Estrada (1981)
Cercopithecidae	Macaca assamensis	0,89	151	29	Phu Khieo	Thailand	16,1	101,3	N/A	Fürtbauer *et al.* (2010)
Cercopithecidae	Macaca cyclopis	0,91	128	485	Kaohsiung city	Taiwan	22,7	120,3	N/A	Hsu *et al.* (2001) [2]
Cercopithecidae	Macaca cyclopis	0,79	121	28	Hengchun	Taiwan	22,0	120,8	N/A	Wu and Lin (1992) [2]
Cercopithecidae	Macaca fascicularis	0,49	257	176	Ketambe	Indonesia	3,7	97,2	N/A	van Noordwijk and van Schaik (1999) [2]
Cercopithecidae	Macaca fuscata	0,89	140	790	Texas	United States of America	29,4	-98,5	N/A	Fedigan and Griffin (1996)
Cercopithecidae	Macaca fuscata	0,91	145	416	Arashiyama	Japan	35,0	135,7	N/A	Fedigan and Griffin (1996)
Cercopithecidae	Macaca leonina	0,11	337	18	West Bhanugach Forest	Bangladesh	24,5	91,8	N/A	Feeroz (2003)
Cercopithecidae	Macaca leonina	0,43	104	22	Mo singto	Thailand	14,4	101,4	N/A	Trébouet, F., Malaivijitnond, S., Reichard, U. H. (2021)
Cercopithecidae	Macaca maura	0,49	127	39	Karaenta	Indonesia	-4,3	120,3	N/A	Okamoto *et al.* (2000)
Cercopithecidae	Macaca mulatta	0,70	34	7402	Cayo santiago	Puerto Rico	18,2	-65,7	N/A	Hoffman *et al.* (2008)
Cercopithecidae	Macaca mulatta	0,90	113	64	Wangwu area	China	35,2	112,3	N/A	Tian *et al.* (2013)
Cercopithecidae	Macaca nemestrina	0,25	262	N/A	Lima Belas	Malaysia	3,8	101,4	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Macaca nemestrina	0,25	211	N/A	West Sumatra	Indonesia	-1,0	100,8	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Macaca radiata	0,86	68	29	Bangalore	India	12,9	77,6	N/A	Rahaman and Parthasarathy (1969) [2]
Cercopithecidae	Macaca silenus	0,49	42	127	Anaimalai Hills	India	10,3	77,0	N/A	Sharma *et al.* (2006)
Cercopithecidae	Macaca sinica	0,61	11	50	Polonnaruwa	Sri Lanka	7,9	81,0	N/A	Janson and Verdolin (2005)

Family	Species	Rs	Md	Nb	Location	Country	Lat	Lon	Alternative names	References
Cercopithecidae	Macaca sylvanus	0,93	136	130	Djurdjura	Algeria	36,5	4,3	N/A	Ménard and Vallet (1993) [2]
Cercopithecidae	Macaca sylvanus	0,88	175	147	Gibraltar	Gibraltar	36,1	-5,3	N/A	MacRoberts and MacRoberts (1966) [2]
Cercopithecidae	Macaca thibetana	0,80	73	32	Mont Emei	China	29,5	103,3	N/A	Zhao and Deng (1988) [2]
Cercopithecidae	Mandrillus sphinx	0,67	0	218	Lekedi	Gabon	-1,8	13,0	N/A	Jules Dezeure (personal communication)
Cercopithecidae	Mandrillus sphinx	0,79	8	208	Moukalaba Doudou	Gabon	-2,6	10,4	N/A	Hongo *et al.* (2016) [3]
Cercopithecidae	Miopithecus talapoin	0,90	23	57	Makokou	Gabon	0,6	12,8	Cercopithecus talapoin	Gautier-Hion (1970)
Cercopithecidae	Nasalis larvatus	0,06	292	N/A	Kinabatangan	Bornean Malaysia	5,7	118,4	N/A	Boonratana Ramesh (2011)
Cercopithecidae	Papio anubis	0,19	54	118	Gilgil	Kenya	-0,5	36,3	N/A	Bercovitch and Harding (1993) [2]
Cercopithecidae	Papio anubis	0,22	352	32	Gashaka Gumti	Nigeria	7,5	11,6	N/A	Higham *et al.* (2009) [3]
Cercopithecidae	Papio anubis	0,10	18	35	Queen elisabeth	Uganda	-0,6	29,7	N/A	Rowell (1966) [3]
Cercopithecidae	Papio cynocephalus	0,14	330	35	Tana River	Kenya	-1,9	40,1	N/A	Bentley-Condit and E. O. Smith (1997) [2]
Cercopithecidae	Papio cynocephalus	0,16	302	820	Amboseli	Kenya	-2,7	37,3	N/A	Campos *et al.* (2017)
Cercopithecidae	Papio cynocephalus	0,14	203	164	Mikumi	United Republic of Tanzania	-7,4	37,1	N/A	Rhine *et al.* (1988) [3]
Cercopithecidae	Papio hamadryas	0,02	166	218	Awash	Ethiopia	9,1	40,0	N/A	Jules Dezeure (personal communication)
Cercopithecidae	Papio kindae	0,50	197	70	Kasanka	Zambia	-12,5	30,2	N/A	Petersdorf *et al.* (2019) [3]
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,09	293	30	De Hoop	South Africa	-34,5	20,4	N/A	Barrett, Peter Henzi and Lycett (2006) [3]
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,37	270	122	Moremi	Botswana	-19,2	23,2	N/A	Cheney *et al.* (2004) [3]
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,24	355	52	Tokai	South Africa	-34,1	18,4	N/A	Jules Dezeure (personal communication)
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,12	329	215	Tsaobis	Namibia	-22,5	15,8	N/A	Jules Dezeure (personal communication)
Cercopithecidae	Papio ursinus	0,41	327	37	Drakensberg	South Africa	-29,4	29,6	N/A	Lycett, JE, Weingrill, T. &Henzia, SP (1999) [2]
Cercopithecidae	Presbytis thomasi	0,04	230	N/A	Ketambe	Indonesia	3,7	97,7	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Procolobus verus	0,51	345	15	Tai	Ivory Coast	5,8	-5,8	N/A	Korstjens and Noë (2004) [2]
Cercopithecidae	Pygathrix nemaeus	0,62	204	19	Hin Namno	Laos	17,5	105,9	N/A	Phiapalath *et al.* (2011)
Cercopithecidae	Rhinopithecus bieti	0,98	54	20	Honglaxueshan	China	29,3	98,6	Pygathrix bieti	Xiang and Sayers (2009)
Cercopithecidae	Rhinopithecus bieti	0,93	78	68	Yunling	China	26,3	99,3	Pygathrix bieti	Li *et al.* (2014)
Cercopithecidae	Rhinopithecus roxellana	0,95	102	60	Zhouzhi	China	33,8	108,0	Pygathrix roxellana	Qi *et al.* (2008)
Cercopithecidae	Semnopithecus entellus	0,87	81	51	Ramnagar	Nepal	27,7	84,4	N/A	Koenig *et al.* (1997) [2]
Cercopithecidae	Semnopithecus entellus	0,12	100	52	Jodhpur	India	26,3	73,0	N/A	Winkler *et al.* (1984)
Cercopithecidae	Theropithecus gelada	0,09	53	N/A	Sankaber	Ethiopia	13,2	38,0	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Theropithecus gelada	0,14	287	341	Simien mountains	Ethiopia	13,2	37,9	N/A	Tinsley Johnson *et al.* (2018) [3]
Cercopithecidae	Trachypithecus francoisi	0,85	80	20	Mayanghe	China	28,8	108,2	N/A	Wu *et al.* (2006)
Cercopithecidae	Trachypithecus geei	0,41	188	46	Chakrashila	India	26,3	90,3	Presbytis geei	Shil *et al.* (2020)
Cercopithecidae	Trachypithecus leucocephalus	0,62	29	133	Nongguan Karst	China	22,3	107,5	N/A	Jin *et al.* (2009)
Cercopithecidae	Trachypithecus pileatus	0,77	68	N/A	Madhupur	Bangladesh	24,7	90,1	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Cercopithecidae	Trachypithecus pileatus	0,80	45	17	Pakhui	India	26,7	92,2	N/A	Solanki *et al.* (2007)
Galagidae	Euoticus elegantulus	0,38	24	N/A	Makokou	Gabon	0,5	12,8	N/A	Charles-Dominique (1977) [2]

Family	Species	Rs	Md	Nb	Location	Country	Lat	Lon	Alternative names	References
Galagidae	Galago moholi	0,37	344	4	Nylsvley	South Africa	-24,5	28,7	N/A	Pullen *et al.* (2000) [2]
Galagidae	Sciurocheirus alleni	0,34	22	N/A	Makokou	Gabon	0,5	12,8	N/A	Charles-Dominique (1977)
Hominidae	Gorilla beringei	0,06	180	269	Karisoke	Rwanda	-1,5	29,6	N/A	Campos *et al.* (2017)
Hominidae	Pan paniscus	0,47	68	15	Wamba	Democratic Republic of the Congo	0,0	22,6	N/A	Furuichi *et al.* (1998)
Hominidae	Pan troglodytes	0,10	71	85	Mahale mountain	United Republic of Tanzania	-6,3	29,9	N/A	Nishida *et al.* (1990) [2]
Hominidae	Pan troglodytes	0,11	197	198	Gombe	United Republic of Tanzania	-4,7	29,6	N/A	Campos *et al.* (2017)
Hylobatidae	Hylobates lar	0,76	N/A	15	Khao Yai	Thailand	14,4	101,4	N/A	Savini *et al.* (2008)
Hylobatidae	Nomascus hainanus	0,42	15	17	Bawangling	China	19,1	109,2	N/A	Deng *et al.* (2017)
Indriidae	Propithecus diadema	0,89	158	N/A	Ranomafana	Madagascar	-21,3	47,4	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Indriidae	Propithecus verreauxi	0,96	204	706	Beza Mahafaly	Madagascar	-23,7	44,6	N/A	Campos *et al.* (2017)
Lemuridae	Eulemur flavifrons	0,96	254	22	Sahamalaza	Madagascar	-14,4	47,8	N/A	Volampeno *et al.* (2011)
Lemuridae	Eulemur mongoz	0,98	293	6	Anjamena	Madagascar	-15,9	45,8	N/A	Curtis and Zaramody (1999) [2]
Lemuridae	Eulemur rubriventer	0,68	286	30	Ranomafana	Madagascar	-21,2	47,5	N/A	Tecot (2010)
Lemuridae	Eulemur rubriventer	0,92	282	N/A	Ranomafana	Madagascar	-21,3	47,4	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Lemuridae	Eulemur rufus	0,97	282	45	Kirindi Forest	Madagascar	-20,1	44,5	N/A	Ostner and Kappeler (2004)
Lemuridae	Eulemur rufus	1,00	262	N/A	Ranomafana	Madagascar	-21,3	47,4	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Lemuridae	Hapalemur griseus	0,88	334	N/A	Beza Mahafaly	Madagascar	-23,7	44,6	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Lemuridae	Lemur catta	0,84	94	103	Beza	Madagascar	-23,7	44,6	N/A	Pereira (1991)
Lemuridae	Lemur catta	0,97	251	N/A	Beza	Madagascar	-23,7	44,6	N/A	Janson and Verdolin (2005)
Lemuridae	Lemur catta	0,91	259	178	Berenty	Madagascar	-25,0	46,3	N/A	Koyama *et al.* (2001)
Lemuridae	Lemur catta	0,93	257	44	Berenty	Madagascar	-25,0	46,3	N/A	Jones (1983)
Lorisidae	Arctocebus calabarensis	0,11	17	N/A	Makokou	Gabon	0,5	12,8	N/A	Charles-Dominique (1977) [2]
Lorisidae	Loris lydekkerianus	0,23	106	14	Dindigul	India	10,5	78,2	N/A	Radhakrishna and Singh (2004)
Lorisidae	Loris tardigradus	0,29	76	8	Masmullah Proposed	Sri Lanka	6,0	80,6	N/A	Nekaris (2003)
Lorisidae	Perodicticus potto	0,76	272	N/A	Makokou	Gabon	0,5	12,8	N/A	Charles-Dominique (1977) [2]
Pitheciidae	Pithecia chrysocephala	0,33	364	6	Colosso	Brazil	-2,4	-59,8	N/A	Setz and Gaspar (1997)
Pitheciidae	Pithecia pithecia	0,54	16	10	Isla Redonda	Venezuela	7,8	-62,9	N/A	Norconk (2006)
Tarsiidae	Tarsius spectrumgurskyae	0,38	113	43	Tangkoko	Indonesia	1,5	125,2	N/A	Gursky (2007)

References (of supplementary material)

Arlet, M.E., Isbell, L.A., Kaasik, A., Molleman, F., Chancellor, R.L. & Chapman, C.A. et al. (2015) Determinants of Reproductive Performance Among Female Gray-Cheeked Mangabeys (Lophocebus albigena) in Kibale National Park, Uganda. International Journal of Primatology, 36(1), 55–73. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-014-9810-4.

Arruda, M.F., Araújo, A., Sousa, M.B.C., Albuquerque, F.S., Albuquerque, A.C.S.R. & Yamamoto, M.E. (2005) Two breeding females within free-living groups may not always indicate polygyny: alternative subordinate female strategies in common marmosets (Callithrix jacchus). Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 76(1), 10–20. Available from: https://doi.org/10.1159/000082451.

Barrett, L., Peter Henzi, S. & Lycett, J.E. (2006) Whose Life Is It Anyway? Maternal Investment, Developmental Trajectories, and Life History Strategies in Baboons. In: Swedell, L. & Leigh, S.R. (Eds.) Reproduction and Fitness in Baboons: Behavioral, Ecological, and Life History Perspectives. Springer US: New York, NY, pp. 199–224.

Bentley-Condit, V.K. & Smith, E.O. (1997) Female Reproductive Parameters of Tana River Yellow Baboons. International Journal of Primatology, 18(4), 581–596. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1026315323400.

Bercovitch, F.B. & Harding, R.S. (1993) Annual birth patterns of savanna baboons (Papio cynocephalus anubis) over a ten-year period at Gilgil, Kenya. Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 61(3), 115–122. Available from: https://doi.org/10.1159/000156738.

Boonratana Ramesh (2011) Observations on the sexual behavior and birth seasonality of proposcis monkey (Nasalis larvatus) along the lower Kinabatangan River, northern Borneo. Asian Primates Journal, 2(1), 2–9. http://www.primate-sg.org/storage/asian-primates-journal/volume-21/apj2(1)full_journal%202011.pdf#page=4.

Butynski, T.M. (1982) Harem-male replacement and infanticide in the blue monkey (Cercopithecus mitus stuhlmanni) in the Kibale Forest, Uganda. American Journal of Primatology, 3(1-4), 1–22. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350030102.

Campos, F.A., Morris, W.F., Alberts, S.C., Altmann, J., Brockman, D.K. & Cords, M. et al. (2017) Does climate variability influence the demography of wild primates? Evidence from long-term life-history data in seven species. Global Change Biology, 23(11), 4907–4921. Available from: https://doi.org/10.1111/gcb.13754.

Charles-Dominique, P. (1977) Ecology and behaviour of nocturnal primates: Prosimians of equatorial West Africa. Columbia University Press: New York.

Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Fischer, J., Beehner, J., Bergman, T. & Johnson, S.E. et al. (2004) Factors Affecting Reproduction and Mortality Among Baboons in the Okavango Delta, Botswana. International Journal of Primatology, 25(2), 401–428. Available from: https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000019159.75573.13.

Crockett, C.M. & Rudran, R. (1987) Red howler monkey birth data I: Seasonal variation. American Journal of Primatology, 13(4), 347–368. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350130402.

Curtis, D.J. & Zaramody, A. (1999) Social structure and seasonal variation in the behaviour of Eulemur mongoz. Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 70(2), 79–96. Available from: https://doi.org/10.1159/000021679.

Deng, H., Zhang, M. & Zhou, J. (2017) Recovery of the Critically Endangered Hainan gibbon Nomascus hainanus. Oryx, 51(1), 161–165. Available from: https://doi.org/10.1017/S0030605315000678.

Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2000) When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. American journal of primatology, 50(2), 109–130. Available from: https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200002)50:2<109::AID-AJP2>3.0.CO;2-W.

Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2001) Reproductive Socioecology of Tufted Capuchins (Cebus apella nigritus) in Northeastern Argentina. International Journal of Primatology, 22(2), 127–142. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1005611228927.

Dietz, J.M., Baker, A.J. & Miglioretti, D. (1994) Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (Leontopithecus rosalia). American Journal of Primatology, 34(2), 115–132. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350340204.

Digby, L.J. & Barreto, C.E. (1993) Social organization in a wild population of Callithrix jacchus.: Group Composition and Dynamics. Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 61(3), 123–134. Available from: https://doi.org/10.1159/000156739.

Ellis, K.M., Abondano, L.A., Montes-Rojas, A., Link, A. & Di Fiore, A. (2021) Reproductive seasonality in two sympatric primates (Ateles belzebuth and Lagothrix lagotricha poeppigii) from Amazonian Ecuador. American Journal of Primatology, 83(1), e23220. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.23220.

Estrada, A. & Estrada, R. (1981) Reproductive seasonality in a free-ranging troop of stumptail macaques (Macaca arctoides): A five-year report. Primates, 22(4), 503–511. Available from: https://doi.org/10.1007/BF02381242.

Fedigan, L.M. & Griffin, L. (1996) Determinants of reproductive seasonality in the Arashiyama West Japanese macaques. In: Fa, J.E. & Lindburg, D.G. (Eds.) Evolution and ecology of macaque societies. Cambridge University Press: Cambridge.

Fedigan, L.M., Rose, L.M. & Avila, R.M. (1998) Growth of Mantled Howler Groups in a Regenerating Costa Rican Dry Forest. International Journal of Primatology, 19(3), 405–432. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1020304304558.

Feeroz, M.M. (2003) Breeding activities of the Pig-tailed Macaque (Macaca leonina) in Bangladesh. Zoos' Print Journal, 18(8), 1175–1179. Available from: https://doi.org/10.11609/JoTT.ZPJ.18.8.1175-9.

Fernandez-Duque, E., Rotundo, M. & Ramirez-Llorens, P. (2002) Environmental Determinants of Birth Seasonality in Night Monkeys (Aotus azarai) of the Argentinean Chaco. International Journal of Primatology, 23(3), 639–656. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1014929902923.

Ferrari, S.F., Kátia, H., Corrêa, M. & Coutinho, P.E.G. (1996) Ecology of the “Southern” Marmosets (Callithrix aurita and Callithrix flaviceps). In: Norconk, M.A., Rosenberger, A.L. & Garber, P.A. (Eds.) Adaptive Radiations of Neotropical Primates. Springer Science & Business Media, pp. 157–171.

Foerster, S., Cords, M. & Monfort, S.L. (2012) Seasonal energetic stress in a tropical forest primate: proximate causes and evolutionary implications. PloS One, 7(11), e50108. Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050108.

Fragaszy, D.M., Izar, P., Liu, Q., Eshchar, Y., Young, L.A. & Visalberghi, E. (2016) Body mass in wild bearded capuchins, (Sapajus libidinosus): Ontogeny and sexual dimorphism. American Journal of Primatology, 78(4), 473–484. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.22509.

Fürtbauer, I., Schülke, O., Heistermann, M. & Ostner, J. (2010) Reproductive and Life History Parameters of Wild Female Macaca assamensis. International Journal of Primatology, 31(4), 501–517. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-010-9409-3.

Furuichi, T., Idani, G., Ihobe, H., Kuroda, S., Kitamura, K. & Mori, A. et al. (1998) Population Dynamics of Wild Bonobos (Pan paniscus) at Wamba. International Journal of Primatology, 19(6), 1029–1043. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1020326304074.

Gautier-Hion, A. (1970) L'organisation sociale d'une bande de Talapoins (Miopithecus talapoin) dans le nord-est du Gabon. Folia primatologica; international journal of primatology, 12(2), 116–141. Available from: https://doi.org/10.1159/000155285.

Glander, K.E. (1980) Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. American Journal of Physical Anthropology, 53(1), 25–36. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.1330530106.

Goldizen, A.W., Terborgh, J., Cornejo, F., Porras, D.T. & Evans, R. (1988) Seasonal Food Shortage, Weight Loss, and the Timing of Births in Saddle-Back Tamarins (Saguinus fuscicollis). The Journal of Animal Ecology, 57(3), 893. Available from: https://doi.org/10.2307/5099.

Gursky, S. (2007) The spectral tarsier. Pearson/Prentice Hall: Upper Saddle River.

Harcourt, C. (1986) Galago zanzibaricus : birth seasonally, litter size and perinatal behaviour of females. Journal of Zoology, 210(3), 451–457. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03648.x.

Higham, J.P., Warren, Y., Adanu, J., Umaru, B.N., MacLarnon, A.M. & Sommer, V. et al. (2009) Living on the edge: life-history of olive baboons at Gashaka-Gumti National Park, Nigeria. American Journal of Primatology, 71(4), 293–304. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.20651.

Hodges, S. (2020) Observations of infant conflict and avoidance in San Martin titi monkeys (Plecturocebus oenanthe). Primates; Journal of Primatology, 61(3), 365–371. Available from: https://doi.org/10.1007/s10329-020-00815-4.

Hoffman, C.L., Ruiz-Lambides, A.V., Davila, E., Maldonado, E., Gerald, M.S. & Maestripieri, D. (2008) Sex differences in survival costs of reproduction in a promiscuous primate. Behavioral Ecology and Sociobiology, 62(11), 1711–1718. Available from: https://doi.org/10.1007/s00265-008-0599-z.

Hongo, S., Nakashima, Y., Akomo-Okoue, E.F. & Mindonga-Nguelet, F.L. (2016) Female Reproductive Seasonality and Male Influxes in Wild Mandrills (Mandrillus sphinx). International Journal of Primatology, 37(3), 416–437. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-016-9909-x.

Horrocks, J.A. (1986) Life-history characteristics of a wild population of vervets (Cercopithecus aethiops sabaeus) in Barbados, West Indies. International Journal of Primatology, 7(1), 31–47. Available from: https://doi.org/10.1007/BF02692308.

Hsu, M.J., Agoramoorthy, G. & Lin, J.-F. (2001) Birth seasonality and interbirth intervals in free-ranging formosan macaques,Macaca cyclopis, at Mt. Longevity, Taiwan. Primates, 42(1), 15–25. Available from: https://doi.org/10.1007/BF02640685.

Janson, C. & Verdolin, J. (2005) Seasonality of primate births in relation to climate. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C. (Eds.) Seasonality in primates: Implications for human evolution. Cambridge University Press: Cambridge, pp. 307–350.

Jin, T., Wang, D.-Z., Zhao, Q., Yin, L.-J., Qin, D.-G. & Ran, W.-Z. et al. (2009) Reproductive parameters of wild Trachypithecus leucocephalus: seasonality, infant mortality and interbirth interval. American Journal of Primatology, 71(7), 558–566. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.20688.

Jones, K.C. (1983) Inter-troop transfer of Lemur catta males at Berenty, Madagascar. Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 40(1-2), 145–160. Available from: https://doi.org/10.1159/000156096.

Klein, L.L. (1971) Observations on Copulation and Seasonal Reproduction of Two Species of Spider Monkeys, Ateles belzebuth and A. geoffroyi. Folia primatologica; international journal of primatology, 15(3-4), 233–248. Available from: https://doi.org/10.1159/000155382.

Koenig, A., Borries, C., Chalise, M.K. & Winkler, P. (1997) Ecology, nutrition, and timing of reproductive events in an Asian primate, the Hanuman langur (Presbytis entellus). Journal of Zoology, 243(2), 215–235. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb02778.x.

Korchia, C.S.F. (2020) Behavioral ecology of Cercopithecus lomamiensis in the Lomami. Florida Atlantic University.

Korstjens, A.H. & Noë, R. (2004) Mating system of an exceptional primate, the olive colobus (Procolobus verus). American Journal of Primatology, 62(4), 261–273. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.20020.

Koyama, N., Nakamichi, M., Oda, R., Miyamoto, N., Ichino, S. & Takahata, Y. (2001) A ten-year summary of reproductive parameters for ring-tailed lemurs at berenty, madagascar. Primates, 42(1), 1–14. Available from: https://doi.org/10.1007/BF02640684.

Li, J.-F., He, Y.-C., Huang, Z.-P., Wang, S.-J., Xiang, Z.-F. & Zhao, J.-J. et al. (2014) Birth seasonality and pattern in black-and-white snub-nosed monkeys (Rhinopithecus bieti) at Mt. Lasha, Yunnan. Dong Wu Xue Yan Jiu = Zoological Research, 35(6), 474–484. Available from: https://doi.org/10.13918/j.issn.2095-8137.2014.6.474.

Löttker, P., Huck, M. & Heymann, E.W. (2004) Demographic parameters and events in wild moustached Tamarins (Saguinus mystax). American Journal of Primatology, 64(4), 425–449. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.20090.

Lycett, JE, Weingrill, T. &Henzia, SP (1999) Birth patterns in the Drakensberg Mountain baboons (Papio cynocephalus ursinus). South African Journal of Science, 95(8), 354–356.

MacRoberts, M.H. & MacRoberts, B.R. (1966) The annual reproductive cycle of the Barbary Ape (Macaca sylvana) in Gibraltar. American Journal of Physical Anthropology, 25(3), 299–304. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.1330250309.

Marsh, C.W. (1979) Comparative Aspects of Social Organization in the Tana River Red Colobus, Colobus badius rufomitratus. Zeitschrift fur Tierpsychologie, 51(4), 337–362. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1979.tb00695.x.

McCabe, G.M. & Thompson, M.E. (2013) Reproductive seasonality in wild Sanje mangabeys (Cercocebus sanjei), Tanzania: Relationship between the capital breeding strategy and infant survival. Behaviour, 150(12), 1399–1429. Available from: https://doi.org/10.1163/1568539X-00003102.

McGraw, W.S., Zuberbühler, K. & Noë, R. (Eds.) (2007) The Monkeys of the Taï Forest: An African primate community. Cambridge University Press: Cambridge, New York.

Ménard, N. & Vallet, D. (1993) Population dynamics of Macaca sylvanus in Algeria: An 8-year study. American Journal of Primatology, 30(2), 101–118. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350300203.

Milton, K. (1981) Estimates of reproductive parameters for free-rangingAteles geoffroyi. Primates, 22(4), 574–579. Available from: https://doi.org/10.1007/bf02381250.

Mittermeier, R.A., Wilson, D.E., Rylands, A.B., Martínez-Vilalta, A., Leslie, D.M. & Richardson, M. (Eds.) (2013) Handbook of the mammals of the world: vol. 3: Primates. Lynx Edicions: Barcelona.

Nakagawa, N., Ohsawa, H. & Muroyama, Y. (2003) Life-history parameters of a wild group of West African patas monkeys (Erythrocebus patas patas). Primates; Journal of Primatology, 44(3), 281–290. Available from: https://doi.org/10.1007/s10329-003-0042-z.

Nekaris, K.A.I. (2003) Observations of mating, birthing and parental behaviour in three subspecies of slender loris (Loris tardigradus and Loris lydekkerianus) in India and Sri Lanka. Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 74(5-6), 312–336. Available from: https://doi.org/10.1159/000073317.

Nishida, T., Takasaki, H. & Takahata, Y. (1990) Demography and Reproductive Profiles. In: Nishida, T. (Ed.) The Chimpanzees of the Mahale Mountains: Sexual and life history strategies. University of Tokyo Press: Tokyo, pp. 63–97.

Nishimura, A. (2003) Reproductive Parameters of Wild Female Lagothrix lagotricha. International Journal of Primatology, 24(4), 707–722. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1024681703616.

Norconk, M.A. (2006) Long-term Study of Group Dynamics and Female Reproduction in Venezuelan Pithecia pithecia. International Journal of Primatology, 27(3), 653–674. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-006-9030-7.

Norconk, M.A., Rosenberger, A.L. & Garber, P.A. (Eds.) (1996) Adaptive Radiations of Neotropical Primates. Springer Science & Business Media.

Okamoto, K., Matsumura, S. & Watanabe, K. (2000) Life history and demography of wild moor macaques (Macaca maurus): Summary of ten years of observations. American Journal of Primatology, 52(1), 1–11. Available from: https://doi.org/10.1002/1098-2345(200009)52:1<1::AID-AJP1>3.0.CO;2-F.

Omar, A. & Vos, A. de (1971) The annual reproductive cycle of an African monkey (Cercopithecus mitis kolbi Neuman). Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 16(3), 206–215. Available from: https://doi.org/10.1159/000155402.

Ostner, J. & Kappeler, P.M. (2004) Male life history and the unusual adult sex ratios of redfronted lemur, Eulemur fulvus rufus, groups. Animal Behaviour, 67(2), 249–259. Available from: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.05.012.

Pereira, M.E. (1991) Asynchrony within estrous synchrony among ringtailed lemurs (Primates: Lemuridae). Physiology & behavior, 49(1), 47–52. Available from: https://doi.org/10.1016/0031-9384(91)90228-G.

Petersdorf, M., Weyher, A.H., Kamilar, J.M., Dubuc, C. & Higham, J.P. (2019) Sexual selection in the Kinda baboon. Journal of Human Evolution, 135, 102635. Available from: https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.06.006.

Phiapalath, P., Borries, C. & Suwanwaree, P. (2011) Seasonality of group size, feeding, and breeding in wild red-shanked douc langurs (Lao PDR). American Journal of Primatology, 73(11), 1134–1144. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.20980.

Pullen, S.L., Bearder, S.K. & Dixson, A.F. (2000) Preliminary observations on sexual behavior and the mating system in free-ranging lesser galagos (Galago moholi). American Journal of Primatology, 51(1), 79–88. Available from: https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200005)51:1<79::AID-AJP6>3.0.CO;2-B.

Qi, X.-G., Li, B.-G. & Ji, W.-H. (2008) Reproductive parameters of wild female Rhinopithecus roxellana. American Journal of Primatology, 70(4), 311–319. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.20480.

Radhakrishna, S. & Singh, M. (2004) Reproductive biology of the slender loris (Loris lydekkerianus lydekkerianus). Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 75(1), 1–13. Available from: https://doi.org/10.1159/000073424.

Rahaman, H. & Parthasarathy, M.D. (1969) Studies on the social behaviour of bonnet monkeys. Primates; Journal of Primatology, 10(2), 149–162. Available from: https://doi.org/10.1007/bf01730980.

Rhine, R.J., Wasser, S.K. & Norton, G.W. (1988) Eight-year study of social and ecological correlates of mortality among immature baboons of Mikumi National Park, Tanzania. American Journal of Primatology, 16(3), 199–212. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350160303.

Robinson, J.G. (1988) Demography and Group Structure in Wedgecapped Capuchin Monkeys, Cebus Olivaceus. Behaviour, 104(3-4), 202–232. Available from: https://doi.org/10.1163/156853988X00520.

Rowell, T.E. (1966) Forest living baboons in Uganda. Journal of Zoology, 149(3), 344–364. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb04054.x.

Rudran, R. (1973) The reproductive cycles of two subspecies of purple-faced langurs (Presbytic senex) with relation to environmental factors. Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 19(1), 41–60. Available from: https://doi.org/10.1159/000155517.

Rudran, R. (1977) Socio ecology of the blue monkeys (Cercopithecus mitis stuhlmanni) of the Kibale Forest, Uganda. Smithsonian Contributions to Zoology, (249), 1–88. Available from: https://doi.org/10.5479/si.00810282.249.

Rumiz, D.I. (1990) Alouatta caraya: Population density and demography in Northern Argentina. American Journal of Primatology, 21(4), 279–294. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350210404.

Savini, T., Boesch, C. & Reichard, U.H. (2008) Home-range characteristics and the influence of seasonality on female reproduction in white-handed gibbons (Hylobates lar) at Khao Yai National Park, Thailand. American Journal of Physical Anthropology, 135(1), 1–12. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.20578.

Setz, E. & Gaspar, D. (1997) Scent-marking behaviour in free-ranging golden-faced saki monkeys, Pithecia pithecia chrysocephala: sex differences and context. Journal of Zoology.

Sharma, A.K., Singh, M., Kaumanns, W., Krebs, E., Singh, M. & Kumar, M.A. et al. (2006) Birth Patterns in Wild and Captive Lion-Tailed Macaques (Macaca silenus). International Journal of Primatology, 27(5), 1429–1439. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-006-9077-5.

Shil, J., Biswas, J. & Kumara, H.N. (2020) Influence of habitat conditions on group size, social organization, and birth pattern of golden langur (Trachypithecus geei). Primates; Journal of Primatology, 61(6), 797–806. Available from: https://doi.org/10.1007/s10329-020-00829-y.

Siex, K.S. & Struhsaker, T.T. (1999) Ecology of the Zanzibar Red Colobus Monkey: Demographic Variability and Habitat Stability. International journal of primatology, 20(2), 163–192. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1020558702199.

Solanki, G.S., Kumar, A. & Sharma, B.K. (2007) Reproductive Strategies of Trachypithecus pileatus in Arunachal Pradesh, India. International Journal of Primatology, 28(5), 1075–1083. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-007-9204-y.

Stone, A.I. & Ruivo, L.V.P. (2020) Synchronization of weaning time with peak fruit availability in squirrel monkeys (Saimiri collinsi) living in Amazonian Brazil. American Journal of Primatology, 82(7), e23139. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.23139.

Strier, K.B., Mendes, S.L. & Santos, R.R. (2001) Timing of births in sympatric brown howler monkeys (Alouatta fusca clamitans) and northern muriquis (Brachyteles arachnoides hypoxanthus). American Journal of Primatology, 55(2), 87–100. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1042.

Strier, K.B. & Ziegler, T.E. (1994) Insights into ovarian function in wild muriqui monkeys (Brachyteles arachnoides). American Journal of Primatology, 32(1), 31–40. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350320104.

Struhsaker, T.T. (1977) Infanticide and social organization in the redtail monkey (Cercopithecus ascanius schmidti) in the Kibale Forest, Uganda. Zeitschrift Für Tierpsychologie, 45(1), 75–84. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1977.tb01009.x.

Tecot, S.R. (2010) It's All in the Timing: Birth Seasonality and Infant Survival in Eulemur rubriventer. International Journal of Primatology, 31(5), 715–735. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-010-9423-5.

Tian, J.-D., Wang, Z.-L., Lu, J.-Q., Wang, B.-S. & Chen, J.-R. (2013) Reproductive parameters of female Macaca mulatta tcheliensis in the temperate forest of Mount Taihangshan, Jiyuan, China. American Journal of Primatology, 75(6), 605–612. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.22147.

Tinsley Johnson, E., Snyder-Mackler, N., Lu, A., Bergman, T.J. & Beehner, J.C. (2018) Social and ecological drivers of reproductive seasonality in geladas. Behavioral Ecology : Official Journal of the International Society for Behavioral Ecology, 29(3), 574–588. Available from: https://doi.org/10.1093/beheco/ary008.

Trébouet, F., Malaivijitnond, S., Reichard, U. H. (2021) Reproductive seasonality in wild northern pig-tailed macaques (Macaca leonina). Primates, 62(3), 491–505. Available from: https://doi.org/10.1007/s10329-021-00901-1.

van Belle, S., Fernandez-Duque, E. & Di Fiore, A. (2016) Demography and life history of wild red titi monkeys (Callicebus discolor) and equatorial sakis (Pithecia aequatorialis) in Amazonian Ecuador: A 12-year study. American Journal of Primatology, 78(2), 204–215. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.22493.

van Noordwijk, M.A. & van Schaik, C.P. (1999) The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques,Macaca fascicularis. Primates; Journal of Primatology, 40(1), 105–130. Available from: https://doi.org/10.1007/BF02557705.

Vanthomme, H. (2010) L'exploitation durable de la faune dans un village forestier de la République Centrafricaine: une approche interdisciplinaire. MNHN.

Volampeno, M.S.N., Masters, J.C. & Downs, C.T. (2011) Life history traits, maternal behavior and infant development of blue-eyed black lemurs (Eulemur flavifrons). American Journal of Primatology, 73(5), 474–484. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.20925.

Watsa, M. (2013) Growing up tamarin: morphology, reproduction, and population demography of sympatric free-ranging Saguinus fuscicollis and S. imperator. Washington University in St. Louis.

Winkler, P., Loch, H. & Vogel, C. (1984) Life history of Hanuman langurs (Presbytis entellus). Reproductive parameters, infant mortality, and troop development. Folia Primatologica; International Journal of Primatology, 43(1), 1–23. Available from: https://doi.org/10.1159/000156167.

Wu, A., Luo, Y., Wang, S., CHEN, Z. & Wang, B. (2006) Preliminary study on breeding periodicity of wild francois' langurs (Trachypithecus francoisi francoisi) in Mayanghe Nature Reserve, Guizhou. Acta Theriologica Sinica, 26(3), 303.

Wu, H. & Lin, Y. (1992) Life history variables of wild troops of formosan macaques (Macaca cyclopis) in Kenting, Taiwan. Primates, 33(1), 85–97. Available from: https://doi.org/10.1007/BF02382764.

Xiang, Z.-F. & Sayers, K. (2009) Seasonality of mating and birth in wild black-and-white snub-nosed monkeys (Rhinopithecus bieti) at Xiaochangdu, Tibet. Primates; Journal of Primatology, 50(1), 50–55. Available from: https://doi.org/10.1007/s10329-008-0111-4.

Zhao, Q. & Deng, Z. (1988) Macaca thibetana at Mt. Emei, China: II. Birth seasonality. American Journal of Primatology, 16(3), 261–268. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350160307.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Dans cette thèse, j'ai proposé un cadre théorique conceptuel sur l'évolution de la saisonnalité reproductive que j'ai mis à l'épreuve par le biais de trois approches complémentaires : une étude populationnelle (chapitre 1), une étude théorique de modélisation (chapitre 2) et une étude comparative (chapitre 3). A la lumière de l'ensemble des résultats obtenus (Tableau 1), je discute dans cette section de la pertinence et de la robustesse du cadre théorique proposé, d'abord à travers le prisme de l'écologie, puis de l'histoire de vie et enfin de la socialité. Je propose dans une dernière partie des perspectives pour interpréter et faire évoluer ce cadre théorique global.

Tableau 1 : Résumé des résultats principaux des trois chapitres de cette thèse *selon qu'ils soutiennent ou non les onze hypothèses résultant du cadre théorique proposé : soutien (✔✔), soutien partiel (✔), pas de soutien (✘), non testé (case vide).*

Hyp.	**Prédiction : la reproduction est plus saisonnière si…**	**Chap. 1 : étude populationnelle (babouin)**	**Chap. 2 : étude théorique de modélisation (babouin)**	**Chap.3 : analyse comparative (mammifères)**
H1	L'environnement est plus saisonnier		✔✔	✔✔
H2	L'environnement est moins productif		✔✔	✔✔
H3	L'environnement est moins imprévisible	✘	✔✔	✔
H4	Le régime alimentaire est plus diversifié (tampon écologique)			✔✔
H5	Les coûts reproductifs sont moins étalés		✔✔	✔✔
H6	La durée du cycle reproductif est proche d'un nombre entier d'années		✘	
H7	La mortalité juvénile est faible par rapport à celle des adultes		✘	✔
H8	Les possibilités d'innovation alimentaire sont faibles (tampon cognitif)			✔
H9	L'approvisionnement non maternel est peu fréquent			✘
H10	La compétition entre individus est faible	✔		
H11	Il y a peu de variations inter-individuelles	✔		

1. Quels effets de l'écologie sur la saisonnalité reproductive ?

Un effet important de la saisonnalité environnementale (H1)

La saisonnalité environnementale est probablement le prédicteur le plus largement proposé dans la littérature et le plus intuitif pour expliquer les variations observées de saisonnalité reproductive : plus un environnement est saisonnier, plus la reproduction des espèces qui y vivent est saisonnière (Di Bitetti & Janson, 2000; Janson & Verdolin, 2005; English *et al.*, 2012). Sans surprise, nos travaux confirment cet effet important avec des niveaux élevés de saisonnalité reproductive associés à une forte saisonnalité environnementale à la fois dans l'étude de modélisation et dans l'analyse comparative. Bien que largement répandue, cette hypothèse a rarement été directement testée, la plupart des études se limitant à l'effet de la latitude seule (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab, 2021a, 2021b; Heldstab *et al.*, 2021). Dans une étude sur les ongulés, English *et al.* (2012) montrent néanmoins également une relation positive entre saisonnalités environnementale et reproductive (mais voir plus loin pour une discussion concernant le choix de la métrique utilisée).

Si cette hypothèse n'est pas directement testée dans notre étude populationnelle, cette approche contribue tout de même à apporter des éléments de discussion supplémentaires. En effet, nous montrons une augmentation du nombre de conceptions dans le groupe à la suite du pic de ressources à Tsaobis. Cela illustre que la saisonnalité environnementale ne façonne pas seulement la reproduction des espèces saisonnières, mais peut avoir une influence quelle que soit la saisonnalité reproductive, comme ici chez une espèce qui se reproduit toute l'année. Cela contribue donc à renverser une conception simpliste selon laquelle des espèces non saisonnières évolueraient nécessairement dans des environnements peu saisonniers (Baker, 1938). D'ailleurs, ces environnements non saisonniers semblent en fait beaucoup plus rares que ce à quoi l'on pourrait s'attendre. Notre approche comparative met en effet en évidence le fait que, parmi les environnements correspondant aux espèces échantillonnées, aucun ne présente de saisonnalité environnementale négligeable, y compris aux latitudes les plus faibles. Il semblerait donc qu'une certaine universalité de saisonnalité environnementale existe à travers le monde. Cela pourrait contribuer à expliquer l'existence d'espèces à la reproduction saisonnière dans la zone intertropicale, comme cela a été montré chez les mandrills qui, bien que vivant en forêt équatoriale, ressentent effectivement une saisonnalité dans la disponibilité de leurs ressources,

qui se manifeste par l'existence d'une période optimale de reproduction et par un pic de naissances saisonnier (Dezeure *et al.*, 2022).

Un effet important de la productivité environnementale (H2)

La productivité de l'environnement, c'est-à-dire la quantité moyenne de ressources disponibles, apparait également comme un déterminant écologique majeur de la saisonnalité reproductive à la fois dans notre approche de modélisation, et dans notre analyse comparative. A l'exception de la latitude, la productivité environnementale est d'ailleurs le déterminant qui a l'effet le plus robuste parmi tous les groupes et sous-groupes taxonomiques considérés dans l'analyse comparative. En accord avec nos prédictions, des hauts niveaux de productivité de l'environnement sont associés à des reproductions peu saisonnières.

De plus, nos résultats de modélisation indiquent que la productivité environnementale permet de moduler l'effet de la saisonnalité environnementale : plus un environnement est productif, plus sa saisonnalité doit être forte pour induire une saisonnalité reproductive. Cette interaction était attendue car l'explication largement répandue de l'effet de la saisonnalité environnementale suppose, de fait, un contexte de conditions de ressources limitantes, et donc de productivité environnementale faible. En effet, selon cette hypothèse, la saisonnalité reproductive est le résultat d'un manque de ressources disponibles lors de la mauvaise saison rendant la reproduction impossible. Malgré cela, l'effet de la productivité a été très peu étudié et seules quelques études ont mis en évidence une relation négative entre la température moyenne – qui pourrait être un proxy de la productivité environnementale dans les régions tempérées – et l'intensité de la saisonnalité reproductive (Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021a, 2021b). Enfin, notre analyse comparative montre que, pour les primates, qui vivent essentiellement dans a zone intertropicale, où l'on trouve à la fois des déserts et des forêts tropicales, la productivité environnementale est un meilleur prédicteur de la saisonnalité reproductive que la saisonnalité environnementale.

Des effets mitigés de l'imprévisibilité environnementale (H3)

De manière générale, nos trois études ne permettent pas de conclure de manière univoque quant à l'effet de l'imprévisibilité environnementale sur l'intensité de la saisonnalité reproductive. Tout d'abord, notre étude populationnelle n'a pas permis de soutenir l'hypothèse

selon laquelle la non-saisonnalité de la reproduction des babouins chacma pourrait être une adaptation à des environnements imprévisibles en apportant une plus grande flexibilité en réponse à un excès ou à un manque de ressources. Les femelles n'ajustent en effet ni leurs conceptions à des périodes inattendues de plus forte disponibilité de ressources, ni leurs retours à la fertilité post-partum après des périodes où les ressources sont inhabituellement rares. Les variations imprévisibles de l'environnement ne sont cependant pas sans effet sur la population puisqu'elles affectent la survie des petits. Notre approche théorique de modélisation confirme quant à elle nos prédictions et démontre qu'une augmentation importante de l'imprévisibilité environnementale peut limiter l'émergence de la saisonnalité reproductive. Cet effet n'est néanmoins pas visible pour des augmentations plus modestes de l'imprévisibilité. Enfin, si notre étude comparative montre, toujours en accord avec nos prédictions, une relation négative significative entre imprévisibilité environnementale et intensité de la saisonnalité reproductive à l'échelle des mammifères, la relation s'inverse néanmoins à l'échelle des primates.

Ces trois articles viennent renforcer un nombre d'études jusqu'alors limité sur les liens entre prévisibilité de l'environnement et saisonnalité de la reproduction qui, s'ils sont régulièrement évoqués dans la littérature (Bronson, 1985; Brockman & van Schaik, 2005b; Clauss *et al.*, 2021; Heldstab *et al.*, 2021), ne sont que très rarement directement testés. Deux études antérieures peuvent tout de même être signalées. La première est en accord avec nos prédictions et démontre que l'imprévisibilité environnementale participe à expliquer les variations d'intensité de saisonnalité reproductive observées parmi 70 populations d'ongulés (English *et al.*, 2012). La seconde teste la même hypothèse au niveau populationnel en comparant les saisonnalités reproductives observées chez le chevreuil d'Europe (*Capreolus capreolus*) pour deux conditions de prévisibilité environnementale (Loe *et al.*, 2005). Ici encore, et contrairement à nos prédictions ainsi qu'à celles des auteurs, la relation s'avère inversée avec des dates de naissances plus variables dans l'environnement le plus prévisible.

Bien que mitigés, l'ensemble de ces résultats indiquent qu'un effet de l'imprévisibilité environnementale sur l'intensité de la saisonnalité reproductive existe bel et bien, mais qu'il est probablement plus complexe que ce que l'on pourrait imaginer. Plus particulièrement, les résultats de modélisation démontrent une potentialité théorique : l'imprévisibilité environnementale peut permettre de réduire la saisonnalité de la reproduction, même si cet effet est probablement moins fort que celui de la saisonnalité ou de la productivité environnementale. À l'inverse, si l'étude populationnelle ne met pas en évidence une réponse « en temps réel » à

l'imprévisibilité environnementale sur la saisonnalité reproductive, elle n'écarte pas non plus directement la possibilité que la non-saisonnalité reproductive observée soit le résultat évolutif de la colonisation d'environnements plus imprévisibles ou que la reproduction pourrait être plus saisonnière si l'environnement était plus prévisible.

L'étude comparative montre quant à elle que cet effet est bel et bien visible à large échelle, c'est-à-dire sur des grandes gammes d'écologies et d'histoires de vie, mais que d'autres mécanismes doivent être à l'œuvre quand on se concentre sur le groupe des primates pour lesquels une relation en sens inverse est mise en évidence. Ce changement selon l'échelle considérée pourrait tout d'abord être le reflet d'une dynamique binaire, l'effet de l'imprévisibilité ne se manifestant pas de manière continue, mais à travers un seuil, à l'origine d'une dichotomie prévisible-imprévisible. On observe en effet dans notre analyse comparative que pour des valeurs d'imprévisibilité environnementales très faibles, les espèces à la reproduction très saisonnière sont surreprésentées, tandis que toutes les gammes de saisonnalité reproductives sont observées pour des imprévisibilités environnementales moyennes à fortes. En se restreignant aux espèces de primates, on restreint donc également la gamme écologique considérée avec notamment quasiment aucun environnement prévisible représenté. Ainsi, les primates se situeraient en grande majorité du côté imprévisible de cette dichotomie où l'effet d'autres facteurs pourrait outrepasser celui de l'imprévisibilité environnementale. De la même manière, les deux environnements considérés dans l'étude de Loe *et al.* (2005), bien que de prévisibilités différentes, sont tous deux des environnements relativement prévisibles (Norvège et France), et donc probablement du même côté de la dichotomie prévisible-imprévisible proposée. À l'inverse, les populations d'ongulés échantillonnées par English *et al.* (2012) couvrent une grande gamme écologique ce qui pourrait expliquer pourquoi, dans cette étude, l'effet négatif de l'imprévisibilité sur l'intensité de la saisonnalité reproductive est bien visible.

Néanmoins, cette proposition n'explique pas pourquoi une relation en sens inverse apparait à l'échelle des primates. Une explication complémentaire pourrait être proposée suite aux résultats de notre étude théorique de modélisation. Nous montrons en effet que lorsque l'imprévisibilité environnementale augmente, la variance de la saisonnalité reproductive entre les différents environnements simulés diminue, sans que sa moyenne ne soit significativement modifiée. Ce résultat pourrait être le signe d'une sélection stabilisante qui, en cas d'augmentation de l'imprévisibilité environnementale, diminuerait l'intensité de la saisonnalité reproductive des espèces les plus saisonnières, mais augmenterait en parallèle celle des espèces les moins

saisonnières. Pour ces dernières, une augmentation d'imprévisibilité environnementale pourrait en effet se traduire par une baisse d'opportunités de reproduction en dehors de la saison favorable créant une augmentation de la saisonnalité reproductive. Enfin, les effets contradictoires observés peuvent être le résultat d'artefacts méthodologiques liés aux méthodes utilisées pour estimer l'imprévisibilité environnementale (voir section suivante).

Retour sur les métriques utilisées : mesures de l'imprévisibilité et de la saisonnalité environnementale

L'imprévisibilité de l'environnement est un concept largement utilisé en écologie et biologie évolutive, convoqué pour expliquer l'évolution de la saisonnalité reproductive (Clauss *et al.*, 2021), mais également dans le cadre de nombreux autres sujets (Perfito *et al.*, 2007; Ellis *et al.*, 2009; Simons, 2011; Cortés-Avizanda *et al.*, 2012; Botero *et al.*, 2015; Tonkin *et al.*, 2017; Riotte-Lambert & Matthiopoulos, 2020). Malgré ces développements théoriques importants, qui suggèrent une compréhension conceptuelle scientifiquement partagée du terme d'imprévisibilité environnementale, aucune définition consensuelle ne fait foi et les travaux cherchant à définir des métriques permettant de quantifier l'imprévisibilité sont étonnamment peu-nombreux. Une métrique semble néanmoins se distinguer : il s'agit de l'indice de prévisibilité de Colwell (Colwell, 1974 ; Box 1), qui a depuis été largement utilisé en écologie (Perfito *et al.*, 2007; Botero *et al.*, 2014; Riotte-Lambert & Matthiopoulos, 2020), et plus particulièrement dans les deux études citées précédemment en lien avec la saisonnalité reproductive (Loe *et al.*, 2005; English *et al.*, 2012), ainsi que dans notre analyse comparative.

Box 1. Indice de prévisibilité de Colwell

L'indice de prévisibilité de Colwell, proposé en 1974 et fondé sur les outils mathématiques de la théorie de l'information (Colwell, 1974). La théorie de l'information peut être définie comme « l'étude mathématique de la quantification, du stockage et de la communication de l'information » (Shannon, 1948). La prévisibilité P de Colwell, comprise entre 0 et 1, est la somme de deux composantes, la constance (C) et la contingence (M). Cette décomposition permet de décrire l'origine de la prévisibilité observée : un signal peut ainsi être entièrement prévisible (P=1) s'il est constant (C=1, M=0), c'est-à-dire s'il prend toujours la même valeur ou bien si ses valeurs varient selon un patron régulier, identique chaque année (C=0, M=1). Enfin, des cas intermédiaires peuvent exister, caractérisés par une constance C d'autant plus grande que les valeurs prises par le signal sont proches les unes des autres (faible variance totale) et par une contingence M d'autant plus grande que le patron de variation du signal est régulier d'une année sur l'autre.

Box 1. Indice de prévisibilité de Colwell (suite)

Colwell illustre les variations de prévisibilité (P), de constance (C) et de contingence (M) en prenant l'exemple d'une espèce d'arbre imaginaire, pouvant prendre trois états phénologiques : floraison et fructification (ff), floraison seulement (fl) ou pas de floraison ni de fructification (nf). Dans chaque matrice ci-dessous, les lignes représentent cet état phénologique et les colonnes représentent trois trimestres annuels : janvier-avril (I), mai-août (II) et septembre-décembre (III). Les fréquences saisonnières des états phénologiques pour neuf ans sont ainsi présentées dans chaque matrice (par exemple dans l'arbre f, il n'y a pas eu de floraison pendant 8 années sur 9 au premier trimestre). La prévisibilité (P), la constance (C) et la contingence (M) sont données pour chaque arbre (a à g), calculées à partir des données de la matrice de fréquence correspondante.

Tree *a*

	I	II	III	
ff	9	9	9	$P = 1$
fl	0	0	0	$C = 1$
nf	0	0	0	$M = 0$

Tree *b*

	I	II	III	
ff	9	0	0	$P = 1$
fl	0	0	9	$C = 0$
nf	0	9	0	$M = 1$

Tree *c*

	I	II	III	
ff	9	0	0	$P = 1$
fl	0	9	9	$C = .42$
nf	0	0	0	$M = .58$

Tree *d*

	I	II	III	
ff	1	1	1	$P = .23$
fl	2	2	2	$C = .23$
nf	6	6	6	$M = 0$

Tree *e*

	I	II	III	
ff	6	0	3	$P = .61$
fl	3	0	6	$C = 0$
nf	0	9	0	$M = .61$

Tree *f*

	I	II	III	
ff	0	1	4	$P = .29$
fl	1	3	3	$C = .10$
nf	8	5	2	$M = .19$

Tree *g*

	I	II	III	
ff	3	3	3	$P = 0$
fl	3	3	3	$C = 0$
nf	3	3	3	$M = 0$

Extrait de Colwell (1974)

Plus spécifiquement, à partir d'une matrice de fréquence de *s* lignes et de *t* colonnes, dont les valeurs $N_{i,j}$ indiquent le nombre de cycles pour lesquels l'état *i* a été observé au moment *j*, et en notant X_j la somme des valeurs de la colonne *j*, Y_i la somme des valeurs de la ligne *i*, et *Z* la somme de toutes les valeurs de la matrice, la théorie de l'information permet de définir :

- L'incertitude par rapport au temps : $H(X) = -\sum_{j=1}^{t} \frac{X_j}{Z} log \frac{X_j}{Z}$
- L'incertitude par rapport à l'état : $H(Y) = -\sum_{i=1}^{s} \frac{Y_i}{Z} log \frac{Y_i}{Z}$
- L'incertitude par rapport à l'interaction entre le temps et l'état : $H(XY) = -\sum_i \sum_j \frac{N_{ij}}{Z} log \frac{N_{ij}}{Z}$

Ces métriques permettent ensuite de calculer l'indice de prévisibilité de Colwell ainsi que ses deux composantes :

- La prévisibilité : $P = 1 - \frac{H(XY)-H(X)}{\log(s)} = C + M$
- La constance : $C = 1 - \frac{H(Y)}{\log(s)} = P - M$
- La contingence : $M = \frac{H(X)+H(Y)-H(XY)}{\log(s)} = P - C$

Ces deux dernières études – notre analyse comparative et l'article de English *et al.* (2012) – sont particulièrement intéressantes d'un point de vue méthodologique, car, en conjuguant l'étude des effets de l'imprévisibilité environnementale à celle des effets de la saisonnalité

environnementale, elles permettent d'illustrer les limites de l'indice de prévisibilité de Colwell et l'ambiguïté qui peut exister entre ces deux concepts. En effet, tout comme l'imprévisibilité, le concept de saisonnalité environnementale est très largement utilisé en écologie et biologie évolutive, sans qu'une définition partagée ou qu'une métrique quantitative ne soit communément admise. Pour English *et al.* (2012), la saisonnalité peut être mesurée par la contingence M de Colwell, en ce qu'elle représente « la force du patron saisonnier » : un environnement est plus saisonnier si son patron de variation est plus régulier. Au contraire, dans notre analyse comparative, nous quantifions la saisonnalité environnementale par le coefficient de variation du signal environnemental, que l'on pourrait presque assimiler à l'inverse de la constance C de Colwell : un environnement est plus saisonnier si ses variations entre saisons sont plus importantes. On touche donc ici à une limite de l'utilisation de l'indice de prévisibilité de Colwell si l'on souhaite distinguer imprévisibilité et saisonnalité environnementale : selon les interprétations, un environnement est plus prévisible au sens de Colwell s'il est à la fois plus saisonnier (c'est-à-dire plus contingent), mais aussi s'il est moins saisonnier (c'est-à-dire moins constant). À cette limite conceptuelle s'ajoutent des limites méthodologiques : l'indice de Colwell se peut pas se calculer sur des données continues et nécessite qu'elles soient discrétisées et la construction de ses deux composantes étant basées sur des métriques de théorie de l'information, leurs formulations sont difficilement interprétables écologiquement. Enfin, interpréter la contingence comme une mesure de saisonnalité présente également des limites puisqu'elle ne rend pas compte de l'amplitude des variations, ni du rapprochement temporel des valeurs similaires : deux sinusoïdes d'amplitudes ou de périodes différentes ont la même contingence.

Dans l'optique de mieux dissocier saisonnalité et imprévisibilité environnementales, nous proposons une méthode alternative basée sur la décomposition des séries temporelles et que nous utilisons dans notre étude populationnelle et dans notre étude théorique de modélisation. Selon cette approche, un signal environnemental peut être décomposé en un signal annuel moyen (saisonnalité) et un bruit supplémentaire (imprévisibilité). Le signal annuel moyen représente les variations intra-annuelles de l'environnement, tandis que le bruit supplémentaire représente les variations interannuelles. Cette décomposition permet ainsi de démêler saisonnalité et imprévisibilité environnementales afin de manipuler ces deux concepts séparément et d'en distinguer les effets. Néanmoins, cette approche présente une limite importante : en se basant sur l'amplitude du signal environnemental, elle ne permet pas de rendre compte de l'ensemble des enjeux de temporalité associés. Notamment, le concept d'imprévisibilité peut lui-même être séparé en deux composantes : l'imprévisibilité en amplitude, qui pourrait caractériser le fait qu'un

pic de ressources soit plus ou moins important selon les années, et l'imprévisibilité en temporalité, qui pourrait caractériser le fait qu'un pic de ressources apparaisse plus ou moins tôt selon les années. Si l'imprévisibilité en amplitude est bien capturée par la composante non saisonnière de cette décomposition (variations interannuelles), ce n'est à l'inverse pas le cas de l'imprévisibilité en temporalité.

De manière générale, l'indice de prévisibilité de Colwell permet donc de bien distinguer les aspects liés à la temporalité (contingence) et à l'amplitude (constance), mais entretient une ambiguïté entre les concepts de saisonnalité et d'imprévisibilité. À l'inverse, notre approche par décomposition dissocie bien ces deux concepts mais ne permet pas de rendre compte des aspects temporels de l'imprévisibilité. Des développements théoriques supplémentaires sont donc nécessaires afin de caractériser de la manière la plus précise possible les variations environnementales existantes. Une piste pourrait être de combiner ces deux approches, en calculant par exemple les métriques de Colwell sur la composante non saisonnière (bruit) issue de la décomposition, ou encore d'intégrer des méthodes d'analyse spectrale, comme proposé par Tonkin *et al.* (2017).

Un effet pluridimensionnel de la latitude

Nous avons mis en évidence trois caractéristiques environnementales qui affectent la saisonnalité reproductive des espèces : la saisonnalité, la productivité et l'imprévisibilité. Néanmoins, dans la très grande majorité des études sur le sujet, les variations environnementales sont uniquement prises en compte à travers le prisme de la latitude et les effets individuels de la saisonnalité, de la productivité et de l'imprévisibilité ne sont pas testés. La latitude est ainsi le déterminant de la saisonnalité reproductive dont l'effet est le mieux connu et le plus robuste : l'intensité de la saisonnalité reproductive augmente avec la latitude (en valeur absolue), comme cela a été prouvé à de nombreuses reprises et sur de nombreux groupes taxonomiques (Conover, 1992; Bronson & Heideman, 1994; Di Bitetti & Janson, 2000; Janson & Verdolin, 2005; English *et al.*, 2012; Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021; Heldstab, 2021a, 2021b). Dans notre analyse comparative également, l'effet de la latitude est très visible et est même l'effet le plus important dans le cas de l'analyse sur les mammifères, loin devant les autres déterminants testés.

Si les liens entre latitude et saisonnalité reproductive sont indiscutables, l'interprétation habituellement faite de ces résultats peut être remise en question. En effet, la latitude est souvent considérée comme un proxy de la saisonnalité environnementale seule, elle-même longtemps considérée comme le déterminant principal de la saisonnalité reproductive (Bronson & Heideman, 1994; Di Bitetti & Janson, 2000; Janson & Verdolin, 2005), alors que la productivité pourrait également jouer un rôle important dans les effets observés. De manière générale, une augmentation de latitude (en valeur absolue), correspond à la fois à une augmentation de la saisonnalité et à une diminution de productivité, avec des différences de disponibilité des ressources plus fortes entre la bonne et la mauvaise saison mais aussi une quantité moyenne de ressources plus faible, deux effets qui favorisent la saisonnalité reproductive. À l'inverse, plus près de l'équateur, des environnements plus productifs et moins saisonniers, comme les forêts tropicales, pourraient favoriser des stratégies de reproduction non saisonnières.

En accord avec cela, notre analyse comparative montre que l'effet observé de la latitude sur la saisonnalité reproductive est toujours plus important que celui de la saisonnalité environnementale, quel que soit le groupe taxonomique considéré. Même si ces résultats peuvent probablement être en partie expliqués par une mesure imparfaite de la saisonnalité environnementale, ils suggèrent également que d'autres facteurs, comme la productivité environnementale, jouent un rôle dans l'effet observé de la latitude. L'imprévisibilité environnementale pourrait même être un troisième paramètre environnemental également englobé dans l'effet de la latitude, même si la relation entre imprévisibilité et latitude est moins évidente (English *et al.*, 2012; Botero *et al.*, 2014) et est notamment non linéaire dans notre analyse comparative (forme de « u » inversé). Dans leur étude, English *et al.* (2012) trouvent en effet que l'intensité de la saisonnalité reproductive est mieux expliquée par la contingence et la constance de l'environnement (au sens de Colwell, 1974), que par la latitude seule. Enfin, au même titre que la latitude, l'altitude constitue un facteur de variabilité de saisonnalité reproductive (Dunmire, 1960), ce qui s'explique en partie par des variations environnementales de saisonnalité, de productivité et d'imprévisibilité lorsque l'altitude augmente (Zammuto & Millar, 1985; Bears *et al.*, 2009).

Un effet visible d'un « tampon écologique » via le régime alimentaire (H4)

Au-delà de l'environnement dans lequel elles évoluent, et de ses variations, les caractéristiques écologiques des espèces elles-mêmes influencent leur saisonnalité reproductive.

Notre approche comparative met en effet en évidence le fait que les espèces dont le régime alimentaire est plus varié ont une reproduction moins saisonnière. Cela conforte notre hypothèse selon laquelle un régime alimentaire varié pourrait jouer le rôle de « tampon écologique » en diversifiant les sources de nourritures lors de la mauvaise saison, étendant ainsi la période de l'année pendant laquelle la reproduction est possible. Néanmoins, à part pour les primates, ce résultat n'est pas visible à l'échelle de groupes taxonomiques plus retreints, comme les rongeurs (Heldstab, 2021b).

En plus de sa diversité, la composition du régime alimentaire pourrait être un facteur écologique complémentaire influençant la saisonnalité reproductive. En effet, certaines ressources, comme les fruits, sont particulièrement saisonnières et pourraient renforcer la saisonnalité reproductive des espèces qui les consomment, comme cela a été démontré chez les primates (Di Bitetti & Janson, 2000).

2. Quels effets de l'histoire de vie sur la saisonnalité reproductive ?

Un effet important de l'étalement des coûts reproductifs (H5)

L'intensité journalière des coûts de reproduction, que l'on peut caractériser par la quantité d'énergie qu'une femelle doit fournir chaque jour pour sa reproduction, apparait comme un déterminant majeur de la saisonnalité reproductive à la fois dans notre approche théorique de modélisation et dans notre analyse comparative. Les femelles dont les coûts reproductifs sont étalés dans le temps peuvent se reproduire toute l'année, y compris durant la mauvaise saison, tandis que les femelles qui ont des besoins énergétiques journaliers élevés pendant la reproduction ne peuvent se reproduire que pendant la bonne saison. Cette hypothèse n'a à notre connaissance jamais été directement testée, même si elle a été évoquée pour expliquer la non-saisonnalité des orangs-outans (van Noordwijk *et al.*, 2013). Cependant, plusieurs études ont testé l'influence sur la saisonnalité reproductive de traits d'histoire de vie qui entrent en compte dans le calcul des coûts journaliers de reproduction. Il a notamment été montré qu'une gestation plus courte, qui pourrait correspondre à des coûts reproductifs journaliers plus élevés, était associée à une saisonnalité reproductive plus intense chez les ruminants, les Carnivores et les primates (Zerbe *et al.*, 2012; Heldstab *et al.*, 2018; Heldstab *et al.*, 2021). De la même manière, des tailles de portées plus importantes, qui engendrent probablement des coûts énergétiques

journaliers élevés, sont également associées à une reproduction plus saisonnière chez les lagomorphes (Heldstab, 2021a).

Notre approche théorique de modélisation montre que, partant d'une situation de reproduction non saisonnière, une augmentation modeste des coûts journaliers de reproduction est suffisante pour faire émerger de la saisonnalité reproductive. Après cette transition initiale vers une reproduction plus saisonnière, le processus pourrait s'auto-renforcer et s'accélérer. En effet, dans l'hypothèse d'une reproduction temporellement limitée par une période de l'année où les ressources environnementales ne sont pas suffisantes, les individus auraient en contrepartie tout intérêt à exploiter au maximum le surplus énergétique disponible durant la bonne saison. Ils pourraient alors augmenter autant que possible leurs coûts journaliers de reproduction afin de rendre leur courbe de besoins énergétiques la plus similaire possible à celle de disponibilité des ressources. Ces coûts reproductifs journaliers plus élevés intensifieraient par la suite la nécessité de se reproduire saisonnièrement, créant ainsi une boucle d'auto-renforcement. Certaines espèces adaptent même en temps réel leurs coûts reproductifs aux ressources disponibles, avec par exemple une plasticité dans la taille de portée, comme chez le sanglier (*Sus scrofa*) (Servanty *et al.*, 2007) ou le renard polaire (*Vulpes lagopus*) (Tannerfeldt *et al.*, 1998).

Pas d'effet visible de la durée du cycle reproducteur (H6)

Notre étude théorique de modélisation n'a pas permis de mettre en évidence l'effet prédit de la durée du cycle reproducteur, à savoir qu'une durée proche d'un nombre entier d'années favoriserait la saisonnalité reproductive en réduisant les coûts associés aux délais d'attente entre la fin d'un premier évènement de reproduction et le début de la saison suivante de reproduction. Cette hypothèse n'a cependant été testée que dans le cadre de notre étude de modélisation, qui est paramétrée sur un organisme à la reproduction non saisonnière et à l'histoire de vie lente, le babouin jaune (*Papio cynocephalus*). Il est donc difficile d'extrapoler ce résultat à des espèces avec des histoires de vie différentes et il conviendrait de tester à nouveau cette hypothèse pour d'autres histoires de vie et particulièrement dans le cas d'espèces à la reproduction initialement saisonnière. Cette absence de résultat dans le cadre de notre modèle confirme cependant que l'augmentation de saisonnalité reproductive observée après avoir induit une accélération du rythme de reproduction est bien due à une augmentation des coûts reproductifs (H5) et non pas à une diminution de la durée du cycle qui se rapprocherait d'un an (H6).

Un effet possible de la mortalité juvénile (H7)

Notre approche théorique de modélisation n'a pas permis de confirmer l'hypothèse selon laquelle un fort taux de mortalité juvénile par rapport aux adultes réduirait l'intensité de la saisonnalité reproductive en augmentant les coûts associés (seule une faible tendance a été observée). L'introduction de délais après la mort d'un petit et avant la reproduction suivante dans le cas d'une reproduction saisonnière n'a pas eu d'effet fort sur l'intensité de la saisonnalité reproductive simulée. Faute de données disponibles sur la mortalité, cette hypothèse n'a pas pu être testée directement dans l'analyse comparative et un proxy a dû être utilisé. Nous montrons ainsi, en accord avec nos prédictions, que l'occurrence d'infanticides (par les mâles ou les femelles) est associée à une reproduction moins saisonnière chez les mammifères. L'infanticide étant une cause de mortalité sélective qui touche les petits mais pas les adultes, il contribue en effet à augmenter la mortalité juvénile par rapport à celle des adultes.

L'association entre non-saisonnalité reproductive et infanticide par les mâles est bien documentée et est habituellement expliquée par le fait que l'infanticide n'est bénéfique pour les mâles que lorsqu'il permet de rendre rapidement les femelles disponibles pour une nouvelle reproduction, ce qui n'est pas le cas chez les espèces à la reproduction saisonnière où les femelles dont l'enfant a été tué ne redeviennent fertiles que lors de la prochaine saison de reproduction (Brockman & van Schaik, 2005a; Lukas & Huchard, 2014; Brasington *et al.*, 2022). Le résultat de notre étude comparative pourrait donc ne pas être dû à une augmentation des coûts de la saisonnalité reproductive en présence d'infanticide, comme nous le proposons, mais à une diminution des bénéfices de l'infanticide pour les mâles dans le cas d'espèces à la reproduction saisonnière. Cela semble tout de même peu probable, puisque dans notre analyse comparative nous trouvons un effet plus fort en considérant non seulement l'infanticide par les mâles, mais aussi par les femelles, qu'en regardant uniquement l'effet de l'infanticide par les mâles (non significatif). L'infanticide pourrait donc favoriser la reproduction non saisonnière dans le contexte d'une dynamique coévolutive, signifiant que la reproduction non saisonnière favoriserait à son tour l'infanticide par les mâles.

Comme le suggère cette possible dynamique coévolutive, les liens entre mortalité juvénile et saisonnalité reproductive pourraient s'avérer plus complexes que ce que nous avions prédit. En effet, pour faire face à certaines formes de mortalité, comme l'infanticide ou la prédation, il est parfois avantageux de se reproduire de manière saisonnière (voir section suivante). La stratégie

reproductive effectivement adoptée est alors le résultat d'un équilibre fin entre coûts et bénéfices de la saisonnalité reproductive en présence d'un taux de mortalité juvénile élevé.

Un effet possible d'un « tampon cognitif » (H8)

L'hypothèse selon laquelle des capacités cognitives plus développées seraient associées à une saisonnalité de reproduction plus faible n'a pu être testée que dans le cadre de notre étude comparative et uniquement au sein des primates, faute de données disponibles dans d'autres groupes taxonomiques. Même si, du fait de leurs capacités cognitives élevées (Herculano-Houzel *et al.*, 2015), les primates sont un ordre particulièrement adapté pour tester cette hypothèse, il serait intéressant de pouvoir également la tester à une échelle taxonomique plus large et nous appelons de futures études en ce sens. Notre analyse comparative permet néanmoins de mettre en lumière une association négative entre le nombre d'innovations en matière de recherche de nourriture et l'intensité de la saisonnalité de la reproduction (significative sur le jeu de données primates, non significative sur le jeu de données mammifères), suggérant que les capacités cognitives de certains primates pourraient effectivement leur permettre de tamponner les variations de ressources environnementales et d'étendre la période temporelle pendant laquelle ils peuvent se reproduire.

Néanmoins, et parce que les contraintes énergétiques liées au développement cérébral et à la reproduction non saisonnière sont très similaires, l'occurrence simultanée de ces deux traits chez certaines espèces pourrait être non causale ou tout du moins le résultat de dynamiques coévolutives. Il a notamment été montré que, à l'instar d'une reproduction annuelle, la taille du cerveau des primates était limitée par une trop forte saisonnalité environnementale entrainant des périodes de disettes (van Woerden *et al.*, 2010; van Woerden *et al.*, 2012). De la même manière que la non-saisonnalité reproductive, une plus grande taille de cerveau serait favorisée par une histoire de vie plus lente avec notamment des portées plus petites et moins fréquentes (Isler & van Schaik, 2009). Néanmoins, il a également été montré qu'un tampon cognitif existe bel et bien et que des capacités cognitives développées peuvent justement faciliter la colonisation d'environnements plus saisonniers, notamment à travers une diversification du régime alimentaire et ce particulièrement chez les catarrhiniens (van Woerden *et al.*, 2012; van Woerden *et al.*, 2014). L'ensemble de ces résultats semble donc orienter vers l'effet probable d'un tampon cognitif sur l'émergence de la non-saisonnalité reproductive, mais souligne, ici encore, la complexité des liens entre ces deux traits et leur coévolution probable.

Quelles possibilités pour un tampon physiologique ? Retour sur la capacité de stockage

La capacité d'emmagasiner de l'énergie sous forme de gras pourrait constituer un tampon physiologique en limitant les effets néfastes de périodes de faible disponibilité de ressources (Navarrete *et al.*, 2011), et réduire les bénéfices de la saisonnalité reproductive au même titre que les trois tampons - écologique, cognitif et social - proposés dans notre étude. Dans la littérature, la capacité de stockage est cependant rarement évoquée pour expliquer une reproduction non saisonnière (Heldstab *et al.*, 2016). Particulièrement, le concept de « *capital breeders* » (Jönsson, 1997), qui décrit les espèces qui stockent de l'énergie en vue d'une reproduction ultérieure, sert le plus souvent à décrire des stratégies de reproduction saisonnière, avec un pic de naissances visible mais désynchronisé du pic de ressources, comme chez le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) (Kerby & Post, 2013). Cette liberté temporelle des « *capital breeders* » est souvent également associée à une liberté spatiale, où le stockage d'énergie précède une migration en vue d'une reproduction dans un environnement plus favorable, mais ici encore saisonnière (Si *et al.*, 2015; Varpe, 2017). Enfin, dans des environnements très saisonniers, la capacité de stockage accompagne des mécanismes physiologiques de réduction de l'activité métabolique, allant jusqu'à la torpeur ou l'hibernation (Hellgren, 1998; Schmid & Kappeler, 2005), pour faire face à des mauvaises saisons particulièrement rudes (Heldstab *et al.*, 2016; Varpe, 2017). Ces périodes d'activité réduite représentent le plus souvent une pause dans la reproduction saisonnière, qui reprend lorsque les conditions redeviennent favorables, et sont parfois couplées à un mécanisme d'implantation différée, fortement associé à la saisonnalité reproductive chez les Carnivores (Heldstab *et al.*, 2018).

Ainsi, même si l'utilisation d'énergie stockée sous forme graisseuse pourrait théoriquement permettre de tamponner les variations environnementales et de prolonger les bénéfices du pic de ressources pour se reproduire tout au long de l'année (Williams *et al.*, 2017), et pouvant agir conjointement avec un tampon cognitif (Navarrete *et al.*, 2011), les exemples empiriques soutenant cette hypothèse restent rares. Une étude de modélisation explorant les liens entre saisonnalité environnementale et les stratégies « *income versus capital breeding* » ne décrit par exemple pas de cas où le stockage d'énergie serait associé à de la reproduction non saisonnière (Sun *et al.*, 2020). Finalement, la capacité de stockage apparait principalement comme

un mécanisme physiologique modulant la temporalité de la saisonnalité reproductive plutôt que comme un déterminant ayant façonné son évolution.

3. Quels effets de la socialité sur la saisonnalité reproductive ?

Pas d'effet visible d'un « tampon social » (H9)

Contrairement à nos prédictions sur l'existence d'un « tampon social », notre approche comparative n'a pas mis en évidence un effet négatif significatif de l'approvisionnement allomaternel sur l'intensité de la saisonnalité de la reproduction, et une légère tendance positive (non significative) a à l'inverse été observée. Il se pourrait que notre interprétation du tampon social soit trop restrictive et que d'autres caractéristiques de la reproduction coopérative doivent être prises en compte. La reproduction coopérative a en effet déjà été considérée comme une stratégie visant à atténuer les variations environnementales et à faire face à des environnements imprévisibles chez les oiseaux africains, où elle a également été associée à la saisonnalité de l'environnement (Rubenstein & Lovette, 2007). Il a également été montré que les espèces à la reproduction coopérative occupent des environnements peu productifs, saisonniers et imprévisibles (Lukas & Clutton-Brock, 2017). Ces résultats vont dans le sens de l'existence possible d'un « tampon social » : la reproduction coopérative pourrait en effet être associée à une reproduction non saisonnière dans des environnements saisonniers, imprévisibles et peu productifs.

L'absence de relation entre reproduction coopérative et saisonnalité reproductive pourrait cependant également s'expliquer par une allocation différente des ressources supplémentaires acquises grâce à l'approvisionnement non maternel. En effet, cette énergie supplémentaire pourrait ne pas être utilisée pour étendre les possibilités de reproduction à la saison défavorable, mais plutôt pour produire plus de descendants lors de la bonne saison. En ce sens, il a par exemple été montré que les soins paternels entraînent un plus grand nombre de naissances chez les mammifères (Lukas & Clutton-Brock, 2013; West & Capellini, 2016) ou que l'approvisionnement allomaternel permettait de diminuer le compromis entre reproduction et taille de cerveau, en favorisant une plus grande taille de portée chez des Carnivores (Isler & van Schaik, 2009). Enfin, la légère tendance positive observée dans notre analyse comparative entre reproduction coopérative et reproduction saisonnière pourrait être le résultat de synergies entre ces deux

stratégies reproductives. Par exemple, des naissances synchronisées dans des système sociaux coopératifs permettent une mutualisation des coûts avec notamment la formation de « crèches » où les petits sont gardés ensemble en l'absence de leurs mères (Tecot *et al.*, 2013).

Des effets mêlés de la compétition et du rang (H10-11)

Initialement proposés comme deux hypothèses séparées testées dans notre étude populationnelle, les effets de la compétition intra-groupe et des variations inter-individuelles sur la saisonnalité environnementale se sont *in fine* révélés entremêlés. Nous n'avons en effet pas mis en évidence d'effets de la compétition identiques à l'ensemble des membres du groupe, ni de variations inter-individuelles de l'accès aux ressources non liées à de la compétition. Nous avons en revanche mis en évidence des effets de la compétition reproductive entre femelles se manifestant sur les femelles subordonnées. Celles-ci font face à des coûts importants liés à la synchronie reproductive, avec notamment des intervalles entre naissances plus longs à la suite d'un nombre important de naissances dans le groupe. Cela les amène à reporter les naissances : on observe effectivement une baisse de probabilité de retour à la fertilité et de conceptions à la suite d'un nombre important de conceptions au sein du groupe. Grace à des simulations simples, nous montrons que cet étalement des naissances peut bel et bien contribuer à un affaiblissement de l'intensité de la reproduction saisonnière au niveau de la population.

Dans la population étudiée, il semblerait que ce ne soit pas les ressources alimentaires qui soient à l'origine de cette compétition entre femelles. Nous avons en effet mis en évidence des réponses reproductives similaires à la variation de la disponibilité des ressources, quel que soit le rang social des femelles considérées. Cela pourrait s'expliquer par des ressources peu monopolisables et donc moins sujettes à compétition. La situation pourrait être différente dans le cas de ressources (alimentaires ou non) plus monopolisables, comme les soins paternels, particulièrement déterminants pour le développement et la survie des petits (Charpentier *et al.*, 2008; Huchard *et al.*, 2013), qui pourraient être l'objet principal de la compétition entre femelles observée dans cette population (Baniel *et al.*, 2018).

Ces travaux soulignent l'importance de prendre en compte les variations individuelles pour comprendre le patron de saisonnalité reproductive observé au niveau de la population. En plus du rang, d'autres paramètres individuels tels que l'âge ou la taille (Garel *et al.*, 2009) pourraient affecter de manière similaire les stratégies de reproduction. Ces travaux montrent également

comment la compétition peut conduire à une baisse de saisonnalité reproductive, même si l'effet inverse peut dans des cas extrêmes être également observé. Un exemple frappant est celui des mangoustes rayées (*Mungos mungo*), où l'infanticide par les femelles dominantes des petits des femelles subordonnées lorsque ceux-ci ne naissent pas en même temps que leur propres petits, amène à une synchronisation extrême des naissances (Hodge *et al.*, 2011).

Avantages sociaux de la saisonnalité reproductive

Pour les espèces sociales, la synchronisation de la reproduction avec le pic de ressources n'est pas le seul avantage de la saisonnalité reproductive. En effet cette dernière est un cas particulier de synchronie reproductive, et peut par ce biais être bénéfique pour les membres d'un même groupe dont les naissances ont lieu au même moment (Ims, 1990b). Elle peut permettre de mutualiser les coûts de la reproduction au sein d'espèces coopératives (Tecot *et al.*, 2013), ou encore être une contre stratégie face à l'infanticide (Packer *et al.*, 2001; Hodge *et al.*, 2011; Palombit, 2012). Il a par exemple été montré chez une espèce de campagnol (*Myodes glareolus*) qu'une reproduction asynchrone était avantageuse pour limiter la compétition au sein d'un groupe, mais que cet avantage était perdu en présence d'infanticide (Poikonen *et al.*, 2008).

La synchronie de la reproduction est également connue pour être déterminante dans le cas d'une très forte prédation qu'elle permet de diluer par un phénomène de rassasiement des prédateurs (Rutberg, 1987; Ims, 1990a; Sinclair *et al.*, 2000). Cette caractéristique observée chez de nombreuses espèces a donné lieu à la dichotomie « cachés/suiveurs » (« *hider/follower* »), qui décrit la relation spatiale entre la mère et son petit après la naissance. Chez les « cachés », les petits échappent à la prédation en étant cachés à distance de leurs mères, tandis que chez les « suiveurs », les petits restent proches de leurs mères avec le reste du troupeau et s'en remettent à la dilution de prédation (Lent, 1974). Ces deux stratégies sont associées à des saisonnalités reproductives différentes, les « suiveurs » bénéficiant de naissances synchrones ayant une reproduction saisonnière souvent intense tandis que les « cachés » présentent une saisonnalité reproductive plutôt faible (Sinclair *et al.*, 2000; Zerbe *et al.*, 2012).

Enfin, les causes de mortalité d'origine sociale peuvent aussi être saisonnières, et constituer une pression de sélection supplémentaire favorisant la saisonnalité reproductive pour éviter ces périodes de risque accru. Cela peut être le cas de la prédation (Varpe, 2017) ou encore de l'infanticide, comme chez les géladas (*Theropithecus gelada*) (Tinsley Johnson *et al.*, 2018).

Quels coûts pour les mâles ? Soins paternels et compétition masculine

Le cadre théorique proposé dans cette thèse est construit du point de vue des femelles. Les mâles y sont considérés soit comme non limitants pour la reproduction (comme dans notre approche de modélisation), soit comme une ressource supplémentaire (approvisionnement non maternel des petits dans l'analyse comparative ou compétition pour les soins paternels dans l'étude populationnelle). Et en effet, les ressources apportées par les mâles peuvent être déterminantes pour le développement et la survie des petits, et donc contribuer à façonner l'évolution de la saisonnalité reproductive, à travers notamment un effet « tampon » (H9) ou l'effet de la compétition entre femelles (H10). Ces soins paternels ne se limitent pas à un approvisionnement en nourriture des petits (Huchard *et al.*, 2013), mais peuvent également se manifester par une défense des petits contre l'infanticide (Palombit, 2012) ou d'autres agressions (Nguyen *et al.*, 2009). Ces soins paternels peuvent être au cœur de la compétition entre femelles, comme cela a été montré dans la population de babouins chacma (*Papio ursinus*) de Tsaobis, où les femelles gestantes et allaitantes agressent les autres femelles qui tentent de s'accoupler avec le père de leur petit, réduisant ainsi leur chance de concevoir (Baniel *et al.*, 2018).

Cependant, et même si les coûts de la reproduction chez les mammifères sont principalement supportés par les femelles, la reproduction est également coûteuse du point de vue des mâles (Bleu *et al.*, 2016). En plus des soins paternels qui peuvent représenter un coût pour les mâles après la naissance des petits, l'accouplement est souvent une période coûteuse pour les mâles, en particulier lorsque la compétition entre eux est importante (Lane *et al.*, 2010). Les combats entre mâles pour l'accès aux femelles (Bobek *et al.*, 1990) ou le fait de devoir « garder » les femelles afin de priver les mâles rivaux de la possibilité de s'accoupler avec elles (Alberts *et al.*, 1996) sont des exemples de coûts supportés par les mâles qui se traduisent par une dégradation de leur condition physique. Ces coûts sont particulièrement élevés chez les espèces à reproduction saisonnière, où la compétition entre mâles est intense (Burgess *et al.*, 2013; Beaulieu *et al.*, 2014) et où il n'est pas rare que la saison d'accouplement ait lieu à un moment moins favorable de l'année en conséquence de la stratégie des femelles consistant à synchroniser les ressources avec les naissances ou la lactation (Georgiev *et al.*, 2014). Ce renforcement des coûts pour les mâles dû à la saisonnalité reproductive va dans le sens d'une généralisation de notre hypothèse 10, proposant que la saisonnalité reproductive serait réduite en présence d'une forte compétition entre femelles ou entre mâles.

4. Perspectives sur le cadre théorique

Saisonnalité reproductive : continuum ou dichotomie stricte versus flexible ?

De manière générale, les hypothèses de notre cadre théorique qui ont été le mieux soutenues par nos trois études sont celles qui sont associées à une limitation des bénéfices de la saisonnalité reproductive (Figure 4 de l'introduction générale : faible saisonnalité environnementale – H1, forte productivité environnementale – H2, tamponnement des variations environnementales – H4, étalement des coûts reproductifs – H5). Ces hypothèses couvrent des situations dans lesquelles se reproduire saisonnièrement n'est plus une nécessité, car la reproduction reste énergétiquement possible toute l'année. Si, dans ces cas-là, des périodes optimales de reproduction existent toujours, c'est en fait la présence (ou l'absence) d'une période où la reproduction est impossible qui pourrait faire basculer la stratégie de reproduction. Ce constat général semble suggérer que la saisonnalité reproductive n'est pas un « vrai » continuum mais est d'abord le résultat d'une dichotomie entre une saisonnalité reproductive stricte, dans les situations où il existe une période où la reproduction est impossible, et une non-saisonnalité reproductive plus flexible, dans les situations où la reproduction est possible toute l'année. Cette dichotomie fait écho à une des caractérisations les plus classiques de la saisonnalité reproductive – une espèce est saisonnière s'il existe une période de l'année sans aucune naissance, et est non saisonnière dans le cas inverse (Janson & Verdolin, 2005) – ainsi qu'aux deux mécanismes physiologiques principaux de la saisonnalité reproductive – une régulation de la saisonnalité stricte par la photopériode et de la saisonnalité flexible par un seuil de condition physique (Clauss *et al.*, 2021).

De cette dichotomie initiale pourrait ensuite découler un continuum de saisonnalité reproductive (Figure 1). À une extrémité du continuum se trouveraient les espèces pour lesquelles la reproduction est possible toute l'année sans qu'il n'y ait de période optimale de reproduction. Les espèces s'éloigneraient de cette extrémité dès lors qu'apparaitrait une période optimale de reproduction et d'autant plus que cette période optimale serait courte, et ses bénéfices par rapport au reste de l'année seraient importants. À l'autre extrémité se trouveraient les espèces pour lesquelles la reproduction est impossible à un moment de l'année. Les espèces seraient ensuite d'autant plus éloignées de cet archétype que cette « période impossible » serait courte et que les coûts supplémentaires associés à la saisonnalité reproductive seraient importants.

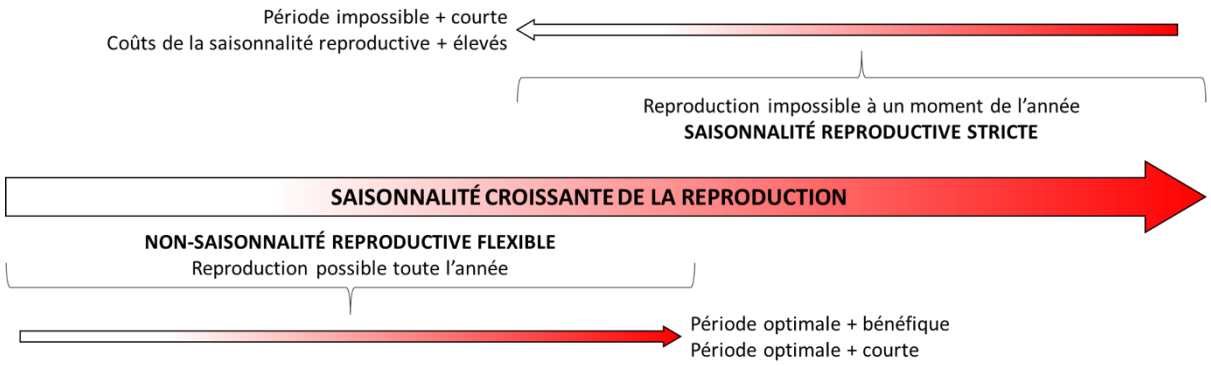


Figure 1 : Révision du concept de continuum d'intensité de la saisonnalité reproductive. *Il pourrait être le résultat d'une dichotomie initiale entre saisonnalité reproductive stricte (lorsqu'il existe une période de l'année où la reproduction est impossible), et non-saisonnalité reproductive flexible, quand la reproduction est possible toute l'année mais qu'une période optimale de reproduction peut tout de même exister. Le continuum naitrait ensuite de la modulation de ces deux archétypes selon la durée de la période où la reproduction est impossible et l'importance des coûts de la saisonnalité reproductive d'une part, et selon la durée et l'importance des bénéfices de la période optimale d'autre part.*

Ainsi, les déterminants principaux, correspondants aux hypothèses formulées dans notre cadre théorique et associées à une limitation des bénéfices de la saisonnalité reproductive (Figure 4 de l'introduction générale : faible saisonnalité environnementale – H1, forte productivité environnementale – H2, tamponnement des variations environnementales – H4, étalement des coûts reproductifs – H5) permettraient de situer les espèces dans une catégorie ou l'autre de la dichotomie. Dans un second temps, les déterminants correspondants aux hypothèses associées à une augmentation des coûts de la saisonnalité reproductive (**Figure 4** de l'introduction générale : forte imprévisibilité environnementale – H3, durée du cycle reproducteur – H6, forte mortalité juvénile – H7, compétition – H10 et variations inter-individuelles – H11) permettraient d'affiner la position des espèces à l'intérieur de chaque « branche » de cette dichotomie. Particulièrement, l'introduction de délais entre les événements de reproduction n'aurait que peu d'impact sur une espèce à la saisonnalité reproductive flexible, mais pourrait effectivement moduler le patron de saisonnalité reproductive d'une espèce qui n'a pas la possibilité de se reproduire toute l'année. À l'inverse, les déterminants affectant les coûts de la synchronie reproductive pourraient quant à eux moduler la position des espèces sur l'ensemble du continuum puisque même les espèces flexibles peuvent connaître un degré important de synchronie reproductive. Cela pourrait expliquer pourquoi nous trouvons des résultats plus mitigés pour les hypothèses basées sur l'introduction de délais que sur celles basées sur les coûts de la synchronie reproductive.

(Non-)saisonnalité reproductive et syndrome d'histoire de vie lente

Dans l'ensemble, le cadre théorique que nous avons proposé est confirmé par les résultats de notre analyse comparative, que ce soit au sein des primates uniquement, ou au sein des mammifères dans leur ensemble (Tableau 1). Néanmoins, si l'on considère les autres groupes taxonomiques indépendamment, et particulièrement les rongeurs et les lagomorphes, nos résultats sont plus rarement concluants. Cela pourrait en partie s'expliquer par des tailles d'échantillons plus faibles et une caractérisation de la saisonnalité reproductive moins précise que lorsqu'on considère les primates seuls ou l'ensemble des mammifères. Mais cela pourrait peut-être également s'expliquer par des effets de seuils liés à des syndromes d'histoire de vie différents. En effet, les espèces à histoire de vie rapide ont des rythmes de reproduction élevés, avec notamment des tailles de portées importantes (Bielby *et al.*, 2007), et donc des coûts reproductifs quotidiens très intenses. Cela pourrait limiter l'effet de l'étalement des coûts de reproduction ainsi que des stratégies de « tampon » des variations environnementales, qui pourraient n'être efficaces pour passer d'une reproduction saisonnière à une reproduction non saisonnière que chez les espèces à histoire de vie plus lente, avec un faible investissement énergétique quotidien dans la reproduction. Comme nous l'avons montré dans notre étude théorique de modélisation, pour un organisme à histoire de vie lente, une modification modérée de l'effort reproductif quotidien suffit à faire basculer la saisonnalité de la reproduction. Chez les espèces à cycle de vie plus rapide, l'effort de reproduction est probablement trop intense pour permettre une telle transition : la diminution de l'effort de reproduction (ou l'augmentation des ressources via un effet « tampon ») nécessaire serait trop importante. De la même manière, on ne retrouve pas l'effet prédit de la mortalité juvénile (via l'infanticide) lorsqu'on considère seulement les rongeurs, chez qui l'on décèle à l'inverse une association positive (mais non significative) entre infanticide et intensité de la saisonnalité reproductive. Cela pourrait s'expliquer par le taux déjà élevé de mortalité, y compris adulte, que connaissent ces espèces à histoire de vie rapide (Bielby *et al.*, 2007). Par conséquent, la présence ou l'absence d'une cause de mortalité juvénile supplémentaire devrait avoir un effet très limité sur le rapport entre la mortalité adulte et juvénile et ne pas influencer la stratégie reproductive des femelles. De plus, en cas d'échec de reproduction, les espèces dont les cycles de reproduction sont courts, comme les rongeurs, peuvent avoir le temps de mener à bien un nouvel évènement de reproduction avant que la bonne saison ne se termine. D'autre part, une augmentation de la mortalité de la progéniture n'affecte les coûts de la reproduction saisonnière que si elle se traduit par l'échec d'un événement reproductif entier, sans qu'il reste de progéniture

dans la portée. Dans ce cas, les espèces à reproduction non saisonnière pourraient entamer une nouvelle tentative de reproduction immédiatement après l'échec, tandis que les espèces saisonnières devraient attendre la prochaine saison de reproduction. Une telle perte de reproduction est systématique chez les espèces à histoire de vie lente qui n'ont qu'un petit à la fois, comme la plupart des grands primates, mais arrive plus rarement chez les espèces avec des portées, notamment lors d'événements d'infanticide (Hodge *et al.*, 2011; Lukas & Huchard, 2014). Enfin, bien que non soutenue, notre hypothèse sur l'insertion de délais entre évènements reproductifs si la durée du cycle n'est pas un nombre entier d'années n'a été testée que dans un contexte d'histoire de vie lente. Pourtant, pour des espèces dont les durées de cycle reproducteur sont beaucoup plus courtes qu'une année entière, la saisonnalité environnementale pourrait également jouer un rôle déterminant pour la reproduction. Notamment, des générations successives pourraient connaître des conditions environnementales différentes correspondant à des stratégies reproductives optimales variables, ce qui favoriserait l'émergence d'une stratégie reproductive moyenne (Betini *et al.*, 2017) ou d'une plasticité de la reproduction. Pour ces espèces à cycle de vie court, un environnement annuellement prévisible pourrait être perçu comme imprévisible, car dépendant de la date de naissance, et cela pourrait donner naissance à des stratégies de minimisation des risques ou « *bet-hedging* » (Simons, 2011) dont un exemple historique est la production par certaines plantes de graines de dormances variables et environnement-dépendantes comme adaptation à l'imprévisibilité environnementale (Cohen, 1966). Notre cadre théorique pourrait donc être raffiné pour refléter de manière plus complète les défis posés par une histoire de vie rapide, et nous appelons à de futurs travaux pour l'enrichir.

En contrepartie, ce cadre théorique s'avère particulièrement pertinent si l'on se focalise sur les mammifères à histoire de vie plus lente, comme les primates. Notamment, plusieurs des hypothèses proposées pour expliquer l'évolution de la non-saisonnalité reproductive sont inspirées d'une revue sur l'évolution de l'histoire de vie longue et lente des primates (Jones, 2011). En particulier, l'auteur explique tout d'abord l'investissement reproductif relativement faible des primates (Charnov & Berrigan, 1993) par une incertitude sur le recrutement juvénile (c'est-à-dire sur le fait que les petits atteindront l'âge adulte), caractérisé par un taux de mortalité extrinsèque des juvéniles supérieur à celui des adultes. Cette incertitude sur le recrutement juvénile pourrait ensuite être due à l'imprévisibilité environnementale, dont les effets néfastes pourraient être contrebalancés par les capacités cognitives des primates leur offrant une « flexibilité comportementale, sociale et alimentaire ». Nous proposons donc que la non-saisonnalité reproductive (flexible) pourrait en fait faire partie du syndrome d'histoire de vie lente décrit par

Jones (2011) et avoir coévolué avec plusieurs autres traits de ce syndrome (Figure 2). Des capacités cognitives importantes auraient ainsi permis le développement de stratégies « tampon » facilitant la colonisation d'environnements plus imprévisibles. Ces environnements imprévisibles auraient induit un taux de mortalité extrinsèque des juvéniles supérieur à celui des adultes, favorisant un rythme de vie plus lent et une réduction de l'effort de reproduction, qui aurait à son tour permis de financer l'évolution de cerveaux plus gros et de capacités cognitives plus importantes. L'ensemble de ces traits ont à leur tour le potentiel de favoriser l'émergence de non-saisonnalité reproductive.

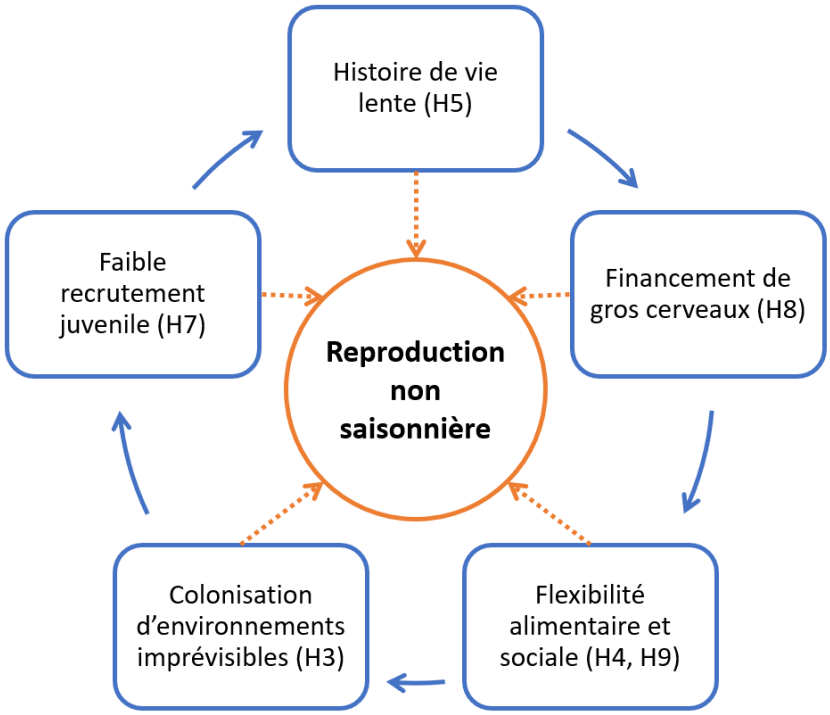


Figure 2. La non-saisonnalité reproductive au cœur du syndrome d'histoire de vie lente. *Des capacités cognitives importantes permettent le développement de stratégies « tampon » qui facilitent la colonisation d'environnements imprévisibles, eux-mêmes à l'origine d'un faible recrutement juvénile qui renforce à son tour un rythme de vie plus lent permettant le financement de cerveaux plus gros. Chacun de ces traits a en parallèle le potentiel de favoriser l'émergence de non-saisonnalité reproductive (flèches en pointillé).*

Enfin, l'ensemble de ces travaux et leur orientation vers les organismes à histoire de vie lente et plus particulièrement vers les primates apportent un éclairage nouveau sur l'émergence et le maintien d'une reproduction non saisonnière chez les humains (Bronson, 1995). Les humains font notamment preuve d'un investissement reproductif maternel particulièrement long, associé à des faibles coûts énergétiques quotidiens (Dufour & Sauther, 2002) qui pourraient suffire à expliquer leur reproduction non saisonnière, puisqu'ils vivent par ailleurs dans des environnements exceptionnellement variés. D'autres caractéristiques qui ont souvent été évoquées dans ce contexte, et qui sont parfois considérées comme spécifiques aux humains, telles

que l'agriculture et la technologie, une flexibilité comportementale extrême, l'investissement non maternel important, la culture cumulative (Bronson, 1995; Jones, 2011) pourraient en fait n'être que secondaires pour expliquer la non-saisonnalité reproductive observée. Ces traits fournissent aux humains une capacité supplémentaire à extraire de l'énergie dans des conditions écologiques difficiles et variables, ce qui leur permet probablement de connaître des limitations énergétiques bien moindres et de s'adapter à une plus grande variété d'environnements que d'autres grands primates (Wells & Stock, 2007). Enfin, bien que non-saisonnière, la reproduction humaine est tout de même flexible, et des variations saisonnières peuvent être observées, en lien avec les conditions environnementale (Bronson, 1995; Macfarlan *et al.*, 2021) et refléter l'existence de périodes optimales de reproduction, déplaçant légèrement les humains vers le côté saisonnier du continuum présenté en Figure 1.

Saisonnalité reproductive du point de vue des descendants

Chez les mammifères, les petits connaissent une longue période de dépendance et l'on peut raisonnablement considérer que leurs coûts énergétiques sont majoritairement supportés par la mère jusqu'au sevrage et sont au plus haut pendant la lactation (Lee, 1996). Néanmoins, la situation change au moment du sevrage, et les petits nouvellement indépendants peuvent alors connaître une période de forte vulnérabilité sans que cela ne se traduise par des coûts importants pour la mère (Bateson, 1994). Ainsi, la période optimale de reproduction n'est pas forcément la même selon que l'on se place du point de vue de la mère ou de ses petits. Il a par exemple été montré que les périodes de naissances optimisant le rythme reproductif des femelles (intervalle entre naissances plus faible) et optimisant la survie des petits étaient différentes chez les babouins chacma (*Papio ursinus*) de Tsaobis (Dezeure *et al.*, 2021). Ces deux composantes sont bien prises en compte dans notre approche de modélisation qui simule un cycle entier d'histoire de vie (de la maturité sexuelle de la mère à la maturité sexuelle des petits).

Finalement, ces considérations ne remettent pas en question le cadre théorique proposé qui reste valable dès lors que les besoins énergétiques considérés englobent bien ceux des descendants, notamment après le sevrage. Elles posent néanmoins la question de la phase du cycle de reproduction qui doit être synchronisée avec le pic de ressources. La réponse à cette question se trouve probablement dans un compromis entre les intérêts de chacun : l'accouplement est souvent la période la plus coûteuse pour les mâles, tandis que les femelles font face à des coûts élevés pendant la gestation et la lactation, et que les petits peuvent être

particulièrement vulnérables au moment du sevrage. Les mâles sont souvent les perdants de ce compromis, car c'est principalement la lactation et le sevrage qui sont synchronisés avec le pic de ressources (Lee, 1996; Emery Thompson, 2013). Certaines stratégies pourraient cependant permettre aux mâles de resynchroniser l'accouplement avec la période favorable, comme l'infanticide (Palombit, 2012), ou l'implantation retardée (« *delayed implantation* ») (Sandell, 1990).

Quelles implications pour la protection et la régulation des mammifères ?

Cette étude met en lumière l'importance des conditions environnementales pour la reproduction des mammifères. Notamment, des variations de saisonnalité, de productivité et d'imprévisibilité peuvent toutes modifier considérablement la stratégie optimale de reproduction à adopter. Ces résultats sont particulièrement intéressants dans un contexte de changement climatique qui affecte de façon majeure les conditions environnementales, tant en intensité qu'en temporalité (Easterling *et al.*, 2000). Le changement climatique fait ainsi peser une menace croissante sur la totalité des espèces et sa rapidité laisse entrevoir peu d'espoir d'adaptation et donc de survie (Santini *et al.*, 2016). Les mammifères y sont particulièrement vulnérables car leurs possibilités de migration pour éviter la saison difficile sont également plus limitées que celles d'autres groupes comme les oiseaux par exemple. De plus, des conditions environnementales et d'histoire de vie particulières ont pu favoriser l'évolution d'une saisonnalité reproductive stricte chez certaines espèces qui pourraient être plus vulnérables au changement climatique et pourraient ne pas être en mesure d'ajuster leur période de reproduction en fonction des fluctuations environnementales. À l'inverse, les espèces dont la (non-)saisonnalité reproductive est flexible pourraient être plus résilientes face à ces changements. Néanmoins, ces espèces sont souvent aussi des espèces à histoire de vie lente, ayant notamment des temps de génération longs, qui pourraient ne pas permettre une adaptation suffisamment rapide en réponse au changement climatique.

Au-delà de donner des indications sur la résilience des espèces au changement climatique, ces travaux peuvent contribuer aux réflexions sur les stratégies de protection et de régulation de certaines espèces de mammifères, notamment à travers l'identification de fenêtres critiques (de vulnérabilité ou de multiplication) de leur cycle reproductif. Plus particulièrement, notre modèle a été développé pour être adaptable à d'autres espèces de mammifères et pourrait constituer un outil pour accompagner les politiques de régulation ou de protection en simulant de manière

réaliste le cycle de vie d'espèces ciblées. Ce type de modèle peut ainsi permettre de simuler les effets sur la reproduction d'une variation de disponibilité des ressources. En effet, la perte d'habitat par étalement urbain, déforestation ou expansion de l'agriculture ainsi que la dégradation de ces habitats par les pollutions humaines dues à la production d'énergie, aux activités industrielles ou aux pratiques agricoles, peuvent amener à des diminutions de ressources et mettre en péril des populations. D'autres espèces peuvent connaitre l'excès inverse et proliférer à la faveur des dérèglements écosystémiques et des activités humaines. C'est par exemple le cas des sangliers (*Sus scrofa*) dont la période de reproduction pourrait être modifiée par le réchauffement climatique (Cachelou *et al.*, 2022) et pour lequel un exemple d'adaptation du modèle est donné en Annexe 1. Les raisons de l'explosion démographique des sangliers semblent multiples (Putman *et al.*, 2011), mais l'une d'entre elle, l'agrainage, une pratique qui consiste à nourrir volontairement les sangliers dans le milieu naturel, pourrait diminuer l'intensité de la saisonnalité environnementale, et réduire considérablement la fenêtre critique pendant laquelle la reproduction est impossible, avec des conséquences démographiques majeures pour une espèce assez prolifique. Et en effet, notre modèle adapté au cas du sanglier permet bien de mettre en évidence une réduction de la saisonnalité reproductive lorsque la saisonnalité environnementale diminue. Enfin, utilisé à son plein potentiel, ce modèle pourrait apporter des éléments supplémentaires pour mieux comprendre comment les techniques de chasse influent sur la reproduction de cette espèce et venir compléter les études populationnelles déjà existantes (Gamelon *et al.*, 2011).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Nos résultats mettent en évidence l'importance majeure mais sous-estimée du rythme d'histoire de vie pour comprendre la variation de saisonnalité reproductive observée chez les mammifères. Particulièrement, un ralentissement du rythme reproductif et du développement mènerait à l'étalement dans le temps des coûts énergétiques de reproduction et permettrait aux femelles de se reproduire toute l'année en abaissant leurs dépenses énergétiques quotidiennes. Les conditions environnementales sont également un déterminant majeur de la saisonnalité reproductive, mais leur influence dépasse largement l'effet de la saisonnalité environnementale seule et englobe également les effets de la productivité et de l'imprévisibilité environnementale. Des études supplémentaires seront nécessaires pour mieux caractériser et quantifier les (co)variations de ces trois paramètres afin de distinguer leurs effets individuels. De plus, des stratégies « tampon » permettent de réduire l'intensité de la saisonnalité reproductive en limitant la fluctuation annuelle de ressources disponibles grâce à des innovations en matière de recherche de nourriture (tampon cognitif) ou à une gamme alimentaire plus large (tampon écologique). Un taux de mortalité juvénile élevée par rapport à celle des adultes pourrait être un facteur supplémentaire réduisant les bénéfices d'une reproduction saisonnière. Enfin, en complément de l'écologie et de l'histoire de vie, la socialité constitue une troisième dimension pouvant façonner les stratégies de saisonnalité reproductive chez les mammifères, notamment lorsque la compétition reproductive entre femelles est importante.

Ces résultats, issus de trois études aux méthodologies complémentaires, viennent confirmer un cadre théorique nouveau qui enrichit notre compréhension de la complexité des déterminants de la saisonnalité reproductive des mammifères, améliorant ainsi notre potentiel prédictif quant à leur résilience au changement climatique. Même si des études complémentaires sont nécessaires pour affiner notre compréhension des déterminants de la saisonnalité reproductive chez les organismes à histoire de vie rapide, notre cadre théorique apporte un éclairage inédit sur l'émergence et le maintien de la reproduction non saisonnière chez les espèces à histoire de vie lente, avec des implications en écologie, en histoire de vie, en écologie comportementale et en anthropologie.

RÉFÉRENCES

Alberts, S.C., Altmann, J. & Wilson, M.L. (1996) Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. Animal Behaviour, 51(6), 1269–1277. Available from: https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0131.

Alberts, S.C., Hollister-Smith, J.A., Mututua, R.S., Sayialel, S.N., Muruthi, P.M. & Warutere, J.K. et al. (2005) Seasonality and long-term change in a savanna environment. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 157–196.

Altmann, S.A. (1998) Foraging for survival: Yearling baboons in Africa. University of Chicago Press: Chicago.

Andersen, R. & Linnell, J.D.C. (1996) Variation in maternal investment in a small cervid; the effects of cohort, sex, litter size and time of birth in roe deer (Capreolus capreolus) fawns. Oecologia, 109(1), 74–79. Available from: https://doi.org/10.1007/s004420050060.

Baker, J.R. (1938) The evolution of breeding seasons. Evolution: Essays on aspects of evolutionary biology, 161–177.

Baniel, A., Cowlishaw, G. & Huchard, E. (2018) Jealous females? Female competition and reproductive suppression in a wild promiscuous primate. Proceedings. Biological Sciences, 285(1886). Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1332.

Barrett, L., Halliday, J. & Henzi, S.P. (2006) The ecology of motherhood: the structuring of lactation costs by chacma baboons. The Journal of Animal Ecology, 75(4), 875–886. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01105.x.

Bateson, P. (1994) The dynamics of parent-offspring relationships in mammals. Trends in Ecology & Evolution, 9(10), 399–403. Available from: https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90066-3.

Batschelet, E. (1981) Circular statistics in biology. Academic Press: London, New York.

Bears, H., Martin, K. & White, G.C. (2009) Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. Journal of Animal Ecology, 78(2), 365–375. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01491.x.

Beaulieu, M., Mboumba, S., Willaume, E., Kappeler, P.M. & Charpentier, M.J.E. (2014) The oxidative cost of unstable social dominance. Journal of Experimental Biology, 217(Pt 15), 2629–2632. Available from: https://doi.org/10.1242/jeb.104851.

Bentley-Condit, V.K. & E. O. Smith (1997) Female Reproductive Parameters of Tana River Yellow Baboons. International Journal of Primatology, 18(4), 581–596. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1026315323400.

Bercovitch, F.B. & Berard, J.D. (1993) Life history costs and consequences of rapid reproductive maturation in female rhesus macaques. Behavioral ecology and sociobiology, 32(2), 103–109. Available from: https://doi.org/10.1007/BF00164042.

Berens, P. (2009) CircStat : A MATLAB Toolbox for Circular Statistics. Journal of Statistical Software, 31(10). Available from: https://doi.org/10.18637/jss.v031.i10.

Betini, G.S., McAdam, A.G., Griswold, C.K. & Norris, D.R. (2017) A fitness trade-off between seasons causes multigenerational cycles in phenotype and population size. ELife, 6. Available from: https://doi.org/10.7554/eLife.18770.

Bielby, J., Mace, G.M., Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Gittleman, J.L. & Jones, K.E. et al. (2007) The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. The American Naturalist, 169(6), 748–757. Available from: https://doi.org/10.1086/516847.

Bleu, J., Gamelon, M. & Sæther, B.-E. (2016) Reproductive costs in terrestrial male vertebrates: insights from bird studies. Proceedings. Biological Sciences, 283(1823). Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2600.

Bobek, B., Perzanowski, K. & Weiner, J. (1990) Energy Expenditure for Reproduction in Male Red Deer. Journal of Mammalogy, 71(2), 230–232. Available from: https://doi.org/10.2307/1382171.

Botero, C.A., Dor, R., McCain, C.M. & Safran, R.J. (2014) Environmental harshness is positively correlated with intraspecific divergence in mammals and birds. Molecular Ecology, 23(2), 259–268. Available from: https://doi.org/10.1111/mec.12572.

Botero, C.A., Weissing, F.J., Wright, J. & Rubenstein, D.R. (2015) Evolutionary tipping points in the capacity to adapt to environmental change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 112(1), 184–189. Available from: https://doi.org/10.1073/pnas.1408589111.

Boyce, M.S. (1979) Seasonality and Patterns of Natural Selection for Life Histories. The American Naturalist, 114(4), 569–583. Available from: https://doi.org/10.1086/283503.

Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (2007) Evolution of Animal Photoperiodism. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 38(1), 1–25. Available from: https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110115.

Brasington, L.F., Kulick, N.K., Hogan, J.D., Fedigan, L.M. & Jack, K.M. (2022) The impact of alpha male replacements on reproductive seasonality and synchrony in white-faced capuchins (Cebus imitator). American Journal of Biological Anthropology, 179(1), 60–72. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.24579.

Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (2005a) Seasonality and reproductive function. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 269–306.

Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) (2005b) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York.

Bronson, F.H. (1985) Mammalian reproduction: an ecological perspective. Biology of Reproduction, 32(1), 1–26. Available from: https://doi.org/10.1095/biolreprod32.1.1.

Bronson, F.H. (1989) Mammalian reproductive biology. University of Chicago Press.

Bronson, F.H. (1995) Seasonal variation in human reproduction: environmental factors. The Quarterly Review of Biology, 70(2), 141–164. Available from: https://doi.org/10.1086/418980.

Bronson, F.H. & Heideman, P.D. (1994) Seasonal regulations of reproduction in mammals. In: Knobil, E. & Neill, J.D. (Eds.) Physiology of the reproductive system, 2nd edition. Raven Press: New York.

Burgess, E.A., Brown, J.L. & Lanyon, J.M. (2013) Sex, scarring, and stress: understanding seasonal costs in a cryptic marine mammal. Conservation Physiology, 1(1), cot014. Available from: https://doi.org/10.1093/conphys/cot014.

Cachelou, J., Saint-Andrieux, C., Baubet, E., Nivois, E., Richard, E. & Gaillard, J.-M. et al. (2022) Does mast seeding shape mating time in wild boar? A comparative study. Biology Letters, 18(7), 20220213. Available from: https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0213.

Campos, F.A., Morris, W.F., Alberts, S.C., Altmann, J., Brockman, D.K. & Cords, M. et al. (2017) Does climate variability influence the demography of wild primates? Evidence from long-term life-history data in seven species. Global Change Biology, 23(11), 4907–4921. Available from: https://doi.org/10.1111/gcb.13754.

Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science (New York, N.Y.), 320(5877), 800–803. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1157174.

Charnov, E.L. & Berrigan, D. (1993) Why do female primates have such long lifespans and so few babies? or Life in the slow lane. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews, 1(6), 191–194. Available from: https://doi.org/10.1002/evan.1360010604.

Charpentier, M.J.E., van Horn, R.C., Altmann, J. & Alberts, S.C. (2008) Paternal effects on offspring fitness in a multimale primate society. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105(6), 1988–1992. Available from: https://doi.org/10.1073/pnas.0711219105.

Clauss, M., Dittmann, M.T., Müller, D.W., Zerbe, P. & Codron, D. (2014) Low scaling of a life history variable: Analysing eutherian gestation periods with and without phylogeny-informed statistics. Mammalian Biology, 79(1), 9–16. Available from: https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.01.002.

Clauss, M., Zerbe, P., Bingaman Lackey, L., Codron, D. & Müller, D.W.H. (2021) Basic considerations on seasonal breeding in mammals including their testing by comparing natural habitats and zoos. Mammalian Biology, 101(4), 373–386. Available from: https://doi.org/10.1007/s42991-020-00078-y.

Clutton-Brock, T. (2009) Structure and function in mammalian societies. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 364(1533), 3229–3242. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0120.

Cohen, D. (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. Journal of Theoretical Biology, 12(1), 119–129. Available from: https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90188-3.

Colwell, R.K. (1974) Predictability, Constancy, and Contingency of Periodic Phenomena. Ecology, 55(5), 1148–1153. Available from: https://doi.org/10.2307/1940366.

Conover, D.O. (1992) Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. Journal of Fish Biology, 41(sb), 161–178. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb03876.x.

Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Carrete, M. & Donázar, J.A. (2012) Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. Ecology, 93(12), 2570–2579. Available from: https://doi.org/10.1890/12-0221.1.

Côté, S.D. & Festa-Bianchet, M. (2001) Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. Oecologia, 127(2), 230–238. Available from: https://doi.org/10.1007/s004420000584.

Damien, M. & Tougeron, K. (2019) Prey-predator phenological mismatch under climate change. Current Opinion in Insect Science, 35, 60–68. Available from: https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.002.

Dezeure, J., Baniel, A., Carter, A.J., Cowlishaw, G., Godelle, B. & Huchard, E. (2021) Birth timing generates reproductive trade-offs in a non-seasonal breeding primate. Proceedings. Biological Sciences, 288(1950), 20210286. Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0286.

Dezeure, J., Charpentier, M.J. & Huchard, E. (2022) Fitness effects of seasonal birth timing in a long-lived social primate living in the equatorial forest. Animal Behaviour, 185, 113–126. Available from: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.01.002.

Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2000) When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. American Journal of Primatology, 50(2), 109–130. Available from: https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200002)50:2<109::AID-AJP2>3.0.CO;2-W.

Dietz, J.M., Baker, A.J. & Miglioretti, D. (1994) Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (Leontopithecus rosalia). American Journal of Primatology, 34(2), 115–132. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.1350340204.

Drent, R.H. & Daan, S. (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding 1. Ardea, 55(1-2), 225–252.

Dufour, D.L. & Sauther, M.L. (2002) Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. American Journal of Human Biology, 14(5), 584–602. Available from: https://doi.org/10.1002/ajhb.10071.

Dunmire, W.W. (1960) An Altitudinal Survey of Reproduction in Peromyscus Maniculatus. Ecology, 41(1), 174–182. Available from: https://doi.org/10.2307/1931951.

Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R. & Mearns, L.O. (2000) Climate extremes: observations, modeling, and impacts. Science (New York, N.Y.), 289(5487), 2068–2074. Available from: https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2068.

Ellis, B.J., Figueredo, A.J., Brumbach, B.H. & Schlomer, G.L. (2009) Fundamental Dimensions of Environmental Risk : The Impact of Harsh versus Unpredictable Environments on the Evolution and Development of Life History Strategies. Human Nature, 20(2), 204–268. Available from: https://doi.org/10.1007/s12110-009-9063-7.

Emery Thompson, M. (2013) Comparative Reproductive Energetics of Human and Nonhuman Primates. Annual Review of Anthropology, 42(1), 287–304. Available from: https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-092412-155530.

English, A.K., Chauvenet, A.L.M., Safi, K. & Pettorelli, N. (2012) Reassessing the determinants of breeding synchrony in ungulates. PloS One, 7(7), e41444. Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041444.

Erickson, C.J. (1991) Percussive foraging in the aye-aye, Daubentonia madagascariensis. Animal Behaviour, 41(5), 793–801. Available from: https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80346-X.

Fischer, J., Higham, J.P., Alberts, S.C., Barrett, L., Beehner, J.C. & Bergman, T.J. et al. (2019) Insights into the evolution of social systems and species from baboon studies. ELife, 8. Available from: https://doi.org/10.7554/eLife.50989.

Fisher, N.I. (2005) Statistical analysis of circular data. Cambridge University: Cambridge.

Follett, B.K., Mattocks, P.W. & Farner, D.S. (1974) Circadian function in the photoperiodic induction of gonadotropin secretion in the white-crowned sparrow, Zonotrichia leucophrys gambelii. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 71(5), 1666–1669. Available from: https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.1666.

Gamelon, M., Besnard, A., Gaillard, J.-M., Servanty, S., Baubet, E. & Brandt, S. et al. (2011) High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. Evolution; International Journal of Organic Evolution, 65(11), 3100–3112. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01366.x.

Garel, M., Solberg, E.J., Saether, B.-E., Grøtan, V., Tufto, J. & Heim, M. (2009) Age, size, and spatiotemporal variation in ovulation patterns of a seasonal breeder, the Norwegian moose (Alces alces). The American Naturalist, 173(1), 89–104. Available from: https://doi.org/10.1086/593359.

Georgiev, A.V., Russell, A.F., Emery Thompson, M., Otali, E., Muller, M.N. & Wrangham, R.W. (2014) The Foraging Costs of Mating Effort in Male Chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii). International Journal of Primatology, 35(3-4), 725–745. Available from: https://doi.org/10.1007/s10764-014-9788-y.

Gesquiere, L.R., Altmann, J., Archie, E.A. & Alberts, S.C. (2018) Interbirth intervals in wild baboons: Environmental predictors and hormonal correlates. American Journal of Physical Anthropology, 166(1), 107–126. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.23407.

Groenewoud, F. & Clutton-Brock, T.H. (2021) Meerkat helpers buffer the detrimental effects of adverse environmental conditions on fecundity, growth and survival. Journal of Animal Ecology, 90(3), 641–652. Available from: https://doi.org/10.1111/1365-2656.13396.

Hamilton, M.J., Davidson, A.D., Sibly, R.M. & Brown, J.H. (2011) Universal scaling of production rates across mammalian lineages. Proceedings. Biological Sciences, 278(1705), 560–566. Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1056.

Heldstab, S.A. (2021a) Habitat characteristics and life history explain reproductive seasonality in lagomorphs. Mammalian Biology, 1–19. Available from: https://doi.org/10.1007/s42991-021-00127-0.

Heldstab, S.A. (2021b) Latitude, life history and sexual size dimorphism correlate with reproductive seasonality in rodents. Mammal Review, 51(2), 256–271. Available from: https://doi.org/10.1111/mam.12231.

Heldstab, S.A., Müller, D.W.H., Graber, S.M., Bingaman Lackey, L., Rensch, E. & Hatt, J.-M. et al. (2018) Geographical Origin, Delayed Implantation, and Induced Ovulation Explain Reproductive Seasonality in the Carnivora. Journal of Biological Rhythms, 33(4), 402–419. Available from: https://doi.org/10.1177/0748730418773620.

Heldstab, S.A., van Schaik, C.P. & Isler, K. (2016) Being fat and smart: A comparative analysis of the fat-brain trade-off in mammals. Journal of Human Evolution, 100, 25–34. Available from: https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.09.001.

Heldstab, S.A., van Schaik, C.P. & Isler, K. (2017) Getting fat or getting help? How female mammals cope with energetic constraints on reproduction. Frontiers in Zoology, 14(1), 29. Available from: https://doi.org/10.1186/s12983-017-0214-0.

Heldstab, S.A., van Schaik, C.P., Müller, D.W.H., Rensch, E., Lackey, L.B. & Zerbe, P. et al. (2021) Reproductive seasonality in primates: patterns, concepts and unsolved questions. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 96(1), 66–88. Available from: https://doi.org/10.1111/brv.12646.

Hellgren, E.C. (1998) Physiology of Hibernation in Bears. Ursus, 10, 467–477. http://www.jstor.org/stable/3873159.

Hemingway, C.A. & Bynum, N. (2005) The influence of seasonality on primate diet and ranging. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 57–104.

Herculano-Houzel, S., Catania, K., Manger, P.R. & Kaas, J.H. (2015) Mammalian Brains Are Made of These: A Dataset of the Numbers and Densities of Neuronal and Nonneuronal Cells in the Brain of Glires, Primates, Scandentia, Eulipotyphlans, Afrotherians and Artiodactyls, and Their Relationship with Body Mass. Brain, Behavior and Evolution, 86(3-4), 145–163. Available from: https://doi.org/10.1159/000437413.

Hodge, S.J., Bell, M.B.V. & Cant, M.A. (2011) Reproductive competition and the evolution of extreme birth synchrony in a cooperative mammal. Biology Letters, 7(1), 54–56. Available from: https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0555.

Holand, y., Weladji, R.B., Gjstein, H., Kumpula, J., Smith, M.E. & Nieminen, M. et al. (2004) Reproductive effort in relation to maternal social rank in reindeer (Rangifer tarandus). Behavioral Ecology and Sociobiology, 57(1), 69–76. Available from: https://doi.org/10.1007/s00265-004-0827-0.

Huchard, E., Charpentier, M.J., Marshall, H., King, A.J., Knapp, L.A. & Cowlishaw, G. (2013) Paternal effects on access to resources in a promiscuous primate society. Behavioral Ecology, 24(1), 229–236. Available from: https://doi.org/10.1093/beheco/ars158.

Ims, R.A. (1990a) On the Adaptive Value of Reproductive Synchrony as a Predator-Swamping Strategy. The American Naturalist, 136(4), 485–498. Available from: https://doi.org/10.1086/285109.

Ims, R.A. (1990b) The ecology and evolution of reproductive synchrony. Trends in Ecology & Evolution, 5(5), 135–140. Available from: https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90218-3.

Isler, K. & van Schaik, C.P. (2009) The Expensive Brain: a framework for explaining evolutionary changes in brain size. Journal of Human Evolution, 57(4), 392–400. Available from: https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.04.009.

Janson, C.H. & Verdolin, J. (2005) Seasonality of primate births in relation to climate. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 306–350.

Jones, J.H. (2011) Primates and the evolution of long, slow life histories. Current Biology : CB, 21(18), R708-17. Available from: https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.025.

Jönsson, K.I. (1997) Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. Oikos, 78(1), 57. Available from: https://doi.org/10.2307/3545800.

Kerby, J. & Post, E. (2013) Capital and income breeding traits differentiate trophic match-mismatch dynamics in large herbivores. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 368(1624), 20120484. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0484.

Kissling, W.D., Dalby, L., Fløjgaard, C., Lenoir, J., Sandel, B. & Sandom, C. et al. (2014) Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. Ecology and Evolution, 4(14), 2913–2930. Available from: https://doi.org/10.1002/ece3.1136.

Knobil, E. & Neill, J.D. (Eds.) (1994) Physiology of the reproductive system, 2nd edition. Raven Press: New York.

Kristensen, N.P., Johansson, J., Ripa, J. & Jonzén, N. (2015) Phenology of two interdependent traits in migratory birds in response to climate change. Proceedings. Biological Sciences, 282(1807), 20150288. Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0288.

Lancaster, J.B. & Lee, R.B. (1965) The annual reproductive cycle in monkeys and apes. In: DeVore, I. (Ed.) Primate behavior: field studies of monkeys and apes. Holt, Rinehart and Winston, pp. 486–513.

Lane, J.E., Boutin, S., Speakman, J.R. & Humphries, M.M. (2010) Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. Journal of Animal Ecology, 79(1), 27–34. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01592.x.

Lee, D.E., Bond, M.L. & Bolger, D.T. (2017) Season of birth affects juvenile survival of giraffe. Population Ecology, 59(1), 45–54. Available from: https://doi.org/10.1007/s10144-017-0571-8.

Lee, P.C. (1996) The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews, 5(3), 87–98. Available from: https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1996)5:3<87::AID-EVAN4>3.0.CO;2-T.

Lent, P.C. (1974) Mother-infant relationships in ungulates. The behaviour of ungulates and its relation to management, 1, 14–55.

Lindburg, D.G. (1987) Seasonality of reproduction in primates. Behavior, cognition, and motivation.

Lindström, J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals. Trends in Ecology & Evolution, 14(9), 343–348. Available from: https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01639-0.

Loe, L.E., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Langvatn, R. & Klein, F. et al. (2005) Climate predictability and breeding phenology in red deer: timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. Journal of Animal Ecology, 74(4), 579–588. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00987.x.

Lukas, D. & Clutton-Brock, T.H. (2013) The evolution of social monogamy in mammals. Science, 341(6145), 526–530. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1238677.

Lukas, D. & Clutton-Brock, T.H. (2017) Climate and the distribution of cooperative breeding in mammals. Royal Society Open Science, 4(1), 160897. Available from: https://doi.org/10.1098/rsos.160897.

Lukas, D. & Huchard, E. (2014) The evolution of infanticide by males in mammalian societies. Science, 346(6211), 841–844. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1257226.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press.

Macfarlan, S.J., Schacht, R., Bourland, I., Kapp, S., Glad, T. & Lewis, L. et al. (2021) NDVI predicts birth seasonality in historical Baja California Sur, Mexico: adaptive responses to arid ecosystems and the North American Monsoon. Biodemography and Social Biology, 66(2), 145–155. Available from: https://doi.org/10.1080/19485565.2020.1870924.

Mañanós, E.L., Zanuy, S. & Carrillo, M. (1997) Photoperiodic manipulations of the reproductive cycle of sea bass (Dicentrarchus labrax) and their effects on gonadal development, and plasma 17ß-estradiol and vitellogenin levels. Fish Physiology and Biochemistry, 16(3), 211–222. Available from: https://doi.org/10.1023/A:1007777816306.

Mazel, F., Wüest, R.O., Gueguen, M., Renaud, J., Ficetola, G.F. & Lavergne, S. et al. (2017) The Geography of Ecological Niche Evolution in Mammals. Current Biology : CB, 27(9), 1369–1374. Available from: https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.046.

Melin, A.D., Young, H.C., Mosdossy, K.N. & Fedigan, L.M. (2014) Seasonality, extractive foraging and the evolution of primate sensorimotor intelligence. Journal of Human Evolution, 71, 77–86. Available from: https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.02.009.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403(6772), 853–858. Available from: https://doi.org/10.1038/35002501.

Myrcha, A., Ryszkowski, L. & Walkowa, W. (1969) Bioenergetics of pregnancy and lactation in white mouse. Acta Theriologica, 14, 161–166. Available from: https://doi.org/10.4098/at.arch.69-12.

Navarrete, A., van Schaik, C.P. & Isler, K. (2011) Energetics and the evolution of human brain size. Nature, 480(7375), 91–93. Available from: https://doi.org/10.1038/nature10629.

Nguyen, N., van Horn, R.C., Alberts, S.C. & Altmann, J. (2009) "Friendships" between new mothers and adult males: adaptive benefits and determinants in wild baboons (Papio cynocephalus). Behavioral Ecology and Sociobiology, 63(9), 1331–1344. Available from: https://doi.org/10.1007/s00265-009-0786-6.

Oli, M.K. (2004) The fast–slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. Basic and Applied Ecology, 5(5), 449–463. Available from: https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.06.002.

Owen-Smith, N. & Ogutu, J.O. (2013) Controls over reproductive phenology among ungulates: allometry and tropical-temperate contrasts. Ecography, 36(3), 256–263. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00156.x.

Packer, C., Pusey, A.E. & Eberly, L.E. (2001) Egalitarianism in female African lions. Science (New York, N.Y.), 293(5530), 690–693. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1062320.

Palombit, R.A. (2012) Infanticide: Male Strategies and Female Counterstrategies. In: Mitani, J.C. (Ed.) The evolution of primate societies. The University of Chicago Press: Chicago, London.

Paul, M.J., Zucker, I. & Schwartz, W.J. (2008) Tracking the seasons: the internal calendars of vertebrates. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 363(1490), 341–361. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2143.

Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences, 11(5), 1633–1644. Available from: https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007.

Perfito, N., Zann, R.A., Bentley, G.E. & Hau, M. (2007) Opportunism at work: habitat predictability affects reproductive readiness in free-living zebra finches. Functional Ecology, 21(2), 291–301. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01237.x.

Petersdorf, M., Weyher, A.H., Kamilar, J.M., Dubuc, C. & Higham, J.P. (2019) Sexual selection in the Kinda baboon. Journal of Human Evolution, 135, 102635. Available from: https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.06.006.

Plant, T.M. & Zeleznik, A.J. (2014) Knobil and Neill's physiology of reproduction. Academic Press.

Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A.J.M., Delorme, D. & Warnant, C. et al. (2014) Long-lived and heavier females give birth earlier in roe deer. Ecography, 37(3), 241–249. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00414.x.

Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A.J.M., Douhard, M. & Klein, F. et al. (2015) The influence of birth date via body mass on individual fitness in a long-lived mammal. Ecology, 96(6), 1516–1528. Available from: https://doi.org/10.1890/14-0106.1.

Poikonen, T., Koskela, E., Mappes, T. & Mills, S.C. (2008) Infanticide in the evolution of reproductive synchrony: effects on reproductive success. Evolution, 62(3), 612–621. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00293.x.

Post, D.G., Hausfater, G. & McCuskey, S.A. (1980) Feeding behavior of yellow baboons (Papio cynocephalus): relationship to age, gender and dominance rank. Folia Primatologica, 34(3-4), 170–195. Available from: https://doi.org/10.1159/000155954.

Prothero, D.R. (1993) Ungulate phylogeny: molecular vs. morphological evidence. In: Szalay, F.S., Novacek, M.J. & McKenna, M.C. (Eds.) Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials. Springer-Verlag: New York, pp. 173–181.

Putman, R., Apollonio, M. & Andersen, R. (2011) Ungulate Management in Europe: Problems and Practices. Cambridge University Press: Cambridge.

Reader, S.M., Hager, Y. & Laland, K.N. (2011) The evolution of primate general and cultural intelligence. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 366(1567), 1017–1027. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0342.

Reed, T.E., Jenouvrier, S. & Visser, M.E. (2013) Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. Journal of Animal

Ecology, 82(1), 131–144. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02020.x.

Renaud, L.-A., Pigeon, G., Festa-Bianchet, M. & Pelletier, F. (2019) Phenotypic plasticity in bighorn sheep reproductive phenology: from individual to population. Behavioral Ecology and Sociobiology, 73(4), 1–13. Available from: https://doi.org/10.1007/s00265-019-2656-1.

Riotte-Lambert, L. & Matthiopoulos, J. (2020) Environmental Predictability as a Cause and Consequence of Animal Movement. Trends in Ecology & Evolution, 35(2), 163–174. Available from: https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.09.009.

Roberts, S.B., Cole, T.J. & Coward, W.A. (1985) Lactational performance in relation to energy intake in the baboon. The American Journal of Clinical Nutrition, 41(6), 1270–1276. Available from: https://doi.org/10.1093/ajcn/41.6.1270.

Rubenstein, D.R. & Lovette, I.J. (2007) Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. Current Biology : CB, 17(16), 1414–1419. Available from: https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.07.032.

Russell Hill (2005) Day length seasonality and the thermal environment. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 197–214.

Rutberg, A.T. (1987) Adaptive Hypotheses of Birth Synchrony in Ruminants: An Interspecific Test. The American Naturalist, 130(5), 692–710. Available from: https://doi.org/10.1086/284739.

Sadleir, R.M.F.S. (1982) Energy consumption and subsequent partitioning in lactating black-tailed deer. Canadian Journal of Zoology, 60(3), 382–386. Available from: https://doi.org/10.1139/z82-051.

Sæther, B.-E. (1987) The Influence of Body Weight on the Covariation between Reproductive Traits in European Birds. Oikos, 48(1), 79. Available from: https://doi.org/10.2307/3565691.

Salewski, V. & Bruderer, B. (2007) The evolution of bird migration--a synthesis. Naturwissenschaften, 94(4), 268–279. Available from: https://doi.org/10.1007/s00114-006-0186-y.

Sandell, M. (1990) The evolution of seasonal delayed implantation. The Quarterly Review of Biology, 65(1), 23–42. Available from: https://doi.org/10.1086/416583.

Santini, L., Cornulier, T., Bullock, J.M., Palmer, S.C.F., White, S.M. & Hodgson, J.A. et al. (2016) A trait-based approach for predicting species responses to environmental change from sparse data: how well might terrestrial mammals track climate change? Global Change Biology, 22(7), 2415–2424. Available from: https://doi.org/10.1111/gcb.13271.

Schmid, J. & Kappeler, P.M. (2005) Physiological adaptations to seasonality in nocturnal primates. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 129–156.

Sempéré, A.J., Mauget, R. & Bubenik, G.A. (1992) Influence of photoperiod on the seasonal pattern of secretion of luteinizing hormone and testosterone and on the antler cycle in roe deer (Capreolus capreolus). Journal of Reproduction and Fertility, 95(3), 693–700. Available from: https://doi.org/10.1530/jrf.0.0950693.

Servanty, S., Gaillard, J.-M., Allainé, D., Brandt, S. & Baubet, E. (2007) Litter size and fetal sex ratio adjustment in a highly polytocous species: the wild boar. Behavioral Ecology, 18(2), 427–432. Available from: https://doi.org/10.1093/beheco/arl099.

Sharp, P.J. (2005) Photoperiodic regulation of seasonal breeding in birds. Annals of the New York Academy of Sciences, 1040, 189–199. Available from: https://doi.org/10.1196/annals.1327.024.

Si, Y., Xin, Q., Boer, W.F. de, Gong, P., Ydenberg, R.C. & Prins, H.H.T. (2015) Do Arctic breeding geese track or overtake a green wave during spring migration? Scientific Reports, 5(1), 8749. Available from: https://doi.org/10.1038/srep08749.

Simons, A.M. (2011) Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. Proceedings. Biological Sciences, 278(1712), 1601–1609. Available from: https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0176.

Sinclair, A.R.E., Mduma, S.A.R. & Arcese, P. (2000) What Determines Phenology and Synchrony of Ungulate Breeding in Serengeti? Ecology, 81(8), 2100.

Skinner, J.D., Moss, D.G. & Skinner, D.C. (2002) Inherent seasonality in the breeding seasons of African mammals: evidence from captive breeding. Transactions of the Royal Society of South Africa, 57(1_2), 25–34.

Skinner, J.D., van Zyl, J.H.M. & Oates, L.G. (1974) The effect of season on the breeding cycle of plains antelope of the western transvaal highveld. South African Journal of Wildlife Research, 4(1), 15–23.

Speakman, J.R. (2008) The physiological costs of reproduction in small mammals. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 363(1490), 375–398. Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2145.

Stearns, S.C. (1989) Trade-Offs in Life-History Evolution. Functional Ecology, 3(3), 259. Available from: https://doi.org/10.2307/2389364.

Stearns, S.C. (1992) The evolution of life histories. Oxford university press Oxford.

Stephens, P.A., Houston, A.I., Harding, K.C., Boyd, I.L. & McNamara, J.M. (2014) Capital and income breeding: the role of food supply. Ecology, 95(4), 882–896. Available from: https://doi.org/10.1890/13-1434.1.

Stockley, P. & Bro-Jørgensen, J. (2011) Female competition and its evolutionary consequences in mammals. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 86(2), 341–366. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00149.x.

Sun, Z., Parvinen, K., Heino, M., Metz, J.A.J., Roos, A.M. de & Dieckmann, U. (2020) Evolution of Reproduction Periods in Seasonal Environments. The American Naturalist, 196(4), E88-E109. Available from: https://doi.org/10.1086/708274.

Szekely, P., Korem, Y., Moran, U., Mayo, A. & Alon, U. (2015) The Mass-Longevity Triangle: Pareto Optimality and the Geometry of Life-History Trait Space. PLOS Computational Biology, 11(10), e1004524. Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004524.

Takahashi, H. (2002) Female reproductive parameters and fruit availability: factors determining onset of estrus in Japanese macaques. American Journal of Primatology, 57(3), 141–153. Available from: https://doi.org/10.1002/ajp.10041.

Tannerfeldt, M., Angerbjörn, A. & Angerbjorn, A. (1998) Fluctuating Resources and the Evolution of Litter Size in the Arctic Fox. Oikos, 83(3), 545. Available from: https://doi.org/10.2307/3546681.

Tecot, S.R., Baden, A.L., Romine, N. & Kamilar, J.M. (2013) Reproductive Strategies and Infant Care in the Malagasy Primates. In: Building Babies. Springer, New York, NY, pp. 321–359.

Thackeray, S.J., Henrys, P.A., Hemming, D., Bell, J.R., Botham, M.S. & Burthe, S. et al. (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. Nature, 535(7611), 241–245. Available from: https://doi.org/10.1038/nature18608.

Thel, L., Chamaillé-Jammes, S. & Bonenfant, C. (2022) How to describe and measure phenology? An investigation on the diversity of metrics using phenology of births in large herbivores. Oikos, 2022(4). Available from: https://doi.org/10.1111/oik.08917.

Tinsley Johnson, E., Snyder-Mackler, N., Lu, A., Bergman, T.J. & Beehner, J.C. (2018) Social and ecological drivers of reproductive seasonality in geladas. Behavioral Ecology, 29(3), 574–588. Available from: https://doi.org/10.1093/beheco/ary008.

Tökölyi, J., McNamara, J.M., Houston, A.I. & Barta, Z. (2012) Timing of avian reproduction in unpredictable environments. Evolutionary Ecology, 26(1), 25–42. Available from: https://doi.org/10.1007/s10682-011-9496-4.

Tonkin, J.D., Bogan, M.T., Bonada, N., Rios-Touma, B. & Lytle, D.A. (2017) Seasonality and predictability shape temporal species diversity. Ecology, 98(5), 1201–1216. Available from: https://doi.org/10.1002/ecy.1761.

van Noordwijk, M.A., Willems, E.P., Utami Atmoko, S.S., Kuzawa, C.W. & van Schaik, C.P. (2013) Multi-year lactation and its consequences in Bornean orangutans (Pongo pygmaeus wurmbii). Behavioral Ecology and Sociobiology, 67(5), 805–814. Available from: https://doi.org/10.1007/s00265-013-1504-y.

van Schaik, C.P. & Brockman, D.K. (2005) Seasonality in primate ecology, reproduction, and life history: an overview. In: Brockman, D.K. & van Schaik, C.P. (Eds.) Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press: New York, pp. 3–20.

van Schaik, C.P. & van Noordwijk, M.A. (1985) Interannual variability in fruit abundance and the reproductive seasonality in Sumatran Long-tailed macaques (Macaca fascicularis). Journal of Zoology, 206(4), 533–549. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb03557.x.

van Woerden, J.T. (2011) The influence of seasonality on brain size evolution in primates.

van Woerden, J.T., van Schaik, C.P. & Isler, K. (2010) Effects of seasonality on brain size evolution: evidence from strepsirrhine primates. The American Naturalist, 176(6), 758–767. Available from: https://doi.org/10.1086/657045.

van Woerden, J.T., van Schaik, C.P. & Isler, K. (2014) Brief Communication: Seasonality of diet composition is related to brain size in New World Monkeys. American Journal of Physical Anthropology, 154(4), 628–632. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.22546.

van Woerden, J.T., Willems, E.P., van Schaik, C.P. & Isler, K. (2012) Large brains buffer energetic effects of seasonal habitats in catarrhine primates. Evolution; International Journal of

Organic Evolution, 66(1), 191–199. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01434.x.

Varpe, Ø. (2017) Life History Adaptations to Seasonality. Integrative and Comparative Biology, 57(5), 943–960. Available from: https://doi.org/10.1093/icb/icx123.

Vatka, E., Rytkönen, S. & Orell, M. (2014) Does the temporal mismatch hypothesis match in boreal populations? Oecologia, 176(2), 595–605. Available from: https://doi.org/10.1007/s00442-014-3022-7.

Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Gienapp, P. (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. Oecologia, 147(1), 164–172. Available from: https://doi.org/10.1007/s00442-005-0299-6.

Wells, J.C.K. & Stock, J.T. (2007) The biology of the colonizing ape. American Journal of Physical Anthropology, Suppl 45, 191–222. Available from: https://doi.org/10.1002/ajpa.20735.

West, H.E.R. & Capellini, I. (2016) Male care and life history traits in mammals. Nature Communications, 7(1), 11854. Available from: https://doi.org/10.1038/ncomms11854.

Williams, C.T., Klaassen, M., Barnes, B.M., Buck, C.L., Arnold, W. & Giroud, S. et al. (2017) Seasonal reproductive tactics: annual timing and the capital-to-income breeder continuum. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 372(1734). Available from: https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0250.

Wyndham, E. (1986) Length of Birds' Breeding Seasons. The American Naturalist, 128(2), 155–164. Available from: https://doi.org/10.1086/284551.

Zammuto, R.M. & Millar, J.S. (1985) Environmental Predictability, Variability, and Spermophilus columbianus Life History over an Elevational Gradient. Ecology, 66(6), 1784–1794. Available from: https://doi.org/10.2307/2937374.

Zerbe, P., Clauss, M., Codron, D., Bingaman Lackey, L., Rensch, E. & Streich, J.W. et al. (2012) Reproductive seasonality in captive wild ruminants: implications for biogeographical adaptation, photoperiodic control, and life history. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 87(4), 965–990. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00238.x.

ANNEXE 1 : Modèle sanglier

Cette annexe est constituée du rapport de stage de Clothilde Lecq, stagiaire du Master 2 Darwin que j'ai encadrée pendant 6 mois de janvier à juin 2021.

Cette étude a été particulièrement déterminante dans l'évolution de mes réflexions sur le cadre théorique de l'évolution de la saisonnalité reproductive et m'a notamment permis de formuler pour la première fois l'hypothèse concernant l'étalement des coûts reproducteurs. En effet, après avoir déterminé les nouveaux paramètres et adapté le modèle « babouin » au cas du sanglier, Clothilde a tenté de modifier les variables d'entrée (saisonnalité et productivité environnementale notamment) pour faire émerger de la non-saisonnalité, ce qui a été particulièrement difficile. En essayant de comprendre pourquoi le modèle sanglier réagissait si différemment du modèle babouin, j'ai réalisé qu'une différence majeure résidait dans les coûts de reproduction de ces deux espèces. En effet, alors que les petits babouins grossissent d'environ 5g par jour pendant l'allaitement, les marcassins grossissent eux d'environ 100g par jour. Similairement, les femelles babouins sont monotoques, c'est-à-dire qu'elles n'ont qu'un seul petit par portée, tandis que les laies ont des portées pouvant atteindre 14 petits (et aux alentours de 5 en moyenne). Ainsi, alors que les femelles babouins n'augmentent leurs dépenses énergétiques que d'environ 10% au moment de l'allaitement, ce pourcentage dépasse 300% pour les laies. C'est donc cette différence majeure qui m'a amenée à proposer l'hypothèse selon laquelle les besoins reproductifs des laies étaient si élevés qu'ils ne permettaient pas une reproduction lors de la saison la moins favorable, tandis que ceux des babouins étaient plus étalés dans le temps et leur permettaient de se reproduire toute l'année. Ces résultats démontrent l'importance de développer des modèles réalistes, basés sur des données réelles, car ils peuvent notamment permettre de mettre en évidence des phénomènes nouveaux qui n'avaient pas été prédits et de les interpréter écologiquement. Mêmes si un modèle plus universel aurait pu être proposé pour notre approche théorique et aurait été moins temporellement coûteux à développer, ce dernier n'aurait probablement pas permis de mettre en évidence l'effet majeur du rythme d'histoire de vie sur la saisonnalité reproductive.

Université
de Montpellier

ISEM (Institut des Sciences de
l'Evolution de Montpellier

L'Institut Agro |
Montpellier SupAgro

Rapport de stage

Diplôme de Master 2
Mention Biodiversité — Écologie — Évolution
Parcours DARWIN : Biologie Évolutive & Écologie

2021

Modélisation de la saisonnalité de la reproduction d'un mammifère, le sanglier (*Sus scrofa*)

Clothilde LECQ

Laboratoire d'accueil : Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier
Équipe : Biologie évolutive humaine

Sous la direction de
Lugdiwine BURTSCHELL

Soutenu les 10 et 11 juin 2021.

Membres du jury signataires du PV d'examen :

Emmanuel DOUZERY	Vincent RANWEZ	Emmanuelle JOUSSELIN	Thomas LENORMAND	Cyrille VIOLLE
Président	*Représentant Montpellier SupAgro*	*Directrice des Études*	*Directeur des Études*	*Directeur des Études*

Résumé

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué au bon déroulement de mon stage et qui m'ont aidé lors de la rédaction de ce rapport.

Tout d'abord j'adresse mes remerciements à mon encadrante, Lugdiwine Burtschell, pour sa pédagogie et sa disponibilité. Je la remercie vivement pour sa confiance, les connaissances qu'elle a su partager avec moi et le partage de son expertise au quotidien.

Je tiens à remercier Elise Huchard et Bernard Godelle, qui m'ont beaucoup aidé dans les prises de décision et qui ont su m'apporter de nombreux conseils.

Je saisis cette occasion pour adresser mes profonds remerciements à toute l'équipe Biologie Evolutive Humaine pour son accueil et ses Journal Club passionnants.

Je voudrais enfin exprimer ma reconnaissance envers ma mère et mon frère qui m'ont apporté un soutien moral (bien qu'à distance) pendant cette période de stage mouvementée par la pandémie.

Contribution personnelle

Le modèle sanglier développé pendant ce stage repose sur un modèle babouin développé deux ans auparavant par Lugdiwine Burtschell, étudiante en thèse dans l'équipe Biologie Evolutive Humaine. J'ai donc reçu son aide afin d'adapter un modèle adapté à une espèce de primates à une espèce européenne au cœur d'enjeux sociétaux, le sanglier. Les prises de décision pour les paramètres du modèle se sont faites grâce à des discussions entre Lugdiwine et moi-même tout en ayant le support d'Elise Huchard et Bernard Godelle (directeurs de thèse de Lugdiwine). L'expertise sur le modèle babouin a permis de prendre des décisions au sujet du modèle sanglier. Cependant, aucune connaissance préalable sur le sanglier était présente, il a donc fallu que je consacre du temps à faire de la bibliographie sur le sanglier. Pour cela, j'ai dû m'approprier les articles sur le sujet et rendre compte de mes prises d'informations afin d'adapter le modèle. De plus, bien qu'ayant repris le code initial de Lugdiwine, il a fallu l'adapter sur C++ (logiciel de programmation sur lequel j'ai appris à coder pendant le stage). Je me suis donc chargée du changement du modèle, en l'adaptant au sanglier qui a une histoire de vie différente. J'ai effectué l'ensemble du débogage, de la calibration et de la validation du modèle.

De plus, j'ai réalisé, des grilles d'entretiens personnalisées pour différents types d'acteurs (chasseur, agriculteur et expert scientifique). Celles-ci ont été validées par un de mes professeurs de sociologie à Montpellier SupAgro. Le but de ce stage était d'inclure également une dimension sociétale, en essayant de comprendre les points de vue des différents acteurs sur les causes, les conséquences et les potentielles solutions liées au problème sanglier. J'ai mené trois entretiens, un en direct avec Mr Christophe Sabatier, qui se définit comme « cultivateur », un entretien en distanciel avec Mme Marlène Gamelon, qui travaille à l'Université de Lyon et qui a rédigé de nombreux articles sur le sanglier et enfin un dernier entretien en distanciel avec Olivier Mélac, qui fait partie de la Fédération départementale des chasseurs de l'Hérault.

Covid-19

Tout d'abord, le Covid-19 a une influence directe sur la présence effective au laboratoire (limitée à deux – trois jours en fonction des périodes de stage et des restrictions du gouvernement). Cela a été assez limitant lorsqu'il fallait lancer les simulations car mon ordinateur ne me permet de pas de le faire. De plus il y a eu des problèmes récurrents de réseau, ce qui me faisait fréquemment travailler en distanciel avec mon ordinateur personnel.
La partie de codage s'est faite sur C++, un logiciel de programmation sur lequel j'ai appris à coder pendant le stage. Malgré la forte disponibilité de mon encadrante, il a parfois été difficile de la solliciter en distanciel sur cette partie de codage.
De plus, une partie des facteurs initialement envisagés n'ont pas pu être testés (comme la capacité de stockage ou l'histoire de vie).

De plus, une partie de mon travail était de réaliser des entretiens afin de compléter le travail de recherche. Initialement, quatre entretiens qualitatifs en présentiel étaient prévus, auprès de quatre types d'acteurs : agriculteur, chasseur, expert scientifique et membre d'une association de protection animale. Cependant, seuls trois entretiens ont pu être réalisés, dont seulement un en présentiel.

Enfin, le stage avait également pour but de s'immerger dans le monde de la chasse afin d'en comprendre les caractéristiques. Certaines activités incluant des rencontres avec des chasseurs ou des experts du sanglier (par exemple Marlène Gamelon, chercheuse sur le sanglier à l'Université de Lyon) avaient été envisagées en début de stage, mais n'ont pas pu aboutir à cause de la Covid-19. De plus, la participation en réel à un congrès scientifique avait également été abordé.

Résumé

La saisonnalité de la reproduction, définie comme le regroupement temporel des évènements de reproduction pour un groupe d'individus, est une notion qui a été principalement expliquée par de la saisonnalité environnementale au détriment d'autres facteurs. Dans cette étude, je me concentre sur l'influence du niveau de ressources (disponibilité) et de l'imprévisibilité environnementale sur la relation entre la saisonnalité environnementale et la saisonnalité de la reproduction du sanglier, *Sus scrofa*. Après avoir modélisé la saisonnalité de la reproduction, j'ai pu mettre en évidence l'influence de l'intensité de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction. De plus, il y a peu d'effets de l'imprévisibilité et de la disponibilité sur cette relation. Cette étude est complétée par l'identification des causes de prolifération du sanglier auprès d'acteurs travaillant à proximité de l'espèce. Cela a permis de mettre en exergue des points, comme l'agrainage, qui pourraient être ajoutés au modèle pour comprendre leur influence sur la hausse des populations de sangliers.

Mots clés : sanglier, saisonnalité de la reproduction, ressources, modèle, allocation énergétique

Summary

Reproductive seasonality, defined as the temporal clustering of reproductive events for a group of individuals, is a concept that has been mainly explained by environmental seasonality at the expense of other factors. In this study, I focus on the influence of resource level (availability) and environmental unpredictability on the relationship between environmental seasonality and reproductive seasonality in wild boar, *Sus scrofa*. After modelling the seasonality of reproduction, I was able to show the influence of the intensity of environmental seasonality on the seasonality of reproduction. Furthermore, there is little effect of unpredictability and availability on this relationship. This study is complemented by the identification of the causes of wild boar proliferation among stakeholders working in the vicinity of the species. This has highlighted issues such as supplemental feeding that could be added to the model to understand their influence on the increase in wild boar populations.

Key words: wild boar, reproductive seasonality, resources, model, energy allocation

I- Introduction

La saisonnalité de la reproduction est définie comme le regroupement temporel des évènements de reproduction pour un groupe d'individus (English et al., 2012). La variation météorologique tout au long de l'année implique une saisonnalité climatique de la température ou des précipitations par exemple, qui se traduisent par une variation temporelle de divers composants de l'environnement (Boyce, 1979). L'un des aspects les plus significatifs de la saisonnalité est la variation de la disponibilité de ressources essentielles comme les ressources alimentaires. Ainsi, beaucoup d'organismes synchronisent ce pic de ressources alimentaires avec leur période de coût énergétique maximal de leur reproduction. En effet, le timing et la synchronisation de la reproduction sont des facteurs cruciaux pour la valeur sélective des individus dans des environnements saisonniers (Loe et al., 2005).

La saisonnalité de la reproduction est donc souvent assimilée à la saisonnalité environnementale (Conover, 1992), c'est-à-dire le moment de reproduction où il y a un pic des ressources alimentaires. Il existe un certain nombre d'études sur le lien entre saisonnalité environnementale et saisonnalité de la reproduction (Bronson et al., 2009). Par exemple, l'intensité de la saisonnalité environnementale influence la durée de la saison des naissances. Des populations vivant dans des environnements saisonniers tendent avoir à une plus faible durée de saison des naissances car la fenêtre de ressources alimentaires optimale est plus courte (Boyce, 1979). Cependant, la saisonnalité environnementale n'explique pas à elle seule la saisonnalité de la reproduction. En effet, il existe des espèces non-saisonnières qui vivent dans des environnements saisonniers comme le babouin jaune, *Papio cynocephalus* ou encore des espèces sympatriques avec des agendas reproductifs très différents bien qu'elles vivent dans le même environnement (Brockman & Schaik, 2005).

Ainsi, il existe d'autres déterminants qui peuvent compléter la compréhension des mécanismes de la saisonnalité de la reproduction et sur lesquels il existe peu d'études. Par exemple l'imprévisibilité environnementale est un facteur qui pourrait influencer directement la saisonnalité de la reproduction. On peut penser que l'imprévisibilité environnementale aurait tendance à privilégier la stratégie de reproduction non saisonnière. En effet, il serait coûteux pour une espèce très saisonnière de vivre dans un environnement imprévisible. Cette espèce synchronise sa période de coût énergétique maximal de sa reproduction avec le pic de ressources saisonnier. Or, dans un environnement imprévisible, la saison qui est censée être avantageuse pour sa reproduction ne l'est pas en permanence. Il en est de même pour la saison

qui est censée être désavantageuse. Ainsi, il pourrait devenir bénéfique d'être non saisonnier dans ce type d'environnement.

Un autre déterminant serait la disponibilité des ressources, c'est-à-dire le niveau de ressources dans le milieu qui est dépendant de la saisonnalité et de l'imprévisibilité du milieu. En dessous d'un seuil de ressources minimum, la reproduction ne serait probablement pas effective car l'individu n'aurait pas assez d'énergie à investir dans sa reproduction. Dès que ce seuil minimum est atteint, la reproduction deviendrait effective et serait dépendante de la saisonnalité environnementale. En effet, plus les ressources sont saisonnières dans le milieu, plus il serait avantageux d'avoir une reproduction saisonnière afin de synchroniser le maximum de ressources avec la période de coût énergétique maximal. Enfin, à partir d'un seuil très élevé de niveau de ressources, il se pourrait que l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction soit réduite voire annulée. Il est coûteux d'être saisonnier dans un environnement riche en ressources car l'individu devrait attendre entre chaque événement de reproduction au lieu de pouvoir les enchainer, alors que la quantité de ressources dans le milieu le permet. On peut donc penser qu'une stratégie de reproduction non-saisonnière émergerait.

Jusqu'ici la saisonnalité de la reproduction a été étudiée de manière empirique (English et al., 2012) et il manque des modèles théoriques afin de compléter les connaissances sur la saisonnalité de la reproduction. Je vais donc modéliser la saisonnalité de la reproduction. Je choisis de me focaliser sur une seule espèce car il est impossible de paramétrer un modèle général avec un certain niveau de détails. Je me suis dirigée vers un mammifère car ceux-ci ont des forts coûts de reproduction induit par la gestation et la lactation et ils sont relativement peu étudiés par rapport à d'autres clades (passereaux par exemple). De plus l'objectif est aussi d'ajouter une dimension appliquée, notamment dans le cadre de la conservation et de la régulation des espèces. D'après la Liste Rouge mondiale de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), sur 134 425 espèces étudiées, 37 480 sont classée menacées. Une partie d'entre elles sont menacées sous la pression d'autres espèces qui se reproduisent rapidement. C'est dans ce cadre que le choix s'est orienté vers une espèce à enjeux, le sanglier *Sus scrofa*. D'un point du vue théorique, le sanglier est un mammifère dont la reproduction est saisonnière (Mauget, 1982), qui possède une forte capacité de reproduction, se rapprochant d'une stratégie de type r en ce qui concerne les tailles de portée (jusqu'à 14 marcassins, Servanty et al., 2007). Cette espèce de Suidés est également phénotypiquement plastique et possède une forte capacité d'adaptation (Gamelon et al., 2013 ; Massei et al., 2015).

D'un point de vue sociétal, les impacts liés à la présence de sangliers ont fortement augmenté ces dernières années et sont multiples : transmission de maladies comme la peste porcine africaine (Drimaj et al., 2020), changements des communautés végétales et animales

(Massei et al., 2004), collisions avec des véhicules (Morelle et al., 2013) ou encore dommages sur les parcelles agricoles (Amici et al., 2012, Schley et al., 2008). Cela est en partie dû à une hausse considérable de leurs populations dans les années 1960-1970 en Europe (Sáez-Royuela & Telleria, 1986).

Afin d'étendre le domaine d'utilisation du modèle à des applications concrètes, j'ai donc voulu identifier les causes de la prolifération du sanglier auprès d'acteurs travaillant à proximité de cette espèce. Pour cela, je vais mener des entretiens pour essayer d'identifier des points encore obscurs sur lesquels je vais essayer de faire lumière. Par exemple, une potentielle cause de la prolifération est l'agrainage. L'agrainage est une pratique cynégétique qui consiste à nourrir les sangliers (avec du maïs principalement) pour les détourner des cultures. L'agrainage pourrait avoir un effet direct sur les ressources en augmentant leur disponibilité et leur prévisibilité et en diminuant leur saisonnalité. D'après un article de Massei et al. (2015), l'agrainage et le fait d'avoir des parcelles agricoles disponibles toute l'année a certainement contribué à l'augmentation de survie du sanglier. Cependant, de nombreux acteurs réfutent encore son influence sur la prolifération du sanglier.

L'objectif de ce stage est de modéliser la saisonnalité de la reproduction du sanglier, *Sus scrofa* et de tester l'influence des ressources alimentaires sur cette saisonnalité et plus particulièrement leur disponibilité, leur saisonnalité et leur imprévisibilité. Un objectif secondaire sera de comprendre les enjeux sociétaux liés au sanglier, notamment en ce qui concerne les causes de sa prolifération. Cela sera permis grâce à l'utilisation d'un modèle développé par Lugdiwine Burtschell sur le babouin jaune (*Papio cynocephalus*), et qui sera adapté au sanglier, qui a une histoire de vie différente. Le modèle permettra de valider ou réfuter les hypothèses suivantes :

H1 : De manière générale, il existe une influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction : plus la saisonnalité environnementale est marquée, plus la saisonnalité de la reproduction est forte.

H2 : Dans un environnement prévisible, la disponibilité module cette relation :

H2a – En dessous d'un certain seuil de disponibilité, les individus ne survivent pas.

H2b – Lorsque la disponibilité est intermédiaire, il y a une forte influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction.

H2c – Lorsque la disponibilité est très importante, l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction est réduite voire annulée.

H3 : Dans un environnement à disponibilité moyenne, une forte imprévisibilité réduit voire annule l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction.

II- Matériels et méthodes

Modèle

Le modèle a été codé sur C++ puis compilé sur R v.3.6.0 (R Development Core Team 2008) grâce au package Rcpp (Eddelbuettel & François, 2011). Il simule l'histoire de vie d'une laie, *Sus scrofa*, et plus particulièrement son cycle de reproduction. Le pas du modèle est de un jour. La simulation commence lorsque la femelle est sevrée et se termine lorsqu'elle meurt. Le nombre de marcassins sevrés est compté à chaque fin de simulation et représente un proxy de la valeur sélective de la femelle.

Le modèle se base sur un certain nombre de paramètres, issus de la littérature, qui sont détaillés en annexe. La femelle est définie par des variables ou attributs qui représentent son état au cours du temps et qui évoluent au cours de la simulation. En effet la femelle est caractérisée par sa masse totale M, qui se subdivise en M_g (masse grasse) et M_m (masse maigre). La masse grasse correspond aux stocks énergétiques de la femelle alors que la masse maigre représente la taille de l'individu, qui croit en fonction du temps.

De plus, elle suit une stratégie de reproduction saisonnière qui lui permet de se reproduire uniquement dans une fenêtre de reproduction définie. Celle-ci se caractérise par un signal de début et une durée de signal. Différentes stratégies de reproduction vont être testées en faisant varier la fenêtre de reproduction, afin de déterminer la stratégie optimale (c'est-à-dire celle associée à la valeur sélective maximale).

1- Fonction alimentation

Il existe deux sources d'alimentation principales chez le sanglier : la végétation herbacée et les fruits forestiers (Brandt et al., 2006). Ces sources d'alimentation se divisent en deux parties distinctes de l'année : le « grassing » au printemps et été où les sangliers se nourrissent principalement de végétation herbacée et le « rooting » en automne et hiver où ils mangent des fruits forestiers (Sandom et al., 2012). Les sources d'alimentation provenant des cultures sont négligées dans le cadre de la construction de ce modèle car je fais l'hypothèse qu'on travaille dans un milieu dont les sources d'alimentation sont naturelles.

L'énergie journalière extraite par le sanglier est la somme de l'énergie extraite via sa consommation de fruits forestiers et de l'énergie extraite via sa consommation de végétation herbacée. Je considère que les sangliers se nourrissent au maximum de fruits forestiers, et complètent leur bol alimentaire par de la végétation herbacée. Ainsi la fonction d'alimentation est définie telle que :

$$E_{alim}(t) = E_{FF}(FF(t)) + (1\text{-}FF(t)) * E_{NDVI}(NDVI(t))$$

avec FF(t) et NDVI (t) la quantité de fruits forestiers et la quantité de végétation herbacée disponible au temps t respectivement, E_{FF} et E_{NDVI} l'énergie extraite à partir des fruits forestiers et à partir de la végétation herbacée, respectivement. FF(t) est compris entre 0 et 1, avec 0 lorsqu'il n'y a aucun fruit forestier, ce qui signifie que le sanglier se nourrit exclusivement de végétation herbacée et 1 lorsque la productivité de fruits forestiers est maximale et qu'il ne prélève donc pas de végétation herbacée (d'où le facteur 1-FF(t)).

1.1.1 Fruits forestiers

La première source d'alimentation, les fruits forestiers, est principalement constituée de glands, faines et châtaignes. Je fais l'hypothèse que les fruits ont les mêmes caractéristiques énergétiques et qu'il n'y a pas de préférence du sanglier pour l'un d'entre eux. Dans l'article de Massei et collaborateurs (1996) une courbe avec l'utilisation mensuelle des fruits forestiers par les sangliers est donnée. Cette utilisation est le pourcentage de fruits forestiers dans les contenus stomacaux des sangliers. D'après la forme de cette courbe, la disponibilité en fruits forestiers annuelle peut être approximée par une parabole de la forme $f(x) = a - (bx + c)^2$, avec a, b et c trois réels, dont la hauteur et la largeur varie selon la productivité annuelle. La forme générale de la parabole est paramétrée grâce aux données de la première année de cet article, ce qui donne une fonction $f(x) = a - \left(1.642x - \sqrt{a}\right)^2$. Les détails de la paramétrisation de cette fonction sont en annexe. On déduit la valeur de a en fonction de la productivité de l'année i, en considérant que le rapport des aires sous les courbes équivaut au rapport des productivités, ainsi $\frac{A\,i}{A\,max} = \frac{productivité\ i}{productivité\ max}$. Cela permet donc d'avoir la disponibilité de fruits forestiers chaque jour au cours d'une année pour une productivité annuelle donnée.

Les valeurs de productivité de fruits forestiers varient considérablement d'une année à l'autre (Koenig & Knops 1994), et je considère qu'elles peuvent prendre les valeurs présentées dans l'article de Cutini et collaborateurs (2013) qui donne la production annuelle totale des trois types de fruits forestiers cités précédemment sur 20 ans. Je simule donc, pour chaque année, une production totale en tirant sans remise dans ces données.

1.1.2 Conversion énergétique des fruits forestiers

Pour convertir cette disponibilité en énergie, on considère que la courbe sera de la forme de la charge d'un condensateur $E(t) = A_{FF}(1 - e^{-FF(t)/\tau})$, avec A_{FF} l'asymptote et τ_{FF} la constante de temps qui caractérise la vitesse de la charge. La forme de cette courbe permet de prendre en compte deux phénomènes. Le premier est que pour des valeurs faibles de fruits forestiers, les sangliers se nourrissent à partir d'autres ressources (racines ou nourriture animale par exemple,

Groot Bruinderink et al.,1994) ce qui se caractérise sur la courbe par une forte pente au début. Le second est le phénomène de saturation avec une pente quasi-nulle en fin de courbe. En effet, à partir d'une certaine quantité de fruits forestiers, je considère que les sangliers n'ingèrent pas plus de fruits forestiers.

La valeur ajustée de A_{FF} et la valeur de τ_{FF} ont été trouvées lors de la calibration du modèle (voir la partie sur la calibration). On obtient :

$$E_{FF}(t) = 32000(1 - e^{-FF(t)/0,4}) \text{ en kJ}$$

Les valeurs d'énergie étant calibrées sur la base d'un sanglier femelle adulte de 61 kg (valeur moyenne de poids d'une femelle adulte, Servanty et al., 2009), elles seront ajustées proportionnellement en fonction du poids de l'individu à l'instant t.

1.2.1 NDVI

La disponibilité de végétation herbacée est approximée par le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) qui est un indice de végétation développé par Tucker en 1979 et initialement pensé par Rouse & Haas (1973). Cet indice est très fréquemment utilisé en recherche et particulièrement en agronomie (Inman et al., 2008 par exemple). L'indice est formalisé : $NDVI = \frac{NIR-RED}{NIR+RED}$, NIR et RED étant les valeurs de réflectance de l'infrarouge et du rouge visible respectivement et comprend des valeurs entre -1 et +1. Les valeurs des couverts végétaux sont comprises entre 0.1 et 1, les valeurs les plus élevées correspondant aux couverts les plus denses.

Pour déterminer la valeur du NDVI dans la simulation, j'ai étudié le NDVI de régions forestières françaises dans lesquelles des populations de sanglier sont étudiées. Quatre sites d'études principaux sont ressortis : Châteauvillain, Chizé, Petite Pierre et Grésigne (Figure 1, Gamelon et al., 2011-2013 ; Servanty et al., 2009 ; Toïgo et al., 2007 ; Pépin et al., 1987 et Gerard et al., 1991). Les coordonnées des points centraux des sites d'étude sont présentées sur la Figure 1 ci-dessous. Le NDVI a été déterminé grâce au logiciel Earth Engine qui permet d'avoir accès au NDVI à une résolution 500 m x 500 m. Les NDVI sur ces quatre sites se ressemblent, avec des variations annuelles et interannuelles proches et sont assez prévisibles (peu de bruit). Ainsi, le NDVI a été moyenné à partir des données des quatre sites. De plus il a été moyenné sur chaque année sur 17 ans de données (de 2000 à 2017 – Figure 2), afin d'avoir uniquement la partie saisonnière du NDVI.

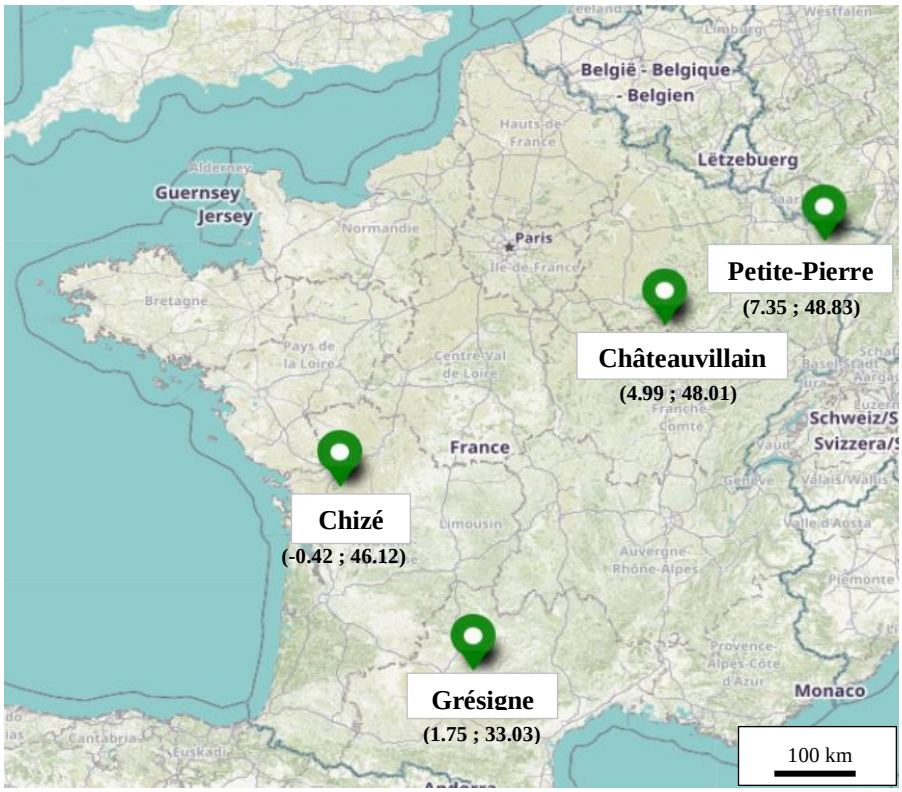


Figure 1 : Localisation des sites d'étude (avec les valeurs de latitude et longitude moyennes pour chaque site) pour le calcul du NDVI moyen d'une forêt dense

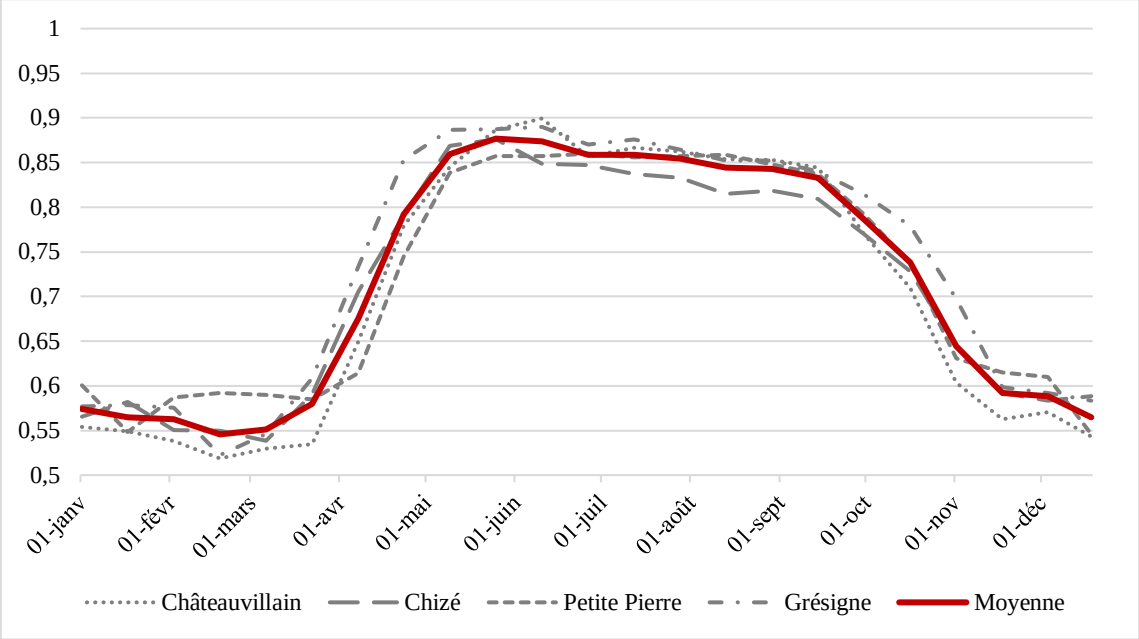


Figure 2 : Graphiques de la moyenne sur 17 années des valeurs de NDVI des quatre sites (en rouge) et des moyennes des valeurs de NDVI de chaque site (en gris)

1.2.2 Conversion énergétique du NDVI

Il y a peu de données qui existent sur la conversion énergétique du NDVI chez le sanglier. La forme générale de l'énergie en fonction des ressources ingérées est supposée être de la forme

de la charge d'un condensateur (comme pour les fruits forestiers) et a été calibrée lors de la validation du modèle, afin que les données de sortie correspondent au mieux aux valeurs de la littérature (voir la partie calibration).

$$E_{NDVI}(t) = 24000 * (1 - e^{-NDVI(t)/0,8}) \text{ en kJ}$$

2- Reproduction

La femelle est caractérisée par son statut reproducteur : anœstrus, œstrus, gestante ou allaitante. Le schéma ci-dessous résume le cycle reproducteur et les changements de statut reproducteur de la femelle :

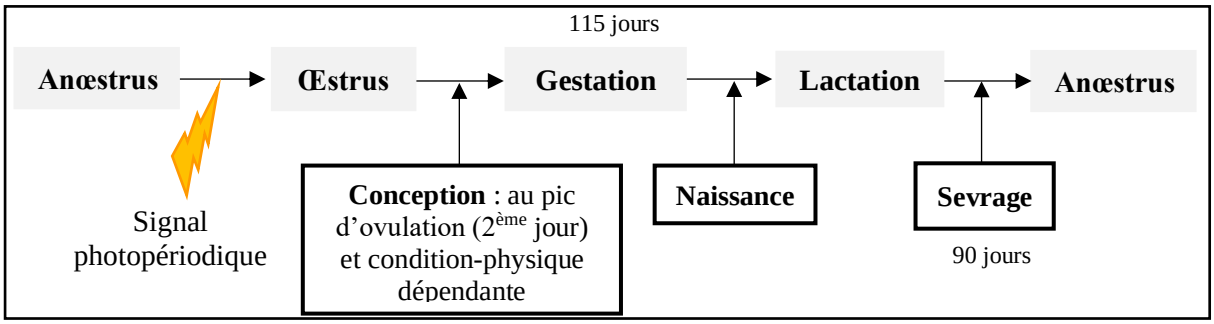


Figure 3 : Schéma synthétique du cycle reproducteur d'une laie

Plusieurs articles mentionnent un âge minimum à maturité sexuelle A_{mat} = 5 mois (Malmsten et al., 2016 ; Cellina, 2008 ; Gethöffer et al., 2007). La maturité sexuelle dépend également d'un seuil de poids qui est lui-même dépendant de la structure de la population, de la disponibilité en nourriture, de la chasse, de la prédation et du climat (Fonseca et al., 2010). Le poids seuil utilisé dans le modèle a donc été déterminé à partir des données sur les sites d'études choisis. Dans l'article de Sabrina et al. (2009), le poids seuil est compris entre 27 et 33 kg à Châteauvillain. Je définis donc la valeur de poids minimum pour la maturité sexuelle $M_{tot\ maturité}$ = 30 kg. De plus, la reproduction dépend des réserves de masse grasse (Baber & Coblentz, 1987). Le pourcentage de masse grasse minimum à la conception est fixé à $g_{refconception}$ = 0,135 à partir de données sur le cerf élaphe (Baber & Coblentz, 1987 ; Finger, 1981).

La femelle sanglier a un cycle d'ovulation D_{cycle} = 21 jours, avec un pic d'ovulation D_{ovul} = 2ème jour (Comer et al., 2009). Dès qu'elle est mâture sexuellement, elle débute son œstrus en lien avec le signal photopériodique et sa condition physique (Mauget, 1982). En milieu naturel, la fenêtre de reproduction due au signal photopériodique commence en octobre (Mauget, 1982). Dans le modèle, je vais faire varier cette fenêtre de reproduction (date de début et durée du signal) afin de déterminer la fenêtre optimale.

Lorsque la laie a réussi effectivement sa reproduction, elle devient gestante d'un certain nombre de fœtus. La durée de gestation est en moyenne de D_{gest} = 115 jours (Pépin, 1987). Le nombre de fœtus produit par femelle dépend directement de la condition physique de celle-ci

et notamment de son poids (Frauendorf et al., 2016 ; Gamelon et al., 2013 ; Fonseca et al., 2010). La moyenne de fœtus par femelle obtenue à Châteauvillain est de 5,5, avec des valeurs comprises entre 1 et 14 fœtus (Servanty et al., 2009). Gamelon et al. (2013), montrent une relation directe entre le log du poids de la mère et le log de la taille de portée, ainsi qu'un seuil de poids à partir duquel une prise de poids supplémentaire n'implique pas une plus grande taille de portée. A partir de cet article, il a pu être déterminé des classes de poids permettant de savoir le nombre de fœtus par femelle : au-dessous de 40 kg : Nf_{oetus} = 4 fœtus ; entre 40 et 51 kg : Nf_{oetus} = 5 fœtus ; au-delà de 51 kg : Nf_{oetus} = 6 fœtus. Ces classes ne permettent pas de prendre en compte l'étendue de la gamme de valeurs que peuvent prendre les tailles de portées en conditions réelles, mais cela permet de simplifier la relation entre la condition physique de la mère et le nombre de petits produits. Dans le cadre du modèle, je suppose un poids égal entre marcassins à la naissance.

3- Equations énergétiques

Les besoins énergétiques d'un individu se divisent en énergie de maintenance (comprenant l'activité physique liée à la recherche de nourriture) et en énergie de croissance, auxquels se rajoutent les besoins énergétiques liés à la reproduction.

3.1 Energie de maintenance

Je me base sur l'article de Dourmad et collaborateurs (2008) qui porte sur le modèle InraPorc, en faisant l'hypothèse que les énergies de maintenance des cochons et des sangliers sont similaires. L'énergie de maintenance d'une truie est donnée et vaut $E_m(masse)=440*masse^{0.75}$ kJ pour 240 minutes d'activité par jour. Cette valeur d'énergie de maintenance a été utilisée dans d'autres articles portant sur le sanglier (Quijada et al., 2012 ; Rivero et al., 2013). Le sanglier étant plus actif que le cochon, il faut rajouter une activité de recherche de nourriture à cette énergie de maintenance. D'après le modèle InraPorc l'activité physique E_a équivaut à $0,30*masse^{0,75}$ kJ par minute passée dans la position debout. De plus, le sanglier passe 41% de la journée, soit 9h50 ($t_{activité}$) à être actif (Mauget, 1980). Cette donnée est choisie par rapport au site d'étude qui correspond à une forêt en France. D'où l'énergie de maintenance est définie pour une femelle de masse m comme :

$$E_{mtot}(m) = E_m(m) + E_a(m) = 440*m^{0.75} + 0,30*m^{0,75}*(t_{activité}-240) \quad \text{en kJ}$$

3.2 Energie de croissance

La croissance journalière de la femelle génère des besoins énergétiques. Entre la naissance et l'âge adulte la croissance est considérée comme linéaire avec une rupture de pente à 15 mois.

Cette valeur de 15 mois a été déterminée grâce aux données de poids en fonction de l'âge de la thèse de Cellina (2008), en calculant le meilleur modèle de rupture de pente entre 6 et 18 mois (les valeurs des AIC pour les différents modèles testés sont en annexe). Ces deux courbes linéaires sont confirmées par les données de Gerard et al. (1991 - sur les sites de Dhuits, Petite Pierre et Grésigne).

Je considère que le gain de masse journalier se fait selon une répartition constante entre masse grasse et masse maigre. D'après un article de modélisation de vie d'un ongulé (Turner et al., 1993), le pourcentage moyen de masse maigre utilisé est de 80%. Je considère donc que pour chaque kilo gagné pendant la croissance, 800g sont de la masse maigre (m_m=0,8) et 200g sont de la masse grasse (m_g=0,2). Ces valeurs sont cohérentes avec les données disponibles sur les sangliers puisque d'après deux (Müller et al., 2000 et Skewes et al., 2008), on peut calculer des pourcentages de masse maigre de 75% et 84% respectivement pour des individus de 9 et 7 mois respectivement.

Ainsi on a des taux de croissance journaliers avant et après 15 mois, qui seront convertis en énergie grâce aux valeurs de conversion de masse maigre ($\alpha_{\text{-maigre}}$, Payne & Waterlow, 1971) et masse grasse ($\alpha_{\text{-grasse}}$, Livesey & Elia, 1988). D'où :

$$Tc^{<15} = 110 \text{ g/jour et } Tc^{>15} = 30 \text{ g/jour}$$

$$E_{croissance} = m_m * Tc * \alpha_{\text{-maigre}} + m_g * Tc * \alpha_{\text{-grasse}} \text{ en kJ}$$

3.3 Reproduction

Les besoins énergétiques de la reproduction dépendent du stade reproducteur (gestante ou allaitante) et se divisent en énergie de maintenance et en énergie de croissance supplémentaires pour les fœtus ou les marcassins.

3.3.1 Gestation

Pendant la gestation, l'énergie de maintenance est calculée à partir du poids de la mère, auquel on ajoute celui de ses fœtus (m_{foetus}) et des placentas ($m_{placenta}$) (Dourmad et al., 2008). D'où l'énergie de maintenance pendant la gestation, pour une portée de N_{foetus} fœtus qui vaut :

$$E_{mtot}{}^{G}(M) = 440 * M^{0.75} + 0{,}30 * M^{0{,}75} * (t_{activité} - 240)$$

$$\text{Avec } M = m + N_{foetus} * (m_{foetus} + m_{placenta})$$

Le fœtus grandit peu pendant le premier tiers de la gestation et grandit de 2/3 pendant le dernier tiers (Dourmad et al. 2008 et Noblet et al., 1990). De plus, la masse du fœtus augmente pendant la gestation de manière quadratique (Gamelon et al., 2013), on peut donc approximer l'évolution de la masse du fœtus sous la forme $f(t)=\beta t^2$. La durée de gestation est en moyenne de 115 jours (Pépin et al., 1987) et à la naissance, les petits pèsent en moyenne $M_{naissance}$ = 1096

g (valeurs moyennes à Châteauvillain, Baubet et al., 2009). On peut donc déterminer $\beta = 0{,}083$. Ainsi on obtient le taux de croissance de la gestation chaque jour : $Tc^{G}_{foetus}(t) = f(t+1) - f(t) = \beta((t+1)^2-t^2)$.

Le placenta a une croissance qui peut être approximée par une fonction linéaire chez le cochon et dont la valeur à la naissance vaut 15,1% du poids d'un porcelet ($p_{placenta}$, Wu et al., 2017). On fait l'hypothèse qu'il en va de même chez le sanglier.

Le taux de croissance du placenta est donc défini comme :

$$Tc^{G}_{placenta} = 1{,}43 \text{ g/jour}$$

On a donc une énergie de croissance d'une femelle gestante :

$$E_{croissance}{}^{G} = E_{croissance}{}^{mère} + (Tc^{G}_{foetus} + Tc^{G}_{placenta}) * N_{foetus*}\ \alpha\text{-maigre}$$

3.3.2 Lactation

Le jour de la naissance, je suppose que la femelle ne s'alimente pas. La femelle et ses marcassins se déplacent peu autour du lieu de mise bas pendant les deux premières semaines, puis ils rejoignent le groupe (Teillaud, 1986). L'énergie supplémentaire d'activité liée à la recherche de nourriture n'est donc pas prise en compte pendant ces deux premières semaines puis elle est remise à sa valeur initiale. De part cette activité limitée, je considère que la recherche de nourriture est moins efficace : l'apport d'énergie via l'alimentation est donc corrigé par un coefficient de réduction $\alpha\text{-}_{reduction\ alim} = 0{,}8$. Les énergies de maintenance et de croissance des enfants sont corrigées d'un coefficient d'efficacité de la lactation $\alpha_{lactation} = 0{,}72$ (Dourmad et al., 2008). Ainsi, en dessous de deux semaines, l'énergie de maintenance et de croissance d'une mère et de ses marcassins (chacun ayant une masse m_{enfant}) est :

$$E_{mtot}{}^{L<2} = E_m(m) + (440 * m_{enfant}{}^{0.75}) * N_{enfant} * (1/\alpha_{lactation})$$

$$Ec^{L<2} = E_{croissance}{}^{mère} + (m_m * Tc^{<15} * \alpha\text{-maigre} + m_g * Tc^{<15} * \alpha\text{-grasse}) * N_{enfant} * (1/\alpha_{lactation})$$

Le marcassin est sevré vers $A_{sevrage} = 3$ mois (Gerard et al., 1991 et Tack et al., 2018) et ce sevrage est progressif. Il a une alimentation complètement lactée pendant les deux premières semaines de sa vie ($t_{lact} = 15$ jours), mais dès sa troisième semaine il commence à rechercher de la nourriture de manière effective (Teillaud, 1986). Ainsi, à partir de sa troisième semaine, la laie n'assure plus 100% des besoins énergétiques nécessaires au marcassin et je considère que l'énergie nécessaire à la croissance et à la maintenance des marcassins procurée par la mère décroit linéairement dans le temps ($\alpha\text{-}_{reductionlact}\ (t) = 1 - \frac{age(t) - \text{tlact}}{\text{Asevrage} - \text{tlact}}$, qui dépend de $age(t)$, l'âge du marcassin au temps t). On a donc des énergies de croissance et de maintenance au-dessus de 2 semaines après la naissance des marcassins :

$$E_{mtot}{}^{L>2}(t) = E_{mtot}(m) + \alpha\text{-}_{reductionlact}(t) * (440 * m_{enfant}{}^{0.75} + 0{,}30 * m_{enfant}{}^{0,75} * (t_{activité} - 240)$$

$$*N_{enfant}*(1/\alpha_{lactation})$$

$$Ec^{L>2}(t)=E_{croissance}{}^{mère}+\alpha\text{-}_{reductionlact}(t)*(m_m*Tc^{<15}*\alpha_{\text{-}maigre}+m_g*Tc^{<15}*\alpha_{\text{-}grasse})*N_{enfant}*(1/\alpha_{lactation})$$

De plus, en dessous de 15 mois le taux de croissance est identique entre les mâles et les femelles (Gerard et al., 1991), ce qui permet de prendre en compte que la femelle peut avoir des marcassins mâles et femelles, sans différentiation entre eux.

4- Priorisation des besoins et balance énergétique

A partir des ressources ingérées (NDVI et fruits forestiers) et des besoins de maintenance et croissance, on détermine la balance énergétique qui vaut :

$$\text{Balance énergétique} = (E_{mtot} + E_{croissance}) - E_{alim}$$

Lorsque cette balance énergétique est positive, la laie peut stocker en masse grasse avec une efficacité de stockage α=0,9 (Rothwell & Stock, 1982). Lorsqu'elle est négative, la laie va destocker à partir de sa masse grasse (coefficient de conversion de masse grasse en énergie : α_{grasse}). Si cela n'est pas suffisant, la femelle doit réduire ses besoins énergétiques. Pour cela, elle peut réduire sa croissance (la femelle sanglier est toujours en croissance) voire la stopper totalement. Si elle est gestante, elle peut avorter et si elle est en lactation elle peut ne plus contribuer à la croissance de son petit. Je considère que si la femelle avorte, elle avorte de tous ses fœtus. De plus, si elle ne peut pas assurer la croissance de tous ses marcassins, elle les abandonne un par un. Dans le cas extrême où la balance énergétique est toujours négative, elle peut destocker à partir de sa masse maigre (coefficient de conversion de masse maigre en énergie : α_{maigre}), jusqu'à atteindre 70% de sa masse maigre initiale : m_{min} = 0,7*Mm (Wallmo et al., 1977). Enfin, si elle passe en dessous de ce seuil limite, elle meurt.

5- Mortalité

La mortalité des sangliers est principalement due à la chasse (Keuling et al., 2013). Les valeurs de probabilités annuelles de survie sont données dans l'article de Toïgo et collaborateurs (2007), par catégorie d'âge et par sexe. Ainsi, on peut déduire des probabilités journalières de survie pour les différentes catégories d'âge (enfant, juvénile et adulte) en calculant : $p_{jour}^{mortalité} = (1 - p_{année}^{survie})^{1/365,25}$. La mortalité journalière des enfants et juvéniles sont identiques et valent la moyenne de la mortalité journalière des jeunes mâles et femelles. La mortalité des femelles adultes dépend de leur âge : en dessous de 12 mois elle correspond à la mortalité donnée dans la catégorie femelle jeune de l'article et au-dessus de 12 mois, elle correspond à la mortalité de la catégorie femelle adulte.

6- Calibration du modèle

Afin d'ajuster les valeurs de τ et de A des fruits forestiers et du NDVI, je calibre le modèle pour une femelle adulte de 61 kg. Pour avoir un ordre de grandeur de la valeur de A des fruits forestiers, j'utilise l'article de Nieto et collaborateurs (2002) qui donne la quantité ingérée *ad libitum* de glands d'un sanglier de poids moyen 37 kg, ainsi que l'énergie métabolisable de cette quantité de fruits forestiers. On obtient, A = 22,3 MJ/ jour.

Je fais donc varier la valeur de A entre 20 MJ et 40 MJ pour les fruits forestiers et entre 10 MJ et 30 MJ pour le NDVI (on sait que les fruits forestiers sont plus énergétiques que le NDVI) et les valeurs de τ entre 0,1 et 0,9. Je cherche ensuite les combinaisons de paramètres qui permettent de vérifier différentes conditions sur le cycle de vie de la femelle :

- Lors d'une année moyenne de production de fruits forestiers (production totale = 0,4), la femelle doit survivre mais elle doit avoir une « mauvaise » condition physique à la fin d'une année de simulation (Baubet, 2008). Ainsi, je fais en sorte que la proportion de masse grasse moyenne en été soit inférieure à la valeur de $g_{refconception}$, qui est de 13,5% et je limite son poids total après une année de simulation à 50 kg.
- Lors d'une bonne année de production de fruits forestiers (production totale ≥ 0,8), la femelle doit peser moins de 65 kg après une année de simulation. Cette valeur est choisie à partir de la valeur maximum de poids après une année de vie trouvée dans la littérature (Cellina, 2008). De plus, la femelle doit posséder un pourcentage de masse gras supérieur au pourcentage minimum de masse grasse pour concevoir (13,5%), car lors d'une bonne année de production la reproduction est censée être optimale.

En ce qui concerne sa reproduction, le modèle est ajusté de telle sorte que :

- Lors d'une mauvaise année de production de fruits forestiers (production totale ≤0,2) la femelle n'a pas de portée (elle n'a pas assez de réserves de gras ou elle a un poids inférieur à 30 kg) ou une portée qui ne survit pas (à cause du manque de ressources, Baubet, 2008)
- Lors d'une bonne année de production de fruits forestiers (production totale ≥ 0,8), la femelle se reproduit effectivement et tous ses marcassins survivent (sauf s'ils sont prédatés).

7- Détermination de la stratégie optimale de saisonnalité de la reproduction

La stratégie de reproduction optimale, c'est-à-dire celle ayant la plus grande valeur sélective, est déterminée en comparant les valeurs sélectives de différentes stratégies de reproduction saisonnières et une non saisonnière. Les stratégies de reproduction saisonnières dépendent de

leur fenêtre de reproduction et plus particulièrement du début et de la durée du signal de reproduction. Dans la nature, c'est le signal photopériodique qui induit le début du signal de reproduction. Pour déterminer la stratégie optimale, le début du signal de reproduction varie entre chaque 1ère valeur de chaque mois (du 1er janvier au 1er décembre) et la durée du signal varie entre 2, 4, 6, 8 et 10 mois.

Ces stratégies de reproduction sont simulées dans 100 environnements différents pour prendre en compte la stochasticité de la production des fruits forestiers. Pour chaque environnement, la simulation est répétée 1500 fois afin de prendre en compte la stochasticité sur la mortalité due à la chasse.

8- Test d'hypothèses

Afin de déterminer quelles valeurs de disponibilité, de saisonnalité et d'imprévisibilité des ressources je peux tester, je crée des environnements simulés sur 20 ans sur lesquels je fais varier la moyenne et l'amplitude pour le NDVI et la prévisibilité et la production totale des fruits forestiers. Pour étudier la prévisibilité des fruits forestiers, je crée des environnements totalement prévisibles, avec des valeurs constantes de production entre années. Pour l'imprévisibilité, je simule un environnement sur 20 ans avec la méthode décrite précédemment. Les valeurs de NDVI et fruits forestiers sont converties en énergie (grâce aux formules de conversions énergétiques) afin d'avoir des valeurs d'énergies totales disponibles pour les sangliers.

Les ressources disponibles dans les environnements générés sont caractérisées par trois composantes, Ressources $m,i = K_{ressources} + RessourcesS_m + Ressources\ NS_{m,i}$, avec m le mois de l'année (allant de janvier à décembre) et i l'année (la simulation dure 20 ans). $K_{ressources}$ est une constante et correspond à la moyenne mensuelle des ressources sur 20 ans de données. $RessourcesS_m$ est la composante saisonnière des ressources, c'est-à-dire la variation intra-annuelle des ressources. Enfin, Ressources $NS_{m,i}$ est la composante non saisonnière des ressources et représente l'imprévisibilité, soit la variation interannuelle des ressources. A partir, de cela, pour chaque environnement, je calcule :

- La productivité mensuelle moyenne, ou disponibilité $K_{ressources}$
- La saisonnalité environnementale. Je calcule l'ampleur de la variation intra-annuelle des ressources, définie comme l'écart-type relatif (SD : standard deviation) de la RessourcesS, donné par la formule : $S = \frac{100 \times SD(Ressources\ S)}{12 * K\text{ressources}}$. Plus la valeur est importante, plus la saisonnalité est forte.

- La quantité d'imprévisibilité environnementale. Je calcule l'ampleur de la variation inter-annuelle des ressources, définie comme l'écart-type de RessourcesNS, à partir de la formule : $I = \frac{100 \times SD(Ressources\ NS)}{12 * Kessources}$. Plus la valeur est importante, plus l'imprévisibilité est forte.

En environnement « naturel » (milieu imprévisible, avec une amplitude et une moyenne de NDVI non changée), on obtient $K_{ressources}$ = 680 MJ, $S = 1{,}626$ et $I = 1{,}728$. La représentation de la disponibilité des fruits forestiers et du NDVI en environnement « naturel » est présente ci-dessous (sans conversion énergétique) (Figure 4).

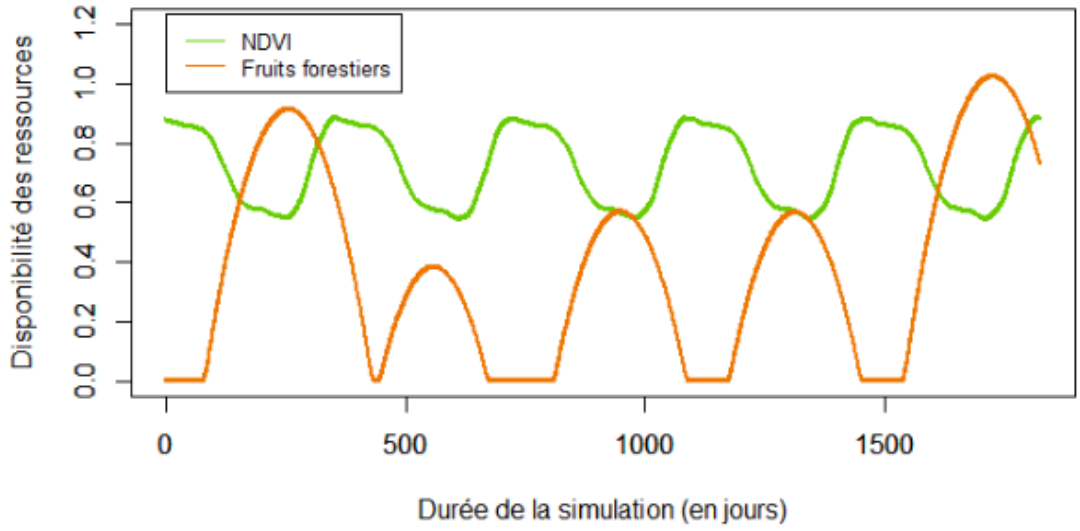


Figure 4 : Représentation de la disponibilité des fruits forestiers (en orange) et du NDVI (en vert) pendant 5 années de simulation

Pour l'ensemble des environnements générés, la valeur de $K_{ressources}$ est comprise entre 200 et 1000 MJ, l'amplitude de la saisonnalité environnementale S est comprise entre 0,67 et 4,48 et la quantité d'imprévisibilité est comprise entre 0,30 et 3,63.

Je suis limitée par l'ensemble des valeurs que peuvent prendre l'amplitude et la moyenne du NDVI ainsi que la prévisibilité ou l'imprévisibilité des fruits forestiers, ce qui ne me permet pas d'explorer tous les environnements possibles. Je me concentre donc sur certains environnements qui permettent d'étudier l'influence de la prévisibilité, de la saisonnalité et de la disponibilité sur la stratégie de reproduction.

Les premiers environnements sont des environnements prévisibles (I=0,34) avec une faible disponibilité de ressources (entre 200 et 550 MJ) dans lesquels je fais varier la saisonnalité entre 0,77 et 1,21. Les seconds environnements sont des environnements prévisibles (I=0,34) avec une forte disponibilité de ressources (900 MJ) dans lesquels je vais varier la saisonnalité entre 0,67 et 1,25. Les troisièmes environnements sont des environnements imprévisibles (I=1,73)

avec une disponibilité moyenne (680 MJ), dans lequel je vais varier la saisonnalité entre 1,10 et 2,24. Pour chaque environnement, je lance 1000 simulations et je calcule la valeur sélective de la stratégie optimale saisonnière et de la stratégie non saisonnière. Dans le cas d'un environnement imprévisible, je dois générer un certain nombre d'environnements afin de prendre en compte l'imprévisibilité des ressources. Il aurait donc fallu que j'augmente le nombre de simulations afin de prendre en compte la stochasticité de l'environnement (ainsi que celle induite par la mortalité) ce qui n'a pas été fait à cause de la puissance de calcul de l'ordinateur qui est limitée.

9- Entretiens

Il a également été décidé de mener des entretiens avec des acteurs liés au sanglier. Je me suis dirigée vers des entretiens semi-directifs, qui permettent d'aborder certains sujets tout en laissant une certaine liberté d'expression aux acteurs interrogés. Trois types d'acteurs ont été choisis pour réaliser ces entretiens, car il s'agissait des personnes qui avaient le plus d'interactions avec le sanglier : un agriculteur, un chasseur et un expert scientifique. La grille d'entretien initiale a été adaptée à chaque type d'acteur et a été validée auprès d'un de mes professeurs de sociologie de Montpellier SupAgro, Mr Ronan Le Velly. La grille initiale est disponible en annexe. Le but de ces entretiens n'est donc pas quantitatif mais qualitatif. Le premier entretien a été mené avec Mme Marlène Gamelon, chercheuse au CNRS, dont le travail porte directement sur les sangliers. Le second entretien a été réalisé avec Mr Christophe Sabatier, qui se définit comme « cultivateur » et qui possède des cultures (céréales et vin) autour de Montpellier. Le troisième entretien a eu lieu avec Mr Olivier Mélac, technicien supérieur en charge du suivi et de la gestion des populations de grands gibiers à la Fédération départementale des chasseurs de l'Hérault.

III- Résultats

1. Validation du modèle

1.1 Validation générale

Afin de valider le modèle, je vérifie plusieurs points. Le premier est la mortalité par la chasse. J'obtiens une durée de vie moyenne de 20,5 mois ce qui est cohérent avec les données de la littérature (Jezierski, 1977). Le deuxième est de vérifier la prise de poids corporel individuel après une année de simulation. Ce poids vaut en moyenne 34 kg (écart-type : 14,1) ce qui correspond aux données de la littérature (Baubet, 2008 et Pépin & Spitz, 1987). Enfin, je vérifie que lors des bonnes années, les femelles ont beaucoup de petits et que lors des mauvaises années leur fertilité est nulle (Baubet, 2008).

1.2 Détermination de la stratégie optimale de reproduction

En conditions normales (sans changement de la valeur du NDVI et des fruits forestiers), la comparaison des valeurs sélectives des stratégies saisonnières et de la stratégie non saisonnière met en exergue une stratégie optimale saisonnière qui commence le 1er novembre et qui dure 240 jours (8 mois) (Figure 5). Ce signal de début commençant 1er novembre permet de synchroniser le début de la reproduction avec une augmentation de la disponibilité des fruits forestiers, qui sont très énergétiques. Cette valeur est cohérente avec celle trouvée dans la nature (Mauget, 1982). Les valeurs sélectives associées aux stratégies saisonnières pour lesquelles la période reproductive dure 60, 120 et 180 jours suivent la même dynamique avec une diminution en février, un minimum en septembre et une ré-augmentation importante jusqu'à une valeur sélective d'environ 2 en novembre, décembre et janvier. Les stratégies de durée 240 et 300 jours suivent globalement la même dynamique mais avec un minimum qui se décale de plus en plus tôt dans l'année, il est en juillet et juin respectivement.

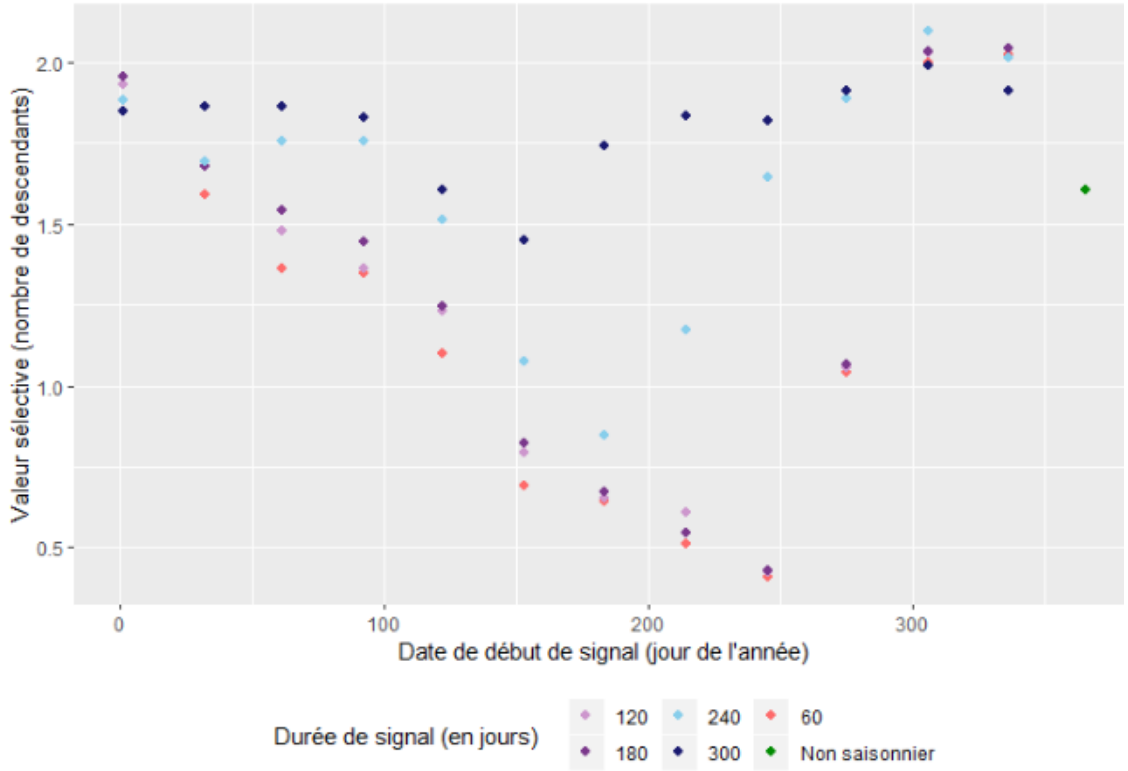


Figure 5 : Comparaison des valeurs sélectives associées aux stratégies saisonnières et non saisonnières en fonction du début et de la durée de signal

En ce qui concerne la stratégie optimale, le pic de naissances est fin mars et correspond à environ 41% des naissances (Figure 6). Les autres naissances s'étalent tout le long de l'année avec une légère augmentation des naissances en juillet-août et en octobre-novembre.

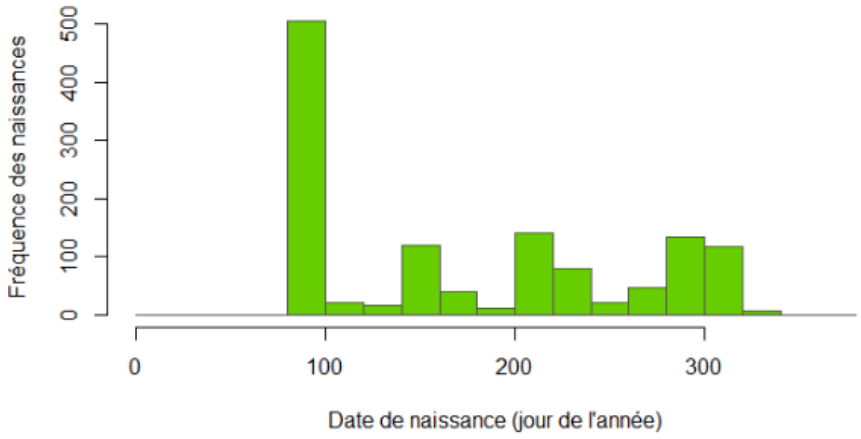


Figure 6 : Répartition des naissances durant l'année pour la stratégie optimale

2. Test du changement de saisonnalité en milieu prévisible et sous différentes conditions de disponibilité

En premier lieu, l'influence d'une disponibilité moyenne n'a pas pu être testée à cause des gammes de valeurs de fruits forestiers et de NDVI choisies. Je n'ai donc pas pu vérifier l'hypothèse H2b.

Dans le cas d'une faible disponibilité (valeurs comprises entre 200 et 550 MJ), la valeur sélective est nulle quelle que soit la valeur de la saisonnalité et quelle que soit la stratégie (saisonnière ou non-saisonnière) ce qui vérifie l'hypothèse H2a.

En milieu prévisible, dans le cas d'une forte disponibilité (valeur d'environ 900 MJ), on observe que pour les valeurs les plus fortes de saisonnalité (>0,9) ce sont les stratégies saisonnières qui sont optimales (Figure 7). Cela permet de confirmer l'hypothèse H1, et montre une influence directe de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction. On observe notamment que la durée du signal de la stratégie optimale saisonnière augmente lorsque la saisonnalité diminue. Elle passe de 60 jours pour des valeurs plus fortes de saisonnalité, à 300 jours pour des valeurs faibles de saisonnalité. De plus, les valeurs sélectives associées à la stratégie saisonnière optimale et à la stratégie non saisonnière sont plus proches lorsque la saisonnalité est plus faible (Figure 7).

Ces résultats réfutent l'hypothèse H2c car l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de reproduction n'est pas annulée dans des conditions de forte disponibilité et d'environnement prévisible et la stratégie non-saisonnière n'émerge pas clairement. Il se peut néanmoins que cette influence soit réduite.

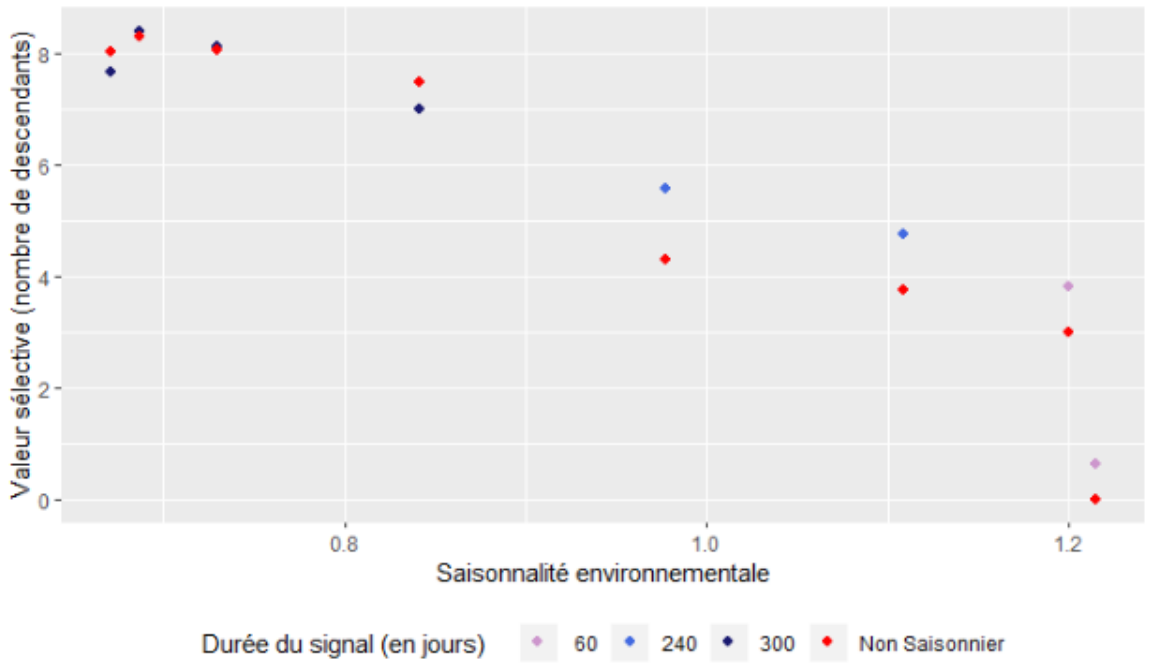


Figure 7 : Comparaison de la valeur sélective de la stratégie optimale saisonnière et de la stratégie non saisonnière en fonction de la saisonnalité environnementale

3. Test du changement de saisonnalité en milieu imprévisible et à disponibilité moyenne

Les valeurs sélectives des stratégies optimales saisonnières sont en moyenne plus élevées que celles de la stratégie non saisonnière (Figure 8). Ainsi, on n'observe pas d'effet de l'imprévisibilité sur la relation entre saisonnalité environnementale et saisonnalité de la reproduction en disponibilité moyenne, ce qui réfute l'hypothèse H3.

Les valeurs sélectives associées aux stratégies saisonnières et non saisonnières semblent plus proches lorsque la saisonnalité environnementale est faible mais cette tendance n'est pas claire. es valeurs sélectives des stratégies optimales saisonnières sont en moyenne plus élevées que celles de la stratégie non saisonnière (Figure 8). Ainsi, on n'observe pas d'effet de l'imprévisibilité sur la relation entre saisonnalité environnementale et saisonnalité de la reproduction en disponibilité moyenne, ce qui réfute l'hypothèse H3.

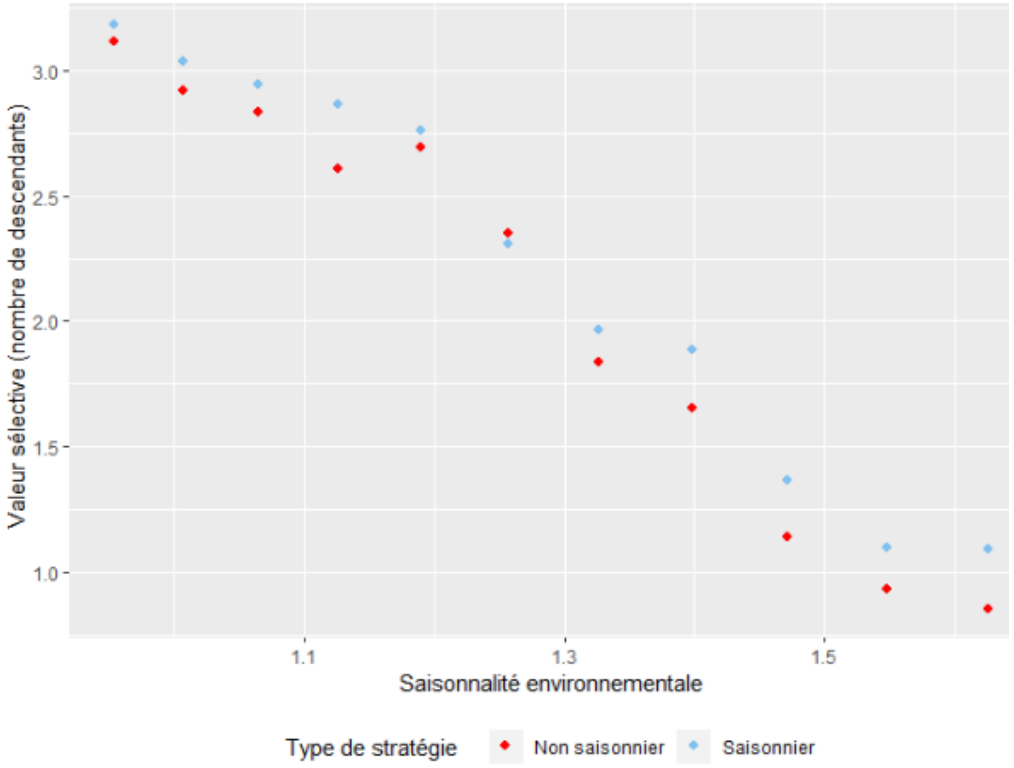


Figure 8 : Comparaison des valeurs sélectives associées aux stratégies optimales saisonnières et aux stratégies non-saisonnières en fonction de la saisonnalité environnementale

De plus, la durée du signal des stratégies optimales saisonnières s'allonge lorsque l'intensité de la saisonnalité environnementale diminue (Figure 9).

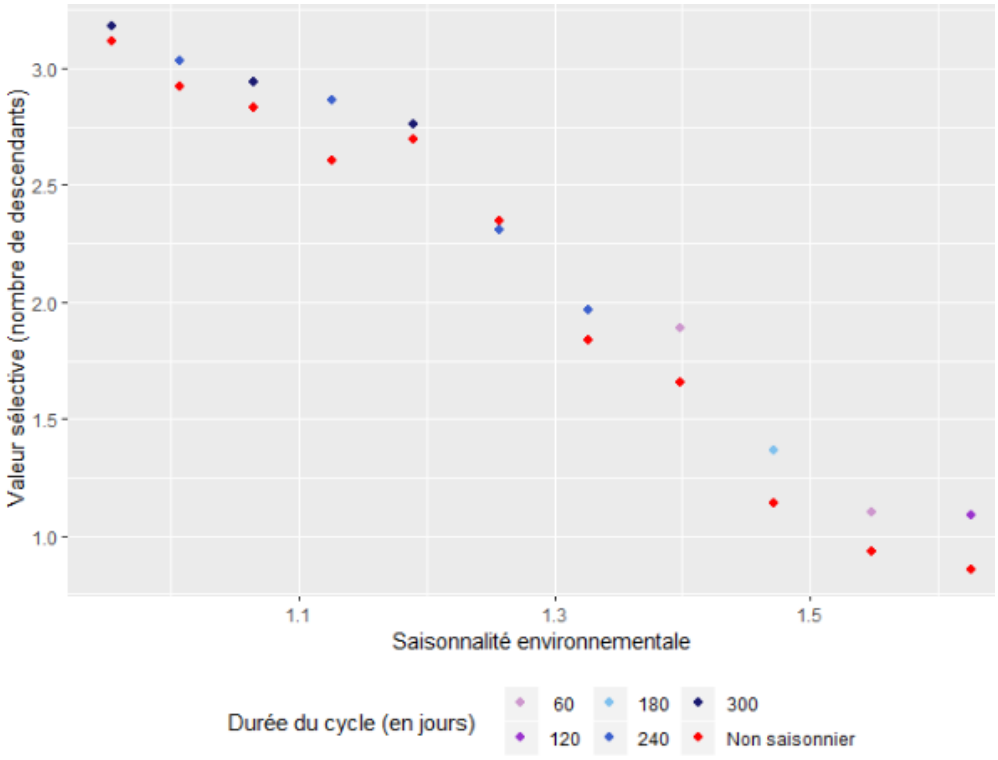


Figure 9 : Comparaison de la valeur sélective de la stratégie optimale saisonnière et de la stratégie non saisonnière en fonction de la saisonnalité environnementale

4. Entretiens

	Causes majeures	Causes mineures
Marlène Gamelon Chercheuse	• Pression de chasse • Changement climatique	• Espèce plastique • Agrainage
Christophe Sabatier Cultivateur	• Fermeture du milieu	• Agrainage
Olivier Mélac Représentant chasseurs	• Fermeture du milieu • Changement climatique	• Pression de chasse • Agrainage • Espèce plastique

Figure 10 : Tableau récapitulatif des causes possibles de l'augmentation des populations de sangliers envisagées par les différents acteurs lors des entretiens

IV- Discussion

Le modèle a permis de confirmer l'influence de l'intensité de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction. Cela renforce les résultats obtenus dans la littérature (et valide l'hypothèse H1) qui montrent qu'en cas de forte saisonnalité environnementale, une stratégie de reproduction saisonnière émerge. De plus, la durée de signal étant plus faible en forte saisonnalité, on retrouve la relation entre la largeur du pic des naissances et la saisonnalité de la littérature (Boyce, 1979). Plus la saisonnalité est forte, plus la durée de saison des naissances est courte.

Dans le cas d'un environnement prévisible avec une très faible disponibilité de ressources, la reproduction n'est pas effective ce qui est cohérent avec la construction du modèle (et valide l'hypothèse H2a), c'est-à-dire que la fertilité des laies est nulle lorsque la quantité de ressources dans le milieu est faible (Baubet, 2008). Avec une forte disponibilité, on n'observe pas ce qui était attendu sous l'hypothèse H2c, c'est-à-dire la perte de l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction. Cela pourrait s'expliquer par des valeurs de disponibilité qui ne sont pas assez élevées pour permettre aux laies de se reproduire toute l'année, ou encore une valeur de saisonnalité environnementale trop forte, ce qui implique que même si la disponibilité est forte, la mauvaise saison reste insuffisante pour permettre toute tentative de reproduction.

De plus, dans le cas d'environnements imprévisibles il n'y a pas de perte de l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de la reproduction, ce qui réfute l'hypothèse H3. Néanmoins, il se pourrait qu'en diminuant les valeurs de saisonnalité environnementale, une stratégie non saisonnière finisse par émerger. Une autre explication de ce résultat est que l'imprévisibilité que je simule ne concerne pas le moment du pic de ressources dans le cycle

annuel mais sa hauteur, puisque le début d'augmentation de la disponibilité des fruits forestiers se fait toujours au même moment. De plus, les valeurs de NDVI sont toutes positives donc la variance est surtout liée à l'absence ou à la diminution du pic de ressources lorsqu'il y a uniquement des mauvaises saisons. Il n'y a donc pas de bonne saison chaque année, mais quand elle arrive c'est toujours au même moment, il y aurait donc toujours une saison avantageuse pour se reproduire, qui pousserait à garder une stratégie de reproduction saisonnière.

La stratégie optimale de reproduction commence le 1er novembre. Le début du signal reproductif est cohérent avec les données de la littérature et est synchronisé avec le début de la conception (Mauget, 1982). Cependant, la valeur est légèrement décalée d'un mois. Cela pourrait s'expliquer par la forme de la parabole de la disponibilité des fruits forestiers. Lorsque la productivité annuelle augmente, le pic de ressources est décalé ce qui retarderait le début du signal reproductif. De plus la valeur sélective associée à cette stratégie optimale est relativement faible ce qui peut s'expliquer par deux phénomènes. Le premier est la forte influence de la mortalité par la chasse, car, en l'absence de données plus précises, j'ai supposé une mortalité chez les marcassins équivalentes à celles des jeunes adultes (en dessous de 12 mois). Dans la réalité, il y a une chasse sélective avec des marcassins qui sont en moyenne moins tués que les autres catégories d'âges. Le deuxième phénomène est la simplification du lien entre la condition physique de la mère et le nombre de fœtus qu'elle peut avoir, limitant le nombre maximal de fœtus à 6 alors qu'en conditions naturelles elle peut en avoir jusqu'à 14 fœtus (Servanty et al., 2009).

Les entretiens ont permis de mettre en évidence les causes potentielles majeures et mineures de la prolifération des sangliers. Les causes majeures évoquées sont la fermeture du milieu, le changement climatique et la pression de chasse. En lien avec les thématiques de ce stage, le changement climatique augmente l'imprévisibilité environnementale notamment avec une hausse des évènements extrêmes comme les canicules ou les vagues de froids (Rahmstorf & Coumou, 2011). Son influence sur la saisonnalité de la reproduction n'est pas claire mais aurait le mérite d'être étudié et complèterait l'étude présente.

De plus, l'agrainage n'est pas considéré comme un facteur principal de la hausse des populations de sangliers, contrairement à ce qui est indiqué dans la littérature. Il a par exemple été prouvé qu'une forte densité d'individus est corrélée avec l'augmentation des sites d'agrainage (Oja et al., 2014). En effet, il est probable que l'agrainage ait une influence puisqu'il réduit la saisonnalité en nourrissant les sangliers pendant la mauvaise saison (été). D'après les figures des résultats, lorsque la saisonnalité diminue la valeur sélective augmente. D'autre part l'agrainage modifie aussi la disponibilité (en l'augmentant) et l'imprévisibilité (en la diminuant), ce qui pourrait d'autant plus influencer la saisonnalité de la reproduction. Il serait

donc intéressant d'intégrer le potentiel impact de l'agrainage dans le modèle sanglier, bien qu'il y ait peu de données sur cette pratique.

Seuls trois entretiens ont été menés dont un en présentiel. Afin d'avoir une vision plus complète des points de vue sur les enjeux qui concernent le sanglier, l'avis d'un membre d'association pour la protection animale aurait été intéressant.

Ces résultats permettent donc de compléter l'étude des facteurs qui influencent la saisonnalité de la reproduction. Ils confirment l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de reproduction. Cependant, ils ne permettent pas de valider ce qui était envisagé initialement, c'est-à-dire une perte de l'effet de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de reproduction dans des conditions de forte imprévisibilité ou de forte disponibilité des ressources alimentaires. Les travaux précédents de Lugdiwine Burtschell (Manuscrit Stage M2) ont montré que l'imprévisibilité seule ne permet pas de faire émerger de la non-saisonnalité de reproduction chez le babouin jaune (*Papio cynocephalus*). Celle-ci apparaît lorsque l'imprévisibilité est combinée avec une augmentation de la capacité de stockage. De plus, chez le babouin chacma (*Papio ursinus*), il a été montré qu'il n'y a pas d'influence de l'imprévisibilité sur la saisonnalité de la reproduction (Dezeure et al., 2021). Ainsi, l'influence de l'imprévisibilité n'est pas encore claire et nécessite des études complémentaires, notamment la prise en compte des interactions avec d'autres paramètres écologiques mais aussi des facteurs sociaux ou d'histoire de vie.

Limitations techniques

Il y a plusieurs limitations à ce modèle. Une partie d'entre elles sont liées au manque de puissance de calcul des ordinateurs, qui mettaient beaucoup de temps à faire tourner une simulation. Le nombre de simulations aurait probablement dû être augmenté à cause de la forte stochasticité liée à la mortalité. J'ai été limitée par les environnements que je voulais simuler, je n'ai donc pas pu tester mon hypothèse H2b. Il faudrait donc étendre les gammes de valeurs qui caractérisent la distribution des fruits forestiers et du NDVI afin d'avoir une vision plus générale de l'influence de l'imprévisibilité et de la disponibilité sur la relation entre saisonnalité environnementale et de reproduction.

De plus, dans ce modèle j'ai testé un nombre limité de stratégies saisonnières, avec une gamme restreinte de durées et de dates de début de signal. La valeur de la stratégie optimale pourrait donc être affinée en testant une plus large gamme de valeurs pour ces paramètres.

La valeur sélective est approximée par le nombre de descendants de première génération d'une femelle qui arrivent au sevrage. Il serait intéressant de comptabiliser les descendants qui sont arrivés à maturité sexuelle. De plus, il serait plus rigoureux de prendre en compte les

descendants sur plusieurs générations et de calculer le taux de croissance individuel comme dans l'article de McGraw & Caswell (1996).

Hypothèses simplificatrices

J'ai fait plusieurs hypothèses dans le cadre du modèle.

Tout d'abord, je n'ai pas pris en compte toutes les ressources alimentaires que consomment les sangliers. Bien que dans un milieu forestier les ressources principales soient les sources d'origine herbacées et les fruits forestiers, il peut s'alimenter à partir d'autres ressources comme les racines ou les petits animaux (Brandt et al., 2006). De plus, j'ai considéré que je me plaçais dans un milieu sans influence des cultures, ce qui est peu probable dans la réalité.

Un certain nombre de données, dont des données énergétiques, reposent sur des études portant sur les cochons. Cependant, bien qu'ils présentent de nombreuses caractéristiques communes, les valeurs sont probablement biaisées. En effet, les études sur les cochons portent principalement sur des cochons élevés pour de la production et soumis à la sélection.

Enfin, j'ai supposé un poids homogène pour tous les marcassins. Dans les faits, l'homogénéité de poids des marcassins dépend de la condition de la mère. Une femelle en bonne condition physique va avoir des petits en moyenne plus gros mais avec une forte variabilité de poids intra-portée alors qu'une femelle légère aura moins de petits mais dont les poids seront homogènes (Gamelon et al., 2013).

V- Conclusions et Perspectives

Cette étude a permis de valider une approche qui ouvre de nombreuses possibilités pour étudier l'écologie et les déterminants évolutifs de la reproduction saisonnière. Elle confirme l'influence de la saisonnalité environnementale sur la saisonnalité de reproduction. De plus, l'imprévisibilité et la disponibilité ont peu d'effets sur la relation entre saisonnalité environnementale et saisonnalité de reproduction. Ce travail peut permettre d'éclairer des questions appliquées comme l'effet de l'agrainage. Il serait donc intéressant d'inclure celui-ci dans le modèle pour savoir s'il intervient sur la hausse du nombre de sangliers. D'autres facteurs pourraient compléter ce travail. L'un d'entre eux est la notion de socialité dans le cadre de la synchronisation de la reproduction. Un second pourrait être la capacité de stockage comme dans le modèle babouin. Cela permettrait de compléter les connaissances encore lacunaires sur la notion de saisonnalité de la reproduction et les facteurs qui l'influencent.

Bibliographie

Amici, A.; Serrani, F.; Rossi, Carlo M.; Primi, R. (2012) Increase in crop damage caused by wild boar (*Sus scrofa L.*): the “refuge effect”. Agronomy for Sustainable Development, vol. 32, n° 3, p. 683–692.

Boyce, M.S. (1979) Seasonality and Patterns of Natural Selection for Life Histories. The American naturalist, vol. 114, n° 4, p. 569–583.

Baber, D. W.; Coblentz, B. E. (1987). Diet, Nutrition, and Conception in Feral Pigs on Santa Catalina Island. The Journal of Wildlife Management, 51(2), 306.

***Baubet, E. (2008) Alimentation naturelle ou artificielle : quels effets sur la dynamique de populations de sangliers. Actes du colloque sur les modalités de gestion du sanglier.**

Cet article donne des informations essentielles sur l’alimentation des sangliers et sur l’impact de cette alimentation sur le poids et la fertilité. Cet article a notamment aidé à la calibration du modèle.

Baubet, E.; Servanty, S.; Brandt, S. (2009) Tagging piglets at the farrowing nest in the wild: some preliminary guidelines. Acta sylvatica et lignaria hungarica: an international journal in forest, wood and environmental sciences, vol. 5, p. 159–166.

Brandt, S.; Baubet, E.; Vassant, J.; Servanty, S. (2006) Régime alimentaire du sanglier en milieu forestier de plaine agricole. Faune Sauvage, vol. 273, p. 20–27.

Brockman, D. K.; Schaik, C. P. V. (2005) Seasonality in Primates - Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates. Cambridge University Press.

Bronson, F. H. (2009) Climate change and seasonal reproduction in mammals. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 364, 3331–3340.

Burtschell, L. (2018) Modélisation de la saisonnalité de la reproduction chez le babouin jaune (*Papio cynocephalus*).

Canale, C., & Henry, P. (2010) Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. Climate Research, 43(1), 135–147.

Cellina, S. (2008) Effects of supplemental feeding on the body condition and reproductive state of wild boar Sus scrofa in Luxembourg.

Comer, C. E.; Mayer, J. J. (2009) Wild pig reproductive biology. Wild pigs: biology, damage, control techniques, and management (JJ Mayer and IL Brisbin, Jr., editors). SRNL-RP-2009-00869. Savannah River National Laboratory, Aiken, South Carolina, p. 51–75.

Conover, D. O. (1992) Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. Journal of Fish Biology, vol. 41, n° sb, p. 161–178.

Cutini, A.; Chianucci, F.; Chirichella, R.; Donaggio, E.; Mattioli, L.; Apollonio, M. (2013) Mast seeding in deciduous forests of the northern Apennines (Italy) and its influence on wild boar population dynamics.Annals of Forest Science, vol. 70, n° 5, p. 493–502.

deCalesta, D. S.; Nagy, J. G.; Bailey, J. A. (1975) Starving and Refeeding Mule Deer The Journal of Wildlife Management, vol. 39, n° 4, p. 663.

Delcroix, I.; Mauget, R.; Signoret, J. P. (1990) Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the European wild boar (*Sus scrofa*). Reproduction, vol. 89, n° 2, p. 613–617.

Dezeure, J.; Baniel, A.; Burtschell, L.; Carter A.J.; Godelle, B; Cowlishaw, G.; Huchard, E. (2021) Evolutionary determinants of non-seasonal breeding in wild chacma baboons. En presse : bioRxsiv.

*** Dourmad, J-Y.; Étienne, M.; Valancogne, A.; Dubois, S.; van Milgen, J.; Noblet, J. (2008) InraPorc: A model and decision support tool for the nutrition of sows Animal Feed Science and Technology, vol. 143, n° 1-4, p. 372–386.**

Cet article donne les équations de maintenance, de croissance et de reproduction ainsi que des paramètres du cycle reproducteur.

Drimaj, J.; Kamler, J.; Hošek, M.; Plhal, R.; Mikulka, O.; Zeman, J.; Drápela, K. (2020) Reproductive potential of free-living wild boar in Central Europe. European Journal of Wildlife Research, vol. 66, n° 5.

Eddelbuettel, D.; François, R. (2011) "Rcpp: Seamless R and C++ Integration." Journal of Statistical Software, 40(8), 1–18.

English, A. K.; Chauvenet, A. L. M.; Safi, K.; Pettorelli, N. (2012) Reassessing the determinants of breeding synchrony in Ungulates. PLoS ONE, 7, 1–7.

Finger, S. E.; Brisbin, I. L.; Smith, M. H.; Urbston, D. F. (1981) Kidney Fat as a Predictor of Body Condition in White-Tailed Deer. The Journal of Wildlife Management, 45(4), 964.

Fonseca, C.; Da Silva, A. A.; Alves, J.; Vingada, J.; Soares, Amadeu MVM (2011) Reproductive performance of wild boar females in Portugal European Journal of Wildlife Research, vol. 57, n° 2, p. 363–371.

Frauendorf, M.; Gethöffer, F.; Siebert, U.; Keuling, O. (2016) The influence of environmental and physiological factors on the litter size of wild boar (Sus scrofa) in an agriculture dominated area in Germany. The Science of the total environment, vol. 541, p. 877–882.

Gamelon, M.; Besnard, A.; Gaillard, J-M.; Servanty, S.; Baubet, E.; Brandt, S.; Gimenez, O. (2011) High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. Evolution, vol. 65, n° 11, p. 3100–3112.

Gamelon, M.; Gaillard, J-M.; Baubet, E.; Devillard, S.; Say, L.; Brandt, S.; Gimenez, O. (2013) The relationship between phenotypic variation among offspring and mother body mass in wild boar: evidence of coin-flipping? Journal of Animal Ecology, vol. 82, n° 5, p. 937–945.

***Gerard, J. F.; Teillaud, P.; Spitz, F.; Mauget, R.; Campan, R. (1991) Le sanglier. Revue d'écologie. En ligne : http://documents.irevues.inist.fr/handle/2042/54665.**

Cet article donne les paramètres de croissance des individus (marcassins et adultes) sur différents sites forestiers de France.

Gethöffer, F.; Sodeikat, G.; Pohlmeyer, K. (2007) Reproductive parameters of wild boar (*Sus scrofa*) in three different parts of Germany. European Journal of Wildlife Research, vol. 53, n° 4, p. 287–297.

Groot Bruinderink, G. W. T. A.; Hazebroek, E.; van der Voot, H. (1994) Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. Journal of Zoology, 233(4), 631–648.

Inman, D.; Khosla, R.; Reich, R.; Westfall, D. G. (2008) Normalized Difference Vegetation Index and Soil Color-Based Management Zones in Irrigated Maize. Agronomy Journal, 100(1), 60.

Jezierski, W. (1977) Longevity and mortality rate in a population of wild boar. Acta Theriologica, vol. 22, n° 24, p. 337–348.

Keuling, O.; 12 co-auteurs. (2013) Mortality rates of wild boar Sus scrofa L. in central Europe. European Journal of Wildlife Research, vol. 59, n° 6, p. 805–814.

Koenig, W. D.; Knops, J. M. H. (2000) Patterns of Annual Seed Production by Northern Hemisphere Trees: A Global Perspective. The American Naturalist, 155(1):59-69.

Livesey, G.; Elia, M. (1988). Estimation of energy expenditure, net carbohydrate utilization, and net fat oxidation and synthesis by indirect calorimetry: evaluation of errors with special reference to the detailed composition of fuels. The American Journal of Clinical Nutrition, 47, 608–628.

Loe, L. E.; Bonenfant, C.; Mysterud, A.; Gaillard, J.-M; Langvatin, R.; Klein, F.; Calenge, C.; Ergon, T.; Pettorelli, N.; Stenseth, N.C. (2005) Climate predictability and breeding phenology in red deer: timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. Journal of Animal Ecology 2005 74, 579–588.

Malmsten, A.; Dalin, A-M. (2016) Puberty in female wild boar (*Sus scrofa*) in Sweden. Acta Veterinaria Scandinavica, vol. 58, n° 1, p. 55.

***Massei, G.; Genov, P. V.; Staines, B. W. (1996) Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area. Acta Theriologica, vol. 41, p. 307–320.**

Cet article donne la disponibilité des fruits forestiers en fonction des années de forte et de faible production.

Massei G.; 16 co-auteurs. (2015) Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. Pest management science, vol. 71, n° 4, p. 492–500.

Massei, G.; V. Genov, P. (2004) The environmental impact of wild boar. Galemys, vol. 16, no 1, p. 135-145.

Mauget, R. (1980) Régulations écologiques comportementales et physiologiques (fonction de reproduction) de l'adaptation du Sanglier, *Sus scrofa L.*, au milieu. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Tours.

Mauget, R. (1982) Seasonality of reproduction in the wild boar. Control of pig reproduction, p. 509–526.

McGraw, J. B.; Caswell, H. (1996) Estimation of Individual Fitness from Life-History Data. The American Naturalist, vol. 147, n° 1, p. 47–64.

Mitchell, A. D.; Conway, J. M.; Potts, W. J. (1996) Body composition analysis of pigs by dual-energy x-ray absorptiometry. Journal of Animal Science, vol. 74, n° 11, p. 2663–2671.

Morelle, K.; Lehaire, F.; Lejeune, P. (2013) Spatio-temporal patterns of wildlife-vehicle collisions Spatio-temporal patterns of wildlife-vehicle collisions in a region with a high-density road network. Nature Conservation 5(5):53-73.

Müller, E.; Moser, G.; Bartenschilager, H.; Geldermann, H. (2000) Trait values of growth, carcass and meat quality in Wild Boar, Meishan and Pietrain pigs as well as their crossbred generations. Journal of Animal Breeding and Genetics, vol. 117, n° 3, p. 189–202.

Nieto, R.; Rivera, M.; García, M. A.; Aguilera, J. F. (2002) Amino acid availability and energy value of acorn in the Iberian pig. Livestock Production Science, vol. 77, n° 2-3, p. 227–239.

Noblet, J.; Dourmad, J. Y.; Etienne, M. (1990) Energy utilization in pregnant and lactating sows: modeling of energy requirements. Journal of animal science, vol. 68, n° 2, p. 562–572.

Oja, R.; Kaasik, A.; Valdmann, H. (2014) Winter severity or supplementary feeding—which matters more for wild boar? Acta Theriologica, 59(4), 553–559.

Payne, P. R.; Waterlow, J. C. (1971). Relative Energy Requirements for Maintenance, Growth, and Physical Activity. The Lancet, 298, 210–211.

Pépin, D.; Spitz, F.; Janeau, G.; Valet, G. (1987) Dynamics of reproduction and development of weight in the wild boar (*Sus scrofa*) in South-west France. Zeitschrift für Säugetierkunde, vol. 52, n° 1, p. 21–30.

Quijada, R. P.; Bitsch, N. I.; Hodgkinson, S. M. (2012) Digestible energy content of pasture species in growing European wild boar (*Sus scrofa L.*). Journal of animal physiology and animal nutrition, vol. 96, n° 3, p. 421–427.

Rahmstorf, S.; Coumou, D. (2011) Increase of extreme events in a warming world. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(44), 17905–17909.

Rivero, J.; Hodgkinson, S. M.; López-Villalobos, N. (2013) Definition of the breeding goal and determination of breeding objectives for European wild boar (*Sus scrofa L.*) in a semi-extensive production system. Livestock Science, vol. 157, n° 1, p. 38–47.

Rothwell, N. J.; Stock, M. J. (1982). Effects of feeding a palatable 'cafeteria' diet on energy balance in young and adult lean (+/?) Zucker rats. The British Journal of Nutrition, 47, 461–471.

Rouse, J.W.; Haas, R.H. (1973). Monitoring vegetation systems in the great plain with ERTS. Third ERTS Symposium, 1, 309-317.

Sáez-Royuela, C.; Tellería, J. L. (1986) The increased population of the Wild Boar (*Sus scrofa L.*) in Europe. Mammal Review, vol. 16, n° 2, p. 97–101.

Sandom, C. J.; Hughes, J.; Macdonald, D. W. (2013) Rewilding the Scottish Highlands: Do Wild Boar, *Sus scrofa*, Use a Suitable Foraging Strategy to be Effective Ecosystem Engineers? Restoration Ecology, vol. 21, n° 3, p. 336–343.

Servanty, S.; Gaillard, J-M.; Allainé, D.; Brandt, S.; Baubet, E. (2007) Litter size and fetal sex ratio adjustment in a highly polytocous species: the wild boar. Behavioral Ecology, vol. 18, n° 2, p. 427–432.

***Servanty, S.; Gaillard, J-M.; Toïgo, C.; Brandt, S.; Baubet, E. (2009) Pulsed resources and climate-induced variation in the reproductive traits of wild boar under high hunting pressure. Journal of Animal Ecology, vol. 78, n° 6, p. 1278–1290.**

Cet article montre l'influence des ressources alimentaires sur la reproduction des individus et met notamment en évidence l'existence d'un seuil de poids minimum chez la laie.

Schley, L.; Dufrêne, M.; Krier, A.; Frantz, A. C. (2008) Patterns of crop damage by wild boar (*Sus scrofa*) in Luxembourg over a 10-year period. European Journal of Wildlife Research, vol. 54, n° 4, p. 589–599.

Skewes, O.; Morales, R.; González, F.; Lui, J.; Hofbauer, P.; Paulsen, P. (2008) Carcass and meat quality traits of wild boar (*Sus scrofas. L.*) with 2n=36 karyotype compared to those of phenotypically similar crossbreeds (2n=37 and 2n=38) raised under same farming conditions. 1. Carcass quantity and meat dressing. Meat science, vol. 80, n° 4, p. 1200–1204.

Tack, J. (2018) Wild Boar (*Sus scrofa*) populations in Europe: a scientific review of population trends and implications for management. European Landowners' Organization, Brussels, p. 56.

Teillaud, P. (1986) Stratégies alimentaires et statut social chez le sanglier en captivité. Behavioural Processes, vol. 12, n° 4, p. 327–347.

Toïgo, C.; Servanty, S.; Gaillard, J.M.; Brandt, S.; Baubet, E. (2008) Disentangling Natural From Hunting Mortality in an Intensively Hunted Wild Boar Population. The Journal of Wildlife Management, vol. 72, n° 7, p. 1532–1539.

Tucker, C. J. (1979) Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. Remote Sensing of the Environment, 8, 127–150.

Turner, M. G.; Wu, Y.; Romme, W. H.; Wallace, L. L. (1993) A landscape simulation model of winter foraging by large ungulates. Ecological Modelling, vol. 69, n° 3-4, p. 163–184.

Wallmo, O. C.; Carpenter L. H.; Regelin, W. L.; Gill, R. B.; Baker, D. L. (1977) Evaluation of Deer Habitat on a Nutritional Basis. Journal of Range Management, 30(2), 122.

Wu, G.; Bazer, F. W.; Johnson, G. A.; Herring, C.; Seo, H.; Dai, Z.; Wang, J.; Wu, Z.; Wang, X. (2017) Functional amino acids in the development of the pig placenta. Molecular Reproduction and Development, 84(9), 870–882.

Annexe

1. Paramétrisation de l'équation de la parabole de disponibilité des fruits forestiers

La courbe peut être approximée par une parabole de la forme $f(x) = a - (bx + c)^2$, avec a, b et c trois réels. On sait que le début de la disponibilité est toujours au même moment, c'est-à-dire septembre et est nulle d'où $f(0) = 0$ (1). La disponibilité est nulle douze mois après le début donc $f(12) = 0$ (2). Enfin, le maximum de disponibilité est à la moitié de la courbe, donnée extraite de la courbe de pourcentages des contenus stomacaux de l'article, donc $f(6) = 96{,}4$ (3) pour la productivité totale maximum. Donc,

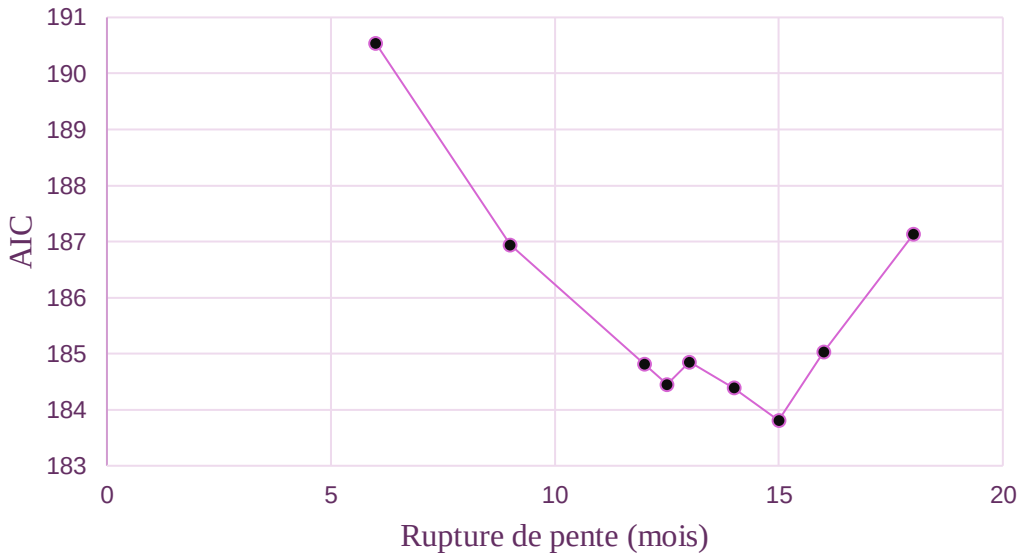
(1), $0 = a - (0 + c)^2$ donc que $\boldsymbol{c = -\sqrt{a}}$

(2) $0 = a - \left(12b - \sqrt{a}\right)^2$ donc $\boldsymbol{b = 1{,}642}$

(3) $f(6) = 96{,}4$ donc $\mathbf{a_{max}}$ **= 1,642**

L'aire sous la courbe est de la forme : $\int_0^{\frac{2\sqrt{a}}{b}} a - (bx - \sqrt{a})^2$ et vaut A_{max} = 117,98 quand la productivité est maximale. Pour déduire les valeurs de a pour chaque productivité, on considère que le rapport des aires sous les courbes équivaut au rapport des productivités, ainsi $\frac{A\,i}{A\,max} = \frac{productivité\ i}{productivité\ max}$, en sachant que $A\,\max = 117{,}98$ et $productivité\,\max = 0{,}9$ (moyenne des valeurs maximums de productivité dans les données de Cutini et collaborateurs, 2013).

2. Valeurs d'AIC pour les différents modèles en fonction du mois choisi comme rupture de pente



3. Grille d’entretien initiale

Zones touchées	Zones touchées de manière privilégiée
Problème central - sangliers	Quel est le problème central posé par les sangliers ? Observation de changements dans le temps • Augmentation de la population - Raisons • Reproduction : Fréquence de portées - Taille de portées • Dispersion • Alimentation : Changement d’alimentation A quoi cela est dû ? Effet du réchauffement climatique ? Impacts du sanglier : sur les cultures, autres : biodiversité, maladies (peste porcine africaine par exemple), collisions avec véhicules
Chasse - Agrainage	Chasse : efficacité - rôle de régulation des populations de sangliers Agrainage : effets positifs et négatifs - rôle de dissuasion - causes augmentation populations de sangliers
Acteurs concernés	Personnes/groupes de personnes concernés par le sanglier Regroupement de personnes : personnes de votre profession ou d’autres professions/acteurs ? Actions menées par ce regroupement Interactions avec les autres acteurs : Points d’accord et de désaccord. Manque de dialogue ?
Solutions	Solutions au problème (Clôtures, sanctions, réintroduction de prédateurs, piégeage, stérilisation, interdire l’agrainage?) Mise en place de ces solutions - qui, quelle échelle (locale, nationale)

4. Tableau récapitulatif des paramètres du modèle

Paramètre	Description	Valeur - Formule	Espèce concernée	Référence
m_m	Proportion de référence de la masse totale qui constitue la masse maigre	0,8	Ongulés	Turner et al., 1993
m_g	Proportion de référence de la masse totale qui constitue la masse grasse	0,2	Ongulés	Turner et al., 1993
m_{min}	Proportion minimale de la masse maigre avant d'entrainer la mort	0,7	Ongulés	Wallmo et al.,1977 deCalesta et al., 1975
E_m	Energie de maintenance d'une femelle	440 * masse^{0,75} en kJ	*Sus domesticus*	Dourmad et al., 2008
E_a	Energie liée à l'activité ($t_{activité}$) d'une femelle	0,3 * masse^{0,75} * $t_{activité}$ en kJ	*Sus domesticus*	Dourmad et al., 2008
$t_{activité}$	Temps d'activité moyen journalier d'un sanglier vivant dans une forêt	9h50	*Sus scrofa*	Mauget, 1980
t_{lact}	Durée pendant laquelle l'alimentation des marcassins est 100% lactée	15 jours	*Sus scrofa*	Teillaud, 1986
$\alpha_{lactation}$	Efficacité de lactation	0,72	*Sus domesticus*	Dourmad et al., 2008
$\alpha_{reductionlact}$	Réduction journalière des besoins énergétiques des marcassins assurés par la laie à partir de leur 3ème semaine après la naissance	$1 - \frac{age(t) - tlact}{Asevrage - tlact}$		
$\alpha_{reduction\ alim}$	Coefficient de réduction de l'apport d'énergie via l'alimentation pendant les deux premières semaines après la naissance	0,8		
$p_{placenta}$	Proportion de placenta à la naissance	15,1%	*Sus domesticus*	Wu et al., 2017
$M_{naissance}$	Masse totale à la naissance	1096 g	*Sus scrofa*	Baubet et al., 2009
D_{gest}	Durée de gestation	115 jours	*Sus scrofa*	Pépin et al., 1987

A_{mat}	Age à maturité sexuelle	5 mois	*Sus scrofa*	Gethöffer et al., 2007, Cellina 2008 et Malmsten et al., 2016
$M_{totmaturité}$	Poids total minimum d'une femelle pour atteindre la maturité sexuelle	30 kg	*Sus scrofa*	Servanty et al., 2009
$g_{refconception}$	Proportion de masse grasse minimum pour assurer la conception	13,5%	Ongulés	Finger (1981) Baber & Coblentz (1987)
D_{cycle}	Durée du cycle menstruel	21 jours	*Sus scrofa*	Comer et al., 2009
D_{ovul}	Jour du cycle où se produit le pic d'ovulation	2ème jour	*Sus scrofa*	Comer et al., 2009
$A_{sevrage}$	Age au sevrage	3 mois	*Sus scrofa*	Gundlach, 1968
α_{maigre}	Coefficient de conversion de masse maigre en énergie	20,9 kJ/g	Mammifères	Payne & Waterlow, 1971
α_{grasse}	Coefficient de conversion de masse grasse en énergie	39,5 kJ/g	*Homo sapiens*	Livesey & Elia, 1988
α_{stock}	Efficacité de stockage de la masse grasse	0,9	*Rattus norvegicus*	Rothwell & Stock, 1982
L	Longévité maximale en population naturelle	10 ans	*Sus scrofa*	Jezierski, 1977
$m^{ad>12}_{an}$ $m^{ad<12}_{an}$ m^{juv}_{an} m^{enf}_{an}	Probabilité de mortalité totale annuelle selon la classe d'âge (femelle de plus de 12 mois, femelle de moins de 12 mois, juvénile et enfant)	0,525 0,574 0,5675 0,5675	*Sus scrofa*	Toïgo et al., 2007
$p^{ad>12}_{jour}$ $p^{ad<12}_{jour}$ p^{juv}_{jour} p^{enf}_{jour}	Mortalité journalière totale selon la classe d'âge	0,001762598 0,001518697 0,00154983 0,00154983		
β	Coefficient de l'équation quadratique de croissance du fœtus	0,083 ($f(t)= \beta t^2$)		

N_{foetus}	Nombre de fœtus en fonction du poids de la laie	< 40 kg : 4 40 – 51 kg : 5 >51 kg : 6	*Sus scrofa*	Gamelon et al., 2013
A	Apport énergétique journalier maximal (sangliers de 37 kg nourris *ad libitum*)	22,3 MJ	*Sus scrofa*	Nieto et al., 2002
τ_{NDVI}	NDVI caractéristique de la fonction de conversion du NDVI en apport énergétique, calibré pour une femelle adulte de 60 kg	0,8		
τ_{FF}	Fruit forestier caractéristique de la fonction de conversion des fruits forestiers en apport énergétique, calibré pour une femelle adulte de 60 kg	0,4		
A_{NDVI}	Valeur de l'asymptote de la fonction de conversion du NDVI en apport énergétique	24 MJ		
A_{FF}	Valeur de l'asymptote de la fonction de conversion des fruits forestiers en apport énergétique	32 MJ		
E_{alim}	Fonction d'alimentation au jour t	$E_{FF}(FF(t)) + (1-FF(t)) * E_{NDVI}(NDVI(t))$		
Tc^{G}	Taux de croissance journalier des fœtus pendant la gestation	$Tc^{G}(t)= \beta((t+1)^2-t^2)$		
$Tc^{G}{}_{placenta}$	Taux de croissance journalier du placenta pendant la gestation	1,43 g/jour	*Sus scrofa*	Wu et al., 2017
$Tc^{<15}$	Taux de croissance journalier d'une femelle de moins de 15 mois	110 g/jour	*Sus scrofa*	Cellina, 2008
$Tc^{>15}$	Taux de croissance journalier d'une femelle de plus de 15 mois	30 g/jour	*Sus scrofa*	Cellina, 2008

ANNEXE 2 : Vulgarisation scientifique

1. Article de vulgarisation scientifique[3]

Nous répondons à la question de Camille, 8 ans, « Pourquoi l'être humain est-il plus évolué que les autres animaux ? ».

Co-écrit avec Axelle Delaunay, Jules Dezeure, Elise Huchard et Nikolaos Smit.

Tous les organismes présents sur Terre, dont les êtres humains, ne sont pas apparus tels qu'on les connaît aujourd'hui. Leurs formes actuelles sont le résultat de nombreux changements qui se sont accumulés au cours du temps : c'est ce qu'on appelle l'évolution des espèces.

Aujourd'hui, on pense que toutes les espèces descendent d'un unique organisme : on l'appelle LUCA, dont les initiales en anglais veulent dire « Dernier Ancêtre Commun Universel ». Ce lointain ancêtre aurait vécu il y a environ 3,5 milliards d'années puis ses descendants auraient progressivement donné naissance aux diverses lignées d'organismes que tu connais : les bactéries, les plantes, les animaux, etc. Tu es donc un cousin très éloigné du chêne !

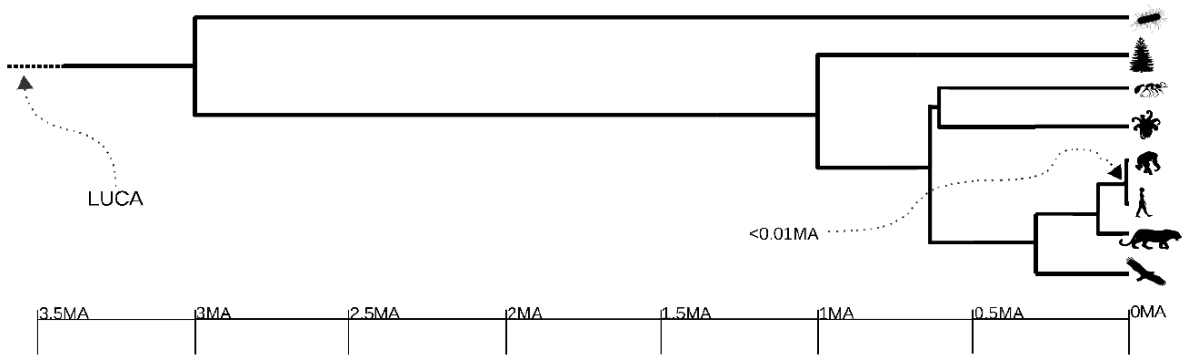


Figure 1 : Evolution des espèces actuelles depuis le "Dernier Ancêtre Commun Universel". MA: Milliards d'années. Silhouettes adaptées d'après Phylopic.

[3] Disponible sur : https://theconversation.com/camille-8-ans-pourquoi-letre-humain-est-il-plus-evolue-que-les-autres-animaux-151412

Mais comment une espèce évolue-t-elle ? A la naissance, les individus d'une même espèce ne sont pas tous identiques. Par exemple, imaginons que dans une population de singes, un individu naisse avec une forme de main différente qui lui permette de mieux grimper aux arbres : il pourra mieux se nourrir et s'abriter des prédateurs.

Cette main bizarre lui permettra de vivre plus longtemps, donc d'avoir plus de petits que les autres. Si ses petits héritent de la même main, ils vont eux-mêmes faire plus de petits avec une main bizarre, et ainsi de suite jusqu'à ce que tous les singes de cette forêt possèdent cette « différence ».

Cela s'appelle la sélection naturelle, et c'est le moteur de l'évolution. Petit à petit, lorsque deux populations se retrouvent séparées par un obstacle ou une distance infranchissable, de telles différences s'accumulent jusqu'à obtenir deux espèces distinctes.

Peut-on alors dire qu'une espèce est plus évoluée qu'une autre selon les différences qu'elle possède ? Non ! Le plus souvent, ces différences ne sont des avantages que dans certains environnements. Par exemple, savoir grimper aux arbres est avantageux en forêt, mais pas dans le désert. A force de s'adapter à la grande diversité d'environnements présents sur Terre, les lignées du passé se sont diversifiées en d'innombrables espèces, à l'origine de notre biodiversité. On ne peut donc pas dire qu'une espèce est plus évoluée qu'une autre, seulement qu'elle est mieux adaptée à son environnement.

Les humains seraient-ils donc les meilleurs car capables de s'adapter à tout type d'environnement ? Pas forcément. Par exemple, les fourmis d'Argentine sont aussi présentes presque partout sur Terre, et bien plus nombreuses que nous. C'est sans doute parce que, comme les humains, elles forment des sociétés complexes et ont trouvé des solutions astucieuses : par exemple, elles ont commencé à élever des pucerons des millions d'années avant que les humains ne fassent de même avec les vaches. En effet, elles protègent les pucerons de prédateurs tels que les coccinelles, et récupèrent en échange leur miellat, une sorte d'eau sucrée dont elles sont très gourmandes. Exactement comme le font les humains avec le lait !

D'autres espèces survivent là où aucun humain ne le pourrait, comme les minuscules tardigrades qui supportent des températures qui vont de -272 à +150°C, et même le vide spatial !

Mais les humains sont quand même une espèce à part, capable de parler, d'écrire, d'accumuler et de transmettre beaucoup d'information ou encore de construire des fusées : ne

sont-ils pas les plus intelligents ? Pas si sûr, car chaque jour, de nouvelles découvertes nous dévoilent d'extraordinaires capacités chez les autres espèces, qui partagent beaucoup des nôtres.

Par exemple, certains chimpanzés sont capables de mémoriser une suite de nombres si rapidement qu'ils battent tous les humains entraînés au même exercice (voir ici). Certains animaux possèdent des cultures, des systèmes de communication très efficaces, une capacité à se projeter dans le futur, ou encore de l'humour ; ils peuvent créer et manier des outils (comme les pieuvres), ressentir des émotions complexes comme la jalousie et le deuil, ou encore faire preuve d'une intelligence remarquable pour manipuler leurs congénères ou résoudre des problèmes complexes (comme les corbeaux).

Une chose est sûre, il est impossible de mesurer si une espèce est « plus évoluée » qu'une autre ! Chaque espèce possède des caractéristiques qui la rendent unique, et il nous reste encore beaucoup à apprendre sur les autres espèces. Qui sait, peut-être que toi aussi, un jour, tu feras des découvertes sur leurs étonnantes capacités ?

2. Séminaire OFB de mobilisation des scolaires

Sur invitation de l'Office Français de la Biodiversité, nous sommes intervenues lors d'un Webinaire de mobilisation des scolaires, en perspective du Congrès mondial de la nature de l'UICN à Marseille, sur la thématique de la préservation de la biodiversité (6 avril 2021).

Co-présenté avec Élise Huchard

Résumé de notre intervention :

Les primates constituent un groupe de mammifères particulièrement varié, comprenant des espèces aussi différentes que les gorilles, les ouistitis et même les humains ! Mais parmi toutes ces espèces, 66% sont menacées d'extinction. Pourtant, en prenant le temps de les observer, il devient évident que les primates ne sont pas si différents de nous, les humains : comme nous, ils ont une vie émotionnelle, intellectuelle et culturelle riche et complexe ! Dès lors, n'avons-nous pas le devoir de les sauver de l'extinction ?

ANNEXE 3 : Citations non retenues

Quelques citations collectées et non retenues pour la première page, mais que je souhaitais tout de même partager (ordre alphabétique) :

All models are wrong, but some are useful.
George Box

Science is wonderfully equipped to answer the question 'How?' but it gets terribly confused when you ask the question 'Why?'
Erwin Chargaff

Qu'est-ce qu'un scientifique après tout ? C'est un homme curieux qui regarde à travers un trou de serrure, le trou de serrure de la nature, essayant de savoir ce qui se passe.

Jacques-Yves Cousteau

Any fool can know. The point is to understand.

Albert Einstein

If we knew what it was we were doing, it would not be called research, would it?

Albert Einstein

Science is a way of thinking much more than it is a body of knowledge.

Carl Sagan

Même si la route fut pas perfect, ça fait du taf tout ça mis bout à bout.

Kool Shen

But I don't see myself as a woman in science. I see myself as a scientist.

Donna Strickland

La science est faite d'erreurs, mais d'erreurs qu'il est bon de commettre, car elles mènent peu à peu à la vérité.

Jules Verne