

## Changements environnementaux et déclin à long terme de la masse corporelle chez un mammifère Alpin

Mason et al. *Frontiers in Zoology* 2014, 11:69  
<http://www.frontiersinzoology.com/content/11/1/69>



FRONTIERS IN ZOOLOGY

RESEARCH

Open Access

### Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal

Tom HE Mason<sup>1\*</sup>, Marco Apollonio<sup>2</sup>, Roberta Chirichella<sup>2</sup>, Stephen G Willis<sup>1</sup> and Philip A Stephens<sup>1</sup>

#### Résumé

**Introduction** : Les changements climatiques et environnementaux ont entraîné des modifications importantes de la **taille corporelle**, notamment une diminution, chez divers groupes taxonomiques au cours des dernières décennies. Cette diminution pourrait avoir des répercussions considérables sur le fonctionnement des écosystèmes. À ce jour, la plupart des études suggèrent que les tendances temporelles observées en matière de taille, résultent indirectement du changement climatique, qui modifie la disponibilité et la qualité des ressources, affectant ainsi la capacité des individus à se procurer ces ressources et à croître.

**Résultats** : Nous étudions ici les changements frappants de la masse corporelle à long terme chez les jeunes chamois Alpins (*Rupicapra rupicapra*) au sein de trois populations voisines dans les Alpes Italiennes. Nous trouvons des preuves solides que l'augmentation de la densité de population et le réchauffement des températures au printemps et en été sont liés à la diminution de la masse. Nous ne trouvons aucune preuve que le moment ou la productivité des ressources aient été modifiés au cours de cette période.

**Conclusions** : Nous concluons qu'il est peu probable que les changements environnementaux aient induit indirectement des changements de taille corporelle par le biais d'effets sur la productivité des ressources ou la phénologie. Nous proposons plutôt que les changements environnementaux ont limité la capacité des individus à acquérir des ressources. Cela pourrait s'expliquer par une intensification de la concurrence et une **diminution du temps consacré** à la recherche de nourriture en raison des températures élevées. Nos résultats viennent étayer un ensemble croissant de preuves concernant la réduction à long terme de la taille corporelle et fournissent des informations précieuses sur les facteurs potentiels à l'origine de cette tendance. En outre, nous soulignons le potentiel d'une gestion appropriée, par exemple l'augmentation de la taille des prélèvements, pour contrer les effets du changement climatique sur la masse corporelle.

**Mots-clés** : Taille corporelle, Masse corporelle, Chamois, Changement climatique, Changement environnemental, Chasse, NDV, Densité de population, Température, Ongulés

## INTRODUCTION

Les changements climatiques et environnementaux ont eu des répercussions diverses sur les espèces, allant de la modification de leur répartition spatiale (par exemple [1]) à la modification du calendrier de leurs événements annuels (par exemple [2]). Récemment, l'attention s'est élargie pour inclure les impacts du changement climatique sur les caractéristiques du cycle biologique, l'état physique et les processus démographiques (par exemple [3-6]). Une généralité émergente est que les réponses au changement climatique comprennent des changements généralisés de la taille corporelle, en particulier des diminutions, qui pourraient avoir des effets négatifs prononcés sur le fonctionnement et la productivité des écosystèmes [7,8]. Des diminutions de la taille corporelle induites par le changement climatique ont été observées dans le passé, par exemple chez les grands ongulés au Pléistocène, et auraient conduit à l'extinction de certaines espèces [9].

Divers facteurs climatiques ont été proposés pour expliquer les récentes diminutions de la taille corporelle. Chez les ectothermes, on prévoit des taux métaboliques plus élevés dans les environnements plus chauds [10], de sorte que le changement climatique pourrait entraîner une diminution de la taille corporelle, à moins que les individus ne puissent augmenter leur taux d'apport alimentaire [8]. Chez les endothermes, conformément à la règle de Bergmann [11], il pourrait être avantageux d'être plus petit (et donc d'avoir un rapport surface/volume plus élevé) dans les environnements plus chauds, en raison d'un besoin réduit de conservation de la chaleur et d'un besoin accru de dissipation thermique [12]. Chez les mammifères et les oiseaux, des tendances intra-spécifiques entre la taille corporelle et la latitude [13,14] et la température [15,16] ont été observées, ce qui corrobore en partie cette théorie. **Cependant**, le facteur climatique le plus fréquemment cité pour expliquer la diminution de la masse corporelle est le lien indirect via les impacts climatiques sur la disponibilité des ressources, qui a été impliqué beaucoup plus fréquemment que tout autre mécanisme (revue dans [7]).

Les changements climatiques et environnementaux peuvent modifier le moment, la qualité et la quantité des ressources, affectant ainsi la vitesse à laquelle les individus acquièrent les ressources nécessaires à leur croissance et à leur stockage d'énergie, et finalement leur taille corporelle (par exemple [6,17]). Des processus non climatiques peuvent également entraîner des changements de taille corporelle et pourraient jouer un rôle parallèlement au changement climatique. Par exemple, dans les populations animales exploitées, la préférence des chasseurs pour les individus de plus grande taille peut entraîner une sélection en faveur d'une diminution de la taille corporelle [18,19].

Chez les ongulés, la masse corporelle est un indicateur important de la condition physique [20,21] et peut réagir rapidement aux changements environnementaux [6]. Une masse corporelle élevée est généralement associée à un succès reproductif élevé (par exemple, [22]) et à une meilleure survie (par exemple, [23]). À ce titre, les changements de masse corporelle peuvent avoir des effets importants sur la dynamique des populations [6,21]. Le lien indirect entre le climat, les ressources et la masse corporelle des ongulés est bien étudié et pourrait être fortement influencé par le changement climatique [24,25]. **Cependant**, les changements environnementaux pourraient également affecter directement la capacité des ongulés à acquérir des ressources, en particulier dans les environnements saisonniers, ce qui pourrait

entraîner des changements temporaires de la masse corporelle. Par exemple, les changements de densité de population peuvent modifier l'intensité de la compétition pour les ressources, affectant la capacité des individus à se nourrir et à croître [26,27]. D'autres taxons fournissent des preuves d'un lien entre la densité et les variations temporelles de la taille corporelle [28]. Au cours des dernières décennies, le réchauffement climatique a entraîné une modification de la couverture et de l'épaisseur de la neige dans certaines régions [29], modifiant ainsi les coûts de locomotion et de recherche de nourriture pour certaines espèces [30]. Chez les espèces Alpines, les températures élevées au printemps et en été peuvent provoquer un stress thermique, réduisant le temps que les individus peuvent consacrer à la recherche de nourriture [31]. En conséquence, nous proposons que, dans les zones Alpines fortement touchées par le réchauffement climatique [32], la réduction du temps consacré à la recherche de nourriture en raison de coûts thermorégulateurs plus élevés pourrait entraîner une réduction de la taille corporelle. Le changement climatique devrait entraîner des changements similaires dans les budgets d'activité dépendants de la température chez d'autres taxons [33,34]. En outre, des changements dans le comportement de recherche de nourriture induits par la température ont été détectés dans des études expérimentales [35].

Nous explorons ici les variations à long terme de la masse corporelle des juvéniles de trois populations voisines de chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*) dans les Alpes Italiennes. La condition physique des juvéniles d'ongulés est particulièrement sensible aux variations environnementales [25,26,36]. Cela s'explique en grande partie par le fait que les juvéniles investissent beaucoup dans leur croissance et non dans la reproduction, ce qui signifie que leur condition physique est très sensible à la disponibilité des ressources. Des conditions environnementales défavorables pendant la jeunesse peuvent freiner la croissance et entraîner une taille plus petite à l'âge adulte [6], ce qui pourrait avoir des implications importantes pour la dynamique des populations. Nous commençons par examiner s'il y a eu des changements cohérents et à long terme dans la masse corporelle des chamois entre les sexes et les populations.

Après avoir identifié l'existence de tendances temporelles dans la masse corporelle, nous cherchons à distinguer les différents facteurs à l'origine de ces tendances. Pour les raisons exposées ci-dessous (voir Méthodes), nous écartons le rôle de la sélection artificielle induite par la chasse. Par conséquent, motivés par les résultats examinés ci-dessus, nous cherchons à évaluer les preuves de **trois** facteurs plausibles de changement de taille corporelle :

1. Les changements climatiques induits par le climat dans la productivité ou la phénologie de la végétation, modifiant la qualité et la disponibilité des ressources.
2. Les changements climatiques induits par le climat dans le comportement, modifiant l'accès aux ressources.
3. Les changements dans la densité de population, modifiant la disponibilité des ressources par individus.

## METHODE

### Zone d'étude

La zone d'étude est située dans la province de Trente, dans les Alpes centrales-orientales Italiennes (46°02'N, 10°38'E), et s'étend sur trois districts de chasse au chamois : Adamello (superficie = 373 km<sup>2</sup>), Presanella (146 km<sup>2</sup>) et Brenta (263 km<sup>2</sup>). La zone est boisée jusqu'à la limite forestière, à environ 2 000 m d'altitude, au-dessus de laquelle elle se compose de

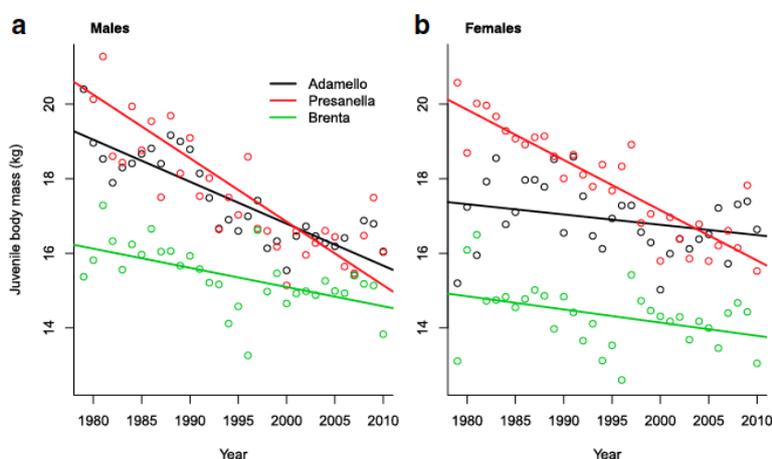
prairies alpines, d'affleurements rocheux, d'éboulis et de parois rocheuses ouvertes. L'altitude moyenne varie d'un district à l'autre, mais avec des chevauchements importants (altitude moyenne  $\pm$  SD : Adamello,  $1\,901 \pm 616$  m ; Presanella,  $2\,098 \pm 540$  m ; Brenta,  $1\,594 \pm 603$  m). L'Adamello et la Presanella se caractérisent par une végétation siliceuse pauvre en nutriments, tandis que la Brenta se caractérise par une végétation calcaire riche en nutriments [37]. En général, les prairies de l'Adamello et de la Presanella sont dominées par *Festuca scabriculum* et *Carex curvula*, tandis que celles de la Brenta sont composées de *Sesleria albicans* et *Carex firma*. Dans toute la zone d'étude, les prairies sont pâturées par de petits troupeaux d'animaux d'élevage (moutons, chèvres et vaches) pendant l'été, une pratique qui s'est maintenue à un niveau constant tout au long de la période d'étude. Plusieurs prédateurs potentiels du chamois étaient présents pendant l'étude, notamment une petite population stable d'ours bruns (*Ursus arctos*) dans le Brenta, un très petit nombre de lynx Eurasiens (*Lynx lynx*) et l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*). **Cependant**, la prédation sur le chamois est très rare dans cette région (communication personnelle, Parc naturel Adamello Brenta, province de Trente, Italie).

### Données sur la masse corporelle

Les chamois sont chassés chaque année entre la mi-septembre et la fin décembre. Les données ont été recueillies sur la masse corporelle éviscérée et le jour de l'abattage de 10 455 chamois Alpains d'un an ( $\approx 1,5$  an ; ci-après « juvéniles ») (5 762 mâles et 4 693 femelles), chassés entre 1979 et 2010 (voir le fichier supplémentaire 1 pour la répartition annuelle de la taille de l'échantillon). La chasse est fortement réglementée et le potentiel de sélection artificielle par les chasseurs est faible, car les chamois peuvent facilement détecter les chasseurs dans leur habitat principalement ouvert et s'enfuir à de très grandes distances [38,39]. De plus, rien n'indique que les chasseurs privilégient les individus de plus grande taille dans ces populations [8]. La pression de chasse sur les chamois d'un an varie selon les sites (proportion moyenne de chamois d'un an chassés pendant les années de recensement : mâles de l'Adamello,  $0,40 \pm 0,01$  ; femelles de l'Adamello,  $0,32 \pm 0,01$  ; mâles de la Presanella,  $0,32 \pm 0,01$  ; femelles de la Presanella,  $0,24 \pm 0,02$  ; mâles de la Brenta,  $0,37 \pm 0,01$  ; femelles de la Brenta,  $0,31 \pm 0,02$ ). Afin de tenir compte des variations intra-saisonnières de la masse corporelle, qui ne font pas l'objet de la présente étude, un modèle publié de variation saisonnière de la masse corporelle [38], qui tient compte des variations interannuelles, a été utilisé pour estimer la masse des juvéniles normalisée à un jour spécifique de l'année. Des estimations annuelles ( $n = 32$ ) de la masse corporelle moyenne des juvéniles ont été produites pour chaque sexe, au sein de chaque site, normalisées au jour 300 de l'année (27 octobre) (voir Figure 1). La masse corporelle a été estimée après la saison de croissance de la végétation (ci-après « saison de croissance ») car l'état corporel à ce moment-là aura été influencé par l'environnement printanier et estival, qui est considéré comme ayant une forte influence sur la masse corporelle des ongulés [40].

Une tendance temporelle négative claire de la masse corporelle a été observée chez tous les sexes et sur tous les sites (Figure 1). Afin d'examiner les facteurs à l'origine des écarts par rapport aux tendances à long terme (c'est-à-dire les années où la masse corporelle moyenne était particulièrement élevée ou faible, même compte tenu de la tendance), les séries chronologiques de la masse corporelle ont été détendancées en ajustant des modèles linéaires et en calculant les résidus. **Cependant**, la suppression de la tendance peut éliminer les

fluctuations à long terme liées aux tendances environnementales [41,42], qui nous intéressent particulièrement. Nous avons donc **modélisé** les données de masse corporelle afin d'examiner les facteurs à l'origine des tendances à long terme, ainsi que les résidus de masse corporelle afin d'examiner les facteurs à l'origine des écarts par rapport aux tendances.



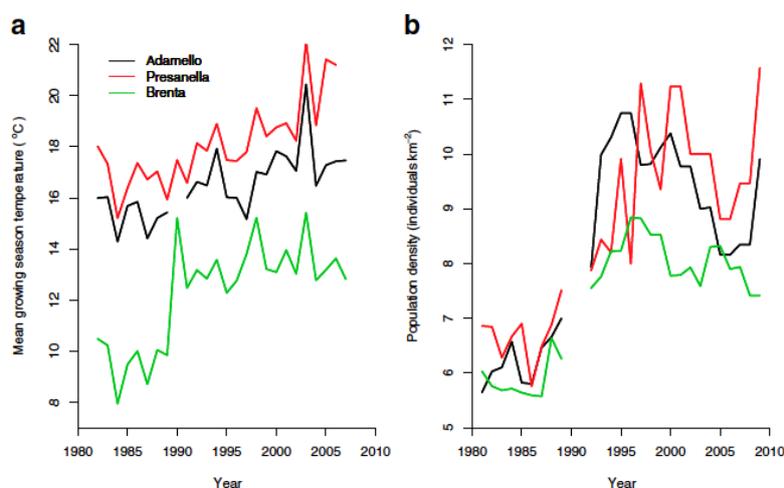
**Figure 1.** Tendances temporelles de la masse corporelle des juvéniles. Tendances temporelles à long terme de la masse corporelle des juvéniles mâles (a) et femelles (b) dans les trois sites étudiés entre 1979 et 2010. Les points représentent les estimations annuelles de la masse standardisée au jour 300 et les lignes droites correspondent aux tendances ajustées

### Données environnementales et démographiques

Divers facteurs climatiques et non climatiques peuvent influencer la masse corporelle des chamois. Les effets négatifs de la densité de population sur la masse sont courants chez les ongulés [26,27]. En l'absence de prédation naturelle, ces effets se manifestent généralement par une concurrence intra-espèce accrue lorsque la densité de population est élevée, ce qui entraîne une diminution de la consommation alimentaire par individu, en particulier pendant les périodes de pénurie alimentaire [43-45]. Afin d'étudier la dépendance à la densité de ces populations de chamois, des estimations de la densité de population spécifiques à chaque site ont été utilisées à partir des recensements de la population totale effectués en septembre de chaque année entre 1981 et 2009 (à l'exception de 1990 et 1991, dont les données ont été exclues de l'analyse). Chaque année, une série de recensements simultanés a été effectuée à partir de points d'observation situés dans différents blocs de chaque district de chasse. On a supposé que les estimations de la densité à cette période de l'année, reflétaient la densité de population au cours de la saison de croissance précédente.

Afin d'étudier un éventuel lien direct entre le climat et la masse corporelle, nous avons calculé des estimations annuelles spécifiques à chaque site de la température moyenne quotidienne pendant la saison de croissance entre 1982 et 2007 à partir des stations météorologiques situées en altitude dans chacun des trois sites étudiés (données fournies par le Bureau des prévisions et de l'organisation, Département de la protection civile et des infrastructures, province de Trente, Italie). Les différences d'altitude des stations météorologiques entre les sites ont contribué aux différences de température entre les sites (voir Figure 2a). **Cependant**, cela n'a pas affecté notre analyse, car les facteurs déterminants des tendances de la masse corporelle ont été examinés séparément pour chaque site et, en outre, les températures ont été normalisées au sein des sites, ainsi que tous les autres **prédicteurs** environnementaux (voir « Modélisation de la variation de la masse et des résidus de masse »).

Les limites de la saison de croissance ont été estimées à partir des données sur la couverture neigeuse, également fournies par les stations météorologiques situées sur chaque site.



**Figure 2.** Tendances temporelles de la densité de population et de la température moyenne pendant la saison de croissance. Variation à long terme a) de la température maximale quotidienne moyenne pendant la saison de croissance, entre 1982 et 2007, et b) de la densité de population, entre 1981 et 2009, dans l'Adamello (en noir), la Presanella (en rouge) et la Brenta (en vert). Les lacunes correspondent aux années pour lesquelles les données sont manquantes. Bien que les trois zones étudiées présentent des climats différents, certaines des différences de température observées entre les sites dans a) sont dues à la variation de l'altitude des stations météorologiques entre les zones

La saison de croissance a été définie comme la période comprise entre la fonte des neiges au printemps, lorsque la couverture neigeuse est réduite à 0% (ce qui se produit généralement entre fin mars et début mai), et les premières chutes de neige importantes de l'hiver qui entraînent un nouveau dépôt de neige au sol (ce qui se produit généralement entre début novembre et fin décembre).

Afin d'étudier l'effet de la productivité et de la phénologie de la végétation sur la masse, les données NDVI (indice de végétation par différence normalisée) ont été utilisées comme mesure de la productivité végétale, traitées par le groupe Global Inventory Modeling and Mapping Studies (GIMMS ; [46,47]). Ces données sont mondiales, avec une résolution de 0,07 degré (environ 8 km sur 8 km) et sont disponibles à intervalles de deux semaines entre 1982 et 2006 (ce qui limite légèrement la plage de données annuelles pour les analyses). Afin de se concentrer sur les types de végétation utilisés par les chamois pour se nourrir, tels que les prairies alpines et les zones à végétation clairsemée, seuls les pixels NDVI dominés par ces types de végétation ont été pris en compte. Pour ce faire, l'ensemble de données Corine Land Cover 2006 à une résolution de 100 m a été utilisé pour sélectionner uniquement les pixels NDVI de chaque site contenant moins de 25% de forêts de conifères. Comme chacun des trois sites comprenait un certain nombre de ces pixels NDVI, la moyenne NDVI de ces pixels a été calculée pour chaque période de quinze jours, au sein de chaque site. Des études antérieures ont mis en évidence un certain nombre de paramètres liés à la variation annuelle du NDVI comme étant importants pour la condition physique des ongulés (par exemple, [24,251]). Ici, nous cherchons à dériver des mesures NDVI de manière standardisée, malgré le bruit inhérent aux estimations NDVI causé par des facteurs tels que la couverture nuageuse, l'eau, la neige ou l'ombre [47]. Comme dans des études précédentes [49], nous avons utilisé une fonction lissée pour caractériser la variation du NDVI dans le temps au

cours d'une année donnée. La fonction suivante a été utilisée (voir le fichier supplémentaire 2 pour une illustration de la forme fonctionnelle) :

$$\bar{p}(s, y, t) = \alpha_{s,y} + (\beta_{s,y} - \alpha_{s,y}) \exp\left(-\frac{|t-t^*|^{z_{s,y}}}{\sigma_{s,y}}\right).$$

Ici,  $\bar{P}(s, y, t)$  est le NDVI prévu à la période  $t$  sur les sites  $s$  et pour l'année  $y$ ,  $\alpha_{s,y}$  et  $\beta_{s,y}$  sont respectivement le NDVI minimum et maximum sur les sites et pour l'année  $y$ ,  $\sigma_{s,y}$  est un paramètre lié à la largeur de la fonction et  $Z_{s,y}$  est un paramètre décrivant la forme de la fonction. La variation des données NDVI,  $p(s,y,t)$ , par rapport à la moyenne prédite était distribuée selon une loi bêta. Ainsi, la vraisemblance des paramètres du modèle,  $\theta_{s,y}$ , étant donné les données, paramétrées par  $\bar{P}(s,y,t)$  et le coefficient de dispersion  $\phi_{s,y}$ , est

$$L(\theta_{s,y}) = \prod_t \frac{\Gamma(a_{s,y,t} + b_{s,y,t})}{\Gamma(a_{s,y,t})\Gamma(b_{s,y,t})} p_{s,y,t}^{a_{s,y,t}-1} (1-p_{s,y,t})^{b_{s,y,t}-1},$$

où  $\Gamma(x)$  est la fonction gamma,  $a_{s,y,t} = \bar{P}_{s,y,t}/\phi_{s,y}$  et  $b_{s,y,t} = (1-\bar{P}_{s,y,t}/\phi_{s,y})$ . L'ajustement le plus parcimonieux a été identifié à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) [50,51].

Les relations ajustées les plus parcimonieuses entre la NDVI moyenne et le temps dans chaque année et chaque site ont été calculées. À partir de ces relations, quatre mesures NDVI, décrites ci-dessous, ont été calculées en rapport avec la productivité et la phénologie de la végétation. Les quatre mesures sélectionnées ont été mises en évidence comme étant importantes soit pour les jeunes chamois en particulier, soit pour d'autres espèces d'ongulés [47,52]. Auparavant, les changements climatiques dans les conditions de croissance printanière [53] avaient été associés à une masse corporelle plus élevée chez les jeunes ongulés, y compris les chamois [52], en raison de saisons de croissance plus longues et d'une meilleure qualité de la végétation [24]. **Cependant, les printemps plus chauds ont également été associés à des effets négatifs sur la masse corporelle, car les températures plus élevées entraînent une accélération du verdissement de la végétation et, par conséquent, une période plus courte d'accès à la végétation émergente riche en nutriments associée au début du printemps** [25,54].

Ici, les quatre paramètres suivants ont été utilisés : taux maximal de verdissement printanier, durée de la saison de croissance, NDVI maximal et NDVI total pendant la saison de croissance. Le taux maximal de verdissement printanier ( $\text{NDVI}_{\text{rate}}$ ) a été calculé comme la dérivée première maximale de  $\bar{P}_{s,y}(t)$  (c'est-à-dire le taux maximal d'augmentation du NDVI). La durée de la saison de croissance ( $\text{NDVI}_{\text{dur}}$ ) a été calculée comme la durée entre la dérivée seconde maximale de  $\bar{P}_{s,y}(t)$  (date de début de la saison de croissance, lorsque le taux d'augmentation du NDVI est à son maximum) et la dérivée seconde minimale de  $\bar{P}_{s,y}(t)$  (date de fin de la saison de croissance, lorsque le NDVI diminue le plus rapidement). Le NDVI maximal ( $\text{NDVI}_{\text{max}}$ ) a été calculé comme la valeur maximale de  $\bar{P}_{s,y}(t)$  et le NDVI total de la saison de croissance (INDI) comme l'intégrale de  $\bar{P}_{s,y}(t)$  dans les limites de la saison de croissance. Une illustration du calcul de ces paramètres est présentée dans le Fichier supplémentaire 2.

## Modélisation de la variation de la masse et des résidus de masse

Les prédictors environnementaux ont été normalisés par transformation-Z au sein de chaque site, comme suit :  $Z_{s,y} = (x_{s,y} - \bar{x}_s) / \sigma_s$ , où  $Z_{s,y}$  est un prédictor transformé en Z dans l'année  $y$  et le site  $s$ ,  $x_{s,y}$  est le prédictor non transformé,  $\bar{x}_s$  est la moyenne spécifique au site de ce prédictor et  $\sigma_s$  est l'écart type spécifique au site. Des modèles linéaires généraux ont été ajustés pour examiner la variation de la masse corporelle et des résidus de masse corporelle à l'aide de la version 2.12.0 de R [55]. On pense que la qualité phénotypique des juvéniles est fortement influencée par des effets environnementaux différés [40]. Ainsi, les facteurs environnementaux différés [56,57], qui affectent la disponibilité et l'accessibilité des ressources pour les mères, ainsi que la densité de population [36,58], qui affecte l'intensité de la compétition pour les ressources, peuvent être de forts prédictors de la masse corporelle des juvéniles. Afin de tenir compte des effets environnementaux différés sur la masse des juvéniles, les données relatives à la densité, à la température et à l'INDVI ont été utilisées non seulement pour l'année  $y$  (année où une cohorte a été capturée), mais aussi pour l'année  $y-1$  (année de naissance d'une cohorte). Les modèles ont été ajustés avec toutes les combinaisons biologiquement significatives possibles de densité de population, d'INDVI<sub>rate</sub>, d'INDVIDus, d'INDVI<sub>max</sub>, d'INDVI et de température, pour les années  $y$  et  $y-1$ . Les modèles ont été considérés avec des interceptions identiques ou différentes pour les mâles et les femelles. Sur chaque site, plusieurs prédictors étaient fortement corrélés (coefficients de corrélation de Pearson  $\geq 0,6$ ), par exemple NDVI<sub>dur</sub> avec INDVI, et la densité avec la densité <sub>$y-1$</sub> . Afin d'éviter les problèmes de multicollinéarité, les prédictors fortement corrélés n'ont pas été autorisés dans le même modèle (mais ont été autorisés séparément). Compte tenu de la plage temporelle des prédictors et afin d'utiliser la même plage temporelle de données dans chaque modèle, les données ont été utilisées pour les 19 années comprises entre 1983 et 2006, à l'exclusion des années 1990, 1991 et 1992, pour lesquelles les estimations de la densité et/ou de la densité <sub>$y-1$</sub>  ne sont pas disponibles (aucun recensement de population n'a été effectué en 1990 et 1991). Afin d'identifier les modèles les plus parcimonieux, nous avons utilisé le processus de sélection de modèles en deux étapes suggérées par Richards [51]. Tout d'abord, tous les modèles dont l'AIC était inférieur à six unités par rapport à l'AIC le plus petit calculé ont été sélectionnés (c'est-à-dire  $\Delta AIC \leq 6$ ). Ensuite, afin d'éliminer les modèles trop complexes, nous avons écarté ceux dont l'AIC était supérieur à celui de tout modèle imbriqué plus simple. Afin d'étudier les effets environnementaux potentiels spécifiques au sexe, nous avons testé les termes d'interaction entre les sexes avec tous les prédictors dans les modèles du jeu de modèles le plus performant de chaque site. Pour évaluer l'importance relative des différents prédictors, nous avons calculé les coefficients moyens du modèle d'Akaike à partir de tous les modèles du jeu de modèles le plus performant de chaque site [50]. Comme nous voulions comparer la variation de l'importance relative des prédictors entre les sites, les coefficients moyens du modèle ont été transformés au sein de chaque site. Cela a permis de normaliser les coefficients de différents sites à la même échelle, ce qui a facilité la comparaison des effets les plus importants entre les sites.

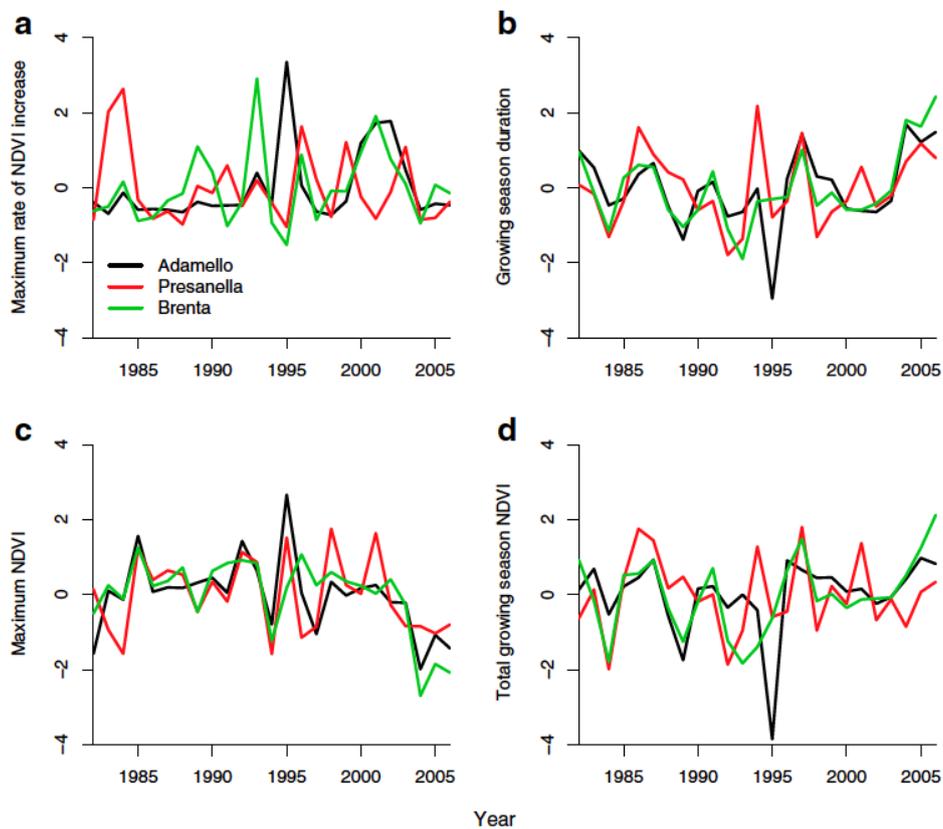
Tableau 1. Ensemble des modèles de masse corporelle les plus parcimonieux

Site	Temp <sub>y</sub>	Temp <sub>y-1</sub>	Dens <sub>y</sub>	Dens <sub>y-1</sub>	NDVI <sub>dur,y</sub>	NDVI <sub>dur,y-1</sub>	INDVI <sub>y</sub>	INDVI <sub>y-1</sub>	NDVI <sub>max,y</sub>	NDVI <sub>max,y-1</sub>	NDVI <sub>rate,y</sub>	NDVI <sub>rate,y-1</sub>	Sex	K	R <sup>2</sup>	ΔAIC	Weight
Adamello	<b>-0.42</b>	<b>-0.21</b>	<b>-0.61</b>				<b>-0.18</b>				<b>0.22</b>		<b>0.32</b>	<b>8</b>	<b>0.78</b>	<b>0.0</b>	<b>0.24</b>
	-0.35	-0.19	-0.60			-0.21	-0.13						0.32	8	0.77	0.7	0.17
	-0.39	-0.18	-0.57			-0.21							0.32	7	0.76	1.8	0.10
	-0.42	-0.21	-0.61				-0.18				0.22		7	0.75	2.4	0.07	
	-0.35	-0.19	-0.60			-0.21	-0.13						7	0.75	3.0	0.05	
	-0.39		-0.68			-0.22	-0.12						0.32	7	0.75	3.3	0.05
	-0.47		-0.69				-0.17					0.21	0.32	7	0.75	3.6	0.04
	-0.39	-0.16	-0.56					-0.18					0.32	7	0.75	3.6	0.04
	-0.46	-0.20	-0.55								0.18		0.32	7	0.75	3.7	0.04
	-0.38		-0.67				-0.13	-0.20					0.32	7	0.74	3.7	0.04
	-0.39	-0.18	-0.57			-0.21							6	0.73	3.9	0.03	
	-0.42		-0.65			-0.22							0.32	6	0.73	3.9	0.03
	-0.42		-0.64					-0.20					0.32	6	0.73	4.7	0.02
	-0.39		-0.68			-0.22	-0.12						6	0.72	5.3	0.02	
	-0.47		-0.69				-0.17					0.21	6	0.72	5.5	0.02	
	-0.39	-0.16	-0.56					-0.18					6	0.72	5.5	0.02	
	-0.46	-0.20	-0.55								0.18		6	0.72	5.6	0.01	
-0.42		-0.65			-0.22							5	0.71	5.6	0.01		
Presanella	<b>-0.58</b>	<b>-0.27</b>	<b>-0.53</b>		<b>0.28</b>				<b>-0.17</b>	<b>0.19</b>			<b>-0.41</b>	<b>9</b>	<b>0.83</b>	<b>0.0</b>	<b>0.36</b>
	-0.59	-0.25	-0.58		0.19				-0.14				-0.41	8	0.81	1.7	0.15
	-0.57	-0.27	-0.51		0.26						0.16		-0.41	8	0.81	1.9	0.14
	-0.58	-0.26	-0.55		0.18								-0.41	7	0.80	2.3	0.11
	-0.52	-0.26	-0.63						-0.14				-0.41	7	0.80	3.4	0.07
	-0.51	-0.26	-0.60										-0.41	6	0.78	3.7	0.06
	-0.67		-0.63		0.19								-0.41	6	0.78	4.8	0.03
	-0.58	-0.26	-0.55		0.18								6	0.78	5.1	0.03	
	-0.63		-0.66				0.16						-0.41	6	0.77	5.6	0.02
	-0.62		-0.70						-0.14				-0.41	6	0.77	5.8	0.02
	-0.61		-0.68										-0.41	5	0.76	5.9	0.02
Brenta	<b>-0.40</b>						<b>0.43</b>		<b>0.21</b>		<b>0.13</b>		<b>1.06</b>	<b>7</b>	<b>0.69</b>	<b>0.0</b>	<b>0.24</b>
	-0.32						0.38		0.27		-0.11		1.06	7	0.69	0.1	0.23
	-0.34						0.38		0.25				1.06	6	0.67	0.1	0.23
			-0.34				0.34		0.22				1.06	6	0.66	1.1	0.14
				-0.32			0.36		0.21				1.06	6	0.65	2.8	0.06
	-0.44						0.41					0.20	1.06	6	0.65	3.3	0.05
			-0.37				0.29						1.06	5	0.62	4.6	0.02
	-0.37						0.34						1.06	5	0.61	5.4	0.02
				-0.36			0.32						1.06	5	0.60	5.9	0.01

Ensemble de modèles de référence contenant des modèles dont le  $\Delta AIC$  est  $\leq 6$  et inférieur à toutes les versions imbriquées plus simples [51]. Le nombre de paramètres dans chaque modèle (K), les valeurs  $R^2$ , les  $\Delta AIC$  et les poids des modèles d'Akaike sont indiqués. Le modèle le plus parcimonieux pour chaque site est affiché en gras. « Sexe » représente les interceptions spécifiques au sexe.

## RESULTATS

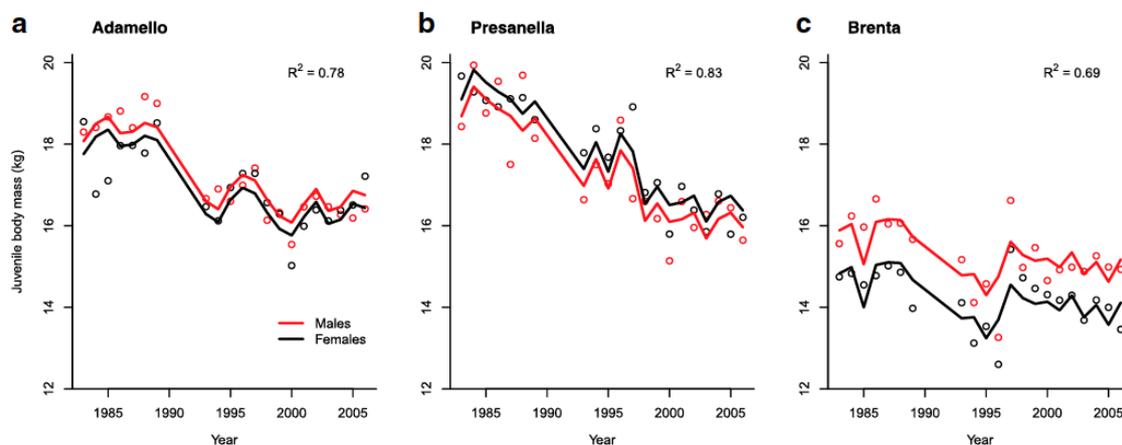
La masse corporelle des jeunes chamois a fortement diminué entre 1979 et 2010 dans les trois populations (Figure 1). L'ampleur de cette diminution a varié considérablement selon les sexes et les sites, mais la diminution de la masse des mâles a été plus prononcée que celle des femelles dans tous les sites (pentes des tendances temporelles de la masse  $\pm$  SE : mâles d'Adamello,  $-0,11 \pm 0,01$  ; femelles d'Adamello,  $-0,03 \pm 0,02$  ; mâles de Presanella,  $-0,17 \pm 0,02$  ; femelles de Presanella,  $-0,13 \pm 0,01$  ; mâles de Brenta,  $-0,05 \pm 0,01$  ; femelles de Brenta,  $-0,04 \pm 0,01$ ). Les baisses ont été moins prononcées à Brenta que dans les deux autres sites. Entre 1982 et 2007, toutes les stations ont connu une augmentation spectaculaire des températures pendant la saison de croissance (Figure 2a). Au cours de la même période, les trois populations ont vu leur densité augmenter considérablement, pour atteindre un pic au milieu des années 1990 avant de reculer légèrement ces dernières années (Figure 2b). Cette croissance coïncide avec la mise en place de contrôles plus stricts de la chasse dans la région (notamment l'augmentation du nombre de gardes forestiers et un système de quotas plus strictement appliqué). En revanche, aucune tendance à long terme prononcée n'a été observée dans les quatre indicateurs NDVI entre 1982 et 2006, bien que les saisons de croissance aient eu tendance à être plus longues (Figure 3b) et plus productives (Figure 3d) entre 2004 et 2006.



**Figure 3.** Variation temporelle des paramètres NDVI normalisés. Variation à long terme **a)** du taux maximal d'augmentation du NDVI ( $NDVI_{rate}$ ), **b)** de la durée de la saison de croissance ( $NDVI_{dur}$ ), **c)** du NDVI maximal ( $NDVI_{max}$ ) et **d)** du NDVI total pour la saison de croissance (INDVI) entre 1982 et 2006 à Adamello (noir), Presanella (rouge) et Brenta (vert)

Les modèles de masse corporelle les plus parcimonieux correspondent bien aux données observées (Tableau 1, Figure 4) ( $R^2$ : Adamello, 0,78 ; Presanella, 0,83 ; Brenta, 0,69). En comparaison, les modèles résiduels de masse corporelle étaient moins bien ajustés ( $R^2$ : Adamello, 0,44 ; Presanella, 0,13 ; Brenta, 0,36 ; voir Fichier supplémentaire 3) ; nos conclusions se concentrent donc sur les modèles qui décrivent les changements à long terme de la masse corporelle, plutôt que sur ceux qui visent à expliquer les variations autour de la tendance à long terme. La température, la densité et le NDVI semblent tous jouer un rôle dans la description de la variation à long terme de la masse corporelle des juvéniles (Tableau 1, Figure 5). Au sein de chaque site, l'ensemble des meilleurs modèles de masse corporelle comprend un certain nombre de modèles très proches les uns des autres (Tableau 1), mais des tendances claires et cohérentes entre les sites sont illustrées par la moyenne des modèles (Figure 5). La température et/ou la densité ont les effets négatifs les plus marqués sur la masse dans tous les sites (Figures 5 et 6). En outre, les effets négatifs importants de la température et de la densité au cours de l'année en cours sont présents dans tous les meilleurs modèles d'Adamello et de Presanella (Tableau 1), ce qui confirme ces effets. Un effet négatif légèrement plus faible de la température décalée apparaît dans la plupart des meilleurs modèles pour ces sites. À Brenta, certains éléments indiquent un effet négatif de la température, qui apparaît dans les trois meilleurs modèles de ce site, mais aucun effet de la densité n'a été mis en évidence. Bien que les baisses de masse soient systématiquement plus importantes chez les mâles que chez les femelles (Figure 1), nous n'avons trouvé aucune preuve d'interaction entre le sexe et les prédicteurs environnementaux, ce qui suggère qu'il n'y a pas de différences marquées dans l'ampleur des effets environnementaux sur la masse

corporelle entre les mâles et les femelles. L'absence de preuves d'effets spécifiques au sexe pourrait s'expliquer par la période légèrement restreinte des données utilisées dans l'analyse.



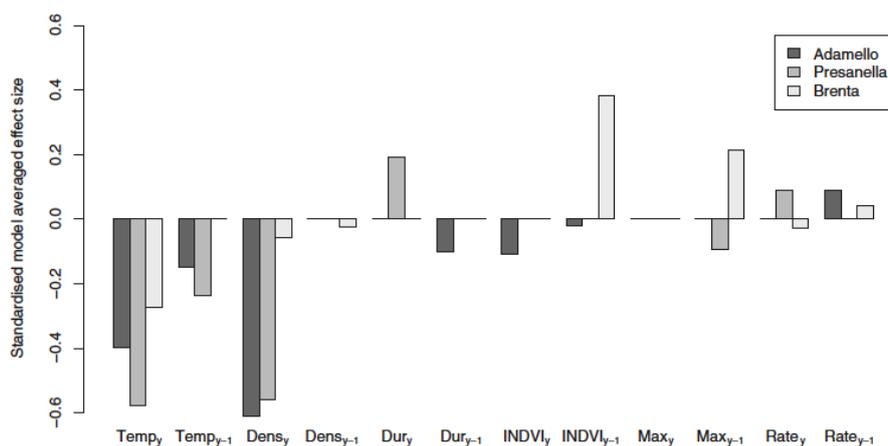
**Figure 4.** Variation temporelle de la masse corporelle observée et estimée chez les juvéniles. Estimations de la masse corporelle des juvéniles à partir des meilleurs modèles pour les mâles (en rouge) et les femelles (en noir) et données observées sur la masse corporelle à **a**) Adamello, **b**) Presanella et **c**) Brenta. Les lignes représentent les estimations et les points les données observées pour les années utilisées dans la modélisation (c'est-à-dire les années pour lesquelles il n'y a pas de données manquantes pour aucun prédicteur).  $R^2$  indiqué.

Les effets modélisés du NDVI sont beaucoup plus faibles que ceux de la densité et de la température, et sont généralement positifs (Tableau 1, Figure 5). Seule la Brenta présente des preuves solides d'une influence de la productivité et de la phénologie de la végétation ; un effet positif fort et décalé de l'INDVI est présent dans tous les meilleurs modèles et il existe certaines preuves d'un effet positif décalé du NDVI maximal.

Dans l'Adamello et la Presanella, les effets du NDVI sont généralement plus faibles et incohérents, bien qu'il existe certaines preuves d'un effet positif des longues saisons de croissance dans la Presanella et, de manière surprenante, d'un effet négatif de l'INDVI dans l'Adamello.

## DISCUSSION

Une baisse prononcée de la masse corporelle à long terme a été observée dans les trois populations. Les modèles de masse corporelle des juvéniles ont bien expliqué ces baisses (Figure 4). **Cependant**, les mauvaises performances des **modèles résiduels** montrent que les écarts par rapport aux tendances générales (c'est-à-dire les années où les juvéniles sont particulièrement lourds ou particulièrement légers par rapport à la tendance) ne peuvent pas être expliqués avec autant de précision. **Les baisses de masse semblent être étroitement liées à l'augmentation des températures pendant la saison de croissance et à la densité de population** ; la température et/ou la densité ont les effets négatifs les plus marqués sur la masse corporelle et les écarts par rapport à la tendance annuelle dans tous les sites (Tableau 1, Figure 5). **En comparaison, rien n'indique que la productivité ou la phénologie de la végétation aient un effet négatif important sur la masse corporelle, ce qui suggère que les baisses de masse corporelle n'ont pas été influencées par les changements de végétation tels qu'indiqués par l'indice NDVI.** Nos résultats offrent un contraste intéressant avec la majorité des études menées à ce jour, qui ont impliqué les changements dans la disponibilité et la qualité de la nourriture comme cause la plus probable du déclin de la taille corporelle [7].

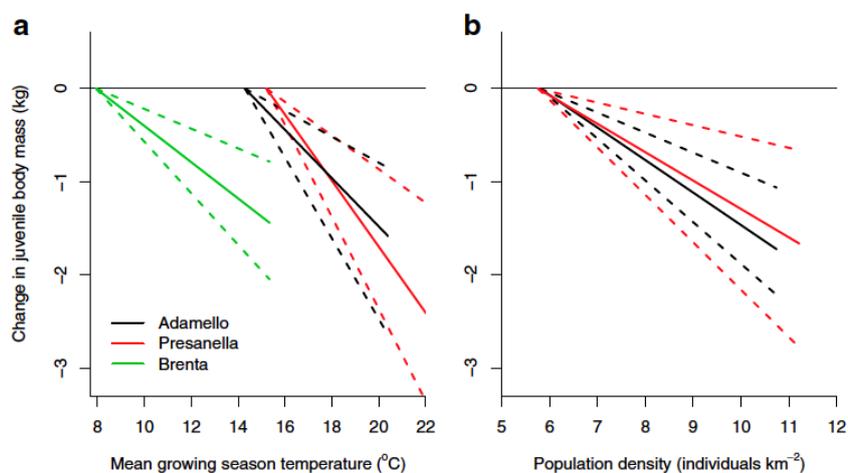


**Figure 5.** Grandeurs moyennes standardisées des effets prédictifs du modèle. Coefficients prédictifs standardisés moyens du modèle d'Akaike calculés à partir de tous les modèles de masse corporelle dans l'ensemble des meilleurs modèles pour chaque site (voir le Tableau 1 pour le tableau complet de sélection des modèles).

La température pendant la saison de croissance semble être fortement liée au déclin de la masse dans les trois populations (Tableau 1, Figures 5 et 6). Cependant, malgré un changement significatif de la température (Figure 2a), il n'y a pas eu de changement cohérent dans la productivité ou la phénologie de la végétation (Figure 3). De plus, il n'existe aucune relation entre la température et les mesures NDVI. Nous ne trouvons donc aucune preuve de notre première hypothèse concernant le facteur à l'origine du changement de masse : que le changement climatique a affecté la masse corporelle par le biais de ses effets sur la productivité des ressources ou la phénologie. Nos résultats corroborent plutôt notre deuxième hypothèse : que le changement climatique pourrait affecter directement le comportement ou la physiologie des chamois, limitant ainsi leur capacité à acquérir des ressources. Chez un autre ongulé Alpin, le bouquetin (*Capra ibex*), des températures supérieures à 15-20°C entraînent une gêne thermique chez les mâles, réduisant le temps qu'ils peuvent consacrer à la recherche de nourriture [31]. Chez les ongulés, les changements de comportement, tels que la réduction du temps consacré à la recherche de nourriture, jouent un rôle important dans la thermorégulation, car ils peuvent être plus efficaces sur le plan énergétique que la thermorégulation autonome [60,61].

Les températures quotidiennes plus élevées au printemps et en été ont peut-être conduit les jeunes chamois à passer plus de temps à se reposer et moins de temps à se nourrir que par le passé, réduisant ainsi leur capacité à stocker des réserves d'énergie et à investir dans leur croissance. En effet, comme de nombreux ongulés, les chamois réduisent leur activité alimentaire pendant les périodes les plus chaudes de la journée [62]. De plus, les chamois passent moins de temps à se nourrir lorsqu'il fait plus chaud, indépendamment de l'heure de la journée [63]. Nos résultats suggèrent que la température affecte la capacité des juvéniles à acquérir des ressources par eux-mêmes plutôt que par le biais d'effets différés sur leurs mères (Figure 5). Il est possible que les juvéniles d'ongulés soient plus sensibles aux températures élevées en raison de leurs besoins métaboliques relatifs plus élevés que ceux des adultes [64,65]. Bien que nous n'ayons trouvé aucune preuve d'effets environnementaux spécifiques au sexe sur la masse corporelle, le fait que la baisse de masse chez les juvéniles mâles soit systématiquement plus prononcée que chez les femelles (Figure 1) suggère que, même chez une espèce d'ongulés relativement monomorphes, une phase de croissance plus

exigeante sur le plan énergétique pourrait rendre les mâles plus sensibles aux facteurs de stress environnementaux [20].



**Figure 6.** Effets modélisés de la température et de la densité de population sur la masse corporelle des juvéniles. Effets modélisés **a)** de la température moyenne pendant la saison de croissance et **b)** de la densité de population sur la variation de la masse corporelle des juvéniles depuis 1983 à Adamello (noir), Presanella (rouge) et Brenta (vert). Les lignes pleines représentent les prévisions du modèle de masse corporelle le plus parcimonieux pour chaque site, les autres prédicteurs étant fixés à leurs valeurs moyennes. Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95% calculés à partir de 1 000 répliques bootstrap [59].

La densité de population semble également être fortement liée à la diminution de la masse chez les jeunes chamois, ce qui confirme notre troisième hypothèse : les changements de densité affectent la disponibilité des ressources par individu (Tableau 1, Figures 5 et 6). Les populations étudiées ont considérablement augmenté suite à la mise en place de contrôles plus stricts de la chasse. En conséquence, l'intensification de la compétition intraspécifique pour les ressources a pu entraîner une diminution des taux de consommation alimentaire par individu. En outre, le changement climatique a peut-être affecté la survie ou la fécondité des chamois, contribuant ainsi à la croissance de leur population. Une dépendance de la masse corporelle à la densité a été observée chez diverses espèces d'ongulés (par exemple [27,36,66]) et même spécifiquement chez les jeunes chamois [52].

Aux latitudes élevées et dans les régions Alpines, cet effet est plus susceptible de se manifester en hiver, lorsque la couverture neigeuse réduit la disponibilité du fourrage et augmente sa fragmentation, ce qui entraîne des niveaux plus élevés d'interactions agonistiques entre les individus [67,68]. Il est également possible que la dépendance à la densité soit médiée par le surpâturage ; toutefois, aucun changement du NDVI compatible avec le surpâturage, tel qu'une diminution du NDVI maximal ou de l'INDVI [69], n'a été détecté. Le surpâturage peut également favoriser la colonisation d'espèces tolérantes au pâturage et moins appétentes [70], ce qui pourrait ne pas entraîner de changements détectables dans la productivité. Toutefois, de tels changements ne modifieraient pas notre conclusion selon laquelle l'augmentation de la densité semble avoir influencé la masse corporelle par le biais de changements dans la disponibilité des ressources par individu. Comme pour la température, l'effet de la densité au cours de l'année de tir semble le plus important (Figure 5), ce qui suggère que la compétition pour le fourrage après le sevrage, plutôt que l'influence différée de la compétition sur les mères l'année précédente, a une influence plus forte sur la masse des juvéniles. En effet, la compétition intraspécifique pour les ressources est très susceptible d'entraîner le déplacement des individus subordonnés, tels que les juvéniles, hors des zones

d'alimentation [71-73]. Auparavant, l'importance des effets différés sur l'état des juvéniles avait été soulignée (par exemple [56,58]). **Cependant**, nos résultats sont cohérents avec des travaux récents sur les chamois juvéniles, qui montrent que les conditions environnementales au cours de la **deuxième année** de vie, qui influencent la capacité des juvéniles à acquérir directement des ressources, ont un effet important sur l'investissement dans la croissance et le stockage d'énergie [37,52]. Seule la population de Brenta ne présente aucun signe de dépendance à la densité en termes de masse corporelle (**Figures 5 et 6**). Brenta est une région calcaire qui abrite une communauté végétale plus riche en nutriments [74], de sorte que la disponibilité du fourrage pourrait être moins limitante ici que dans les autres populations. Un régime de chasse maintenant cette population en dessous de sa capacité de charge et limitant l'effet de la compétition pour les ressources sur la masse pourrait également contribuer au déclin moins prononcé observé à Brenta (**Figure 1**).

Il n'y a pas de preuve d'un rôle important de la productivité ou de la phénologie de la végétation dans les déclin de masse à long terme observés (**Tableau 1, Figure 5**). Étant donné que le NDVI n'est qu'un indicateur de la productivité de la végétation, il est possible que d'autres changements dans la qualité et la phénologie de la végétation aient eu un effet plus important que celui suggéré ici. **Comme pour le surpâturage, il est possible que les températures plus élevées au printemps et en été entraînent une augmentation de l'abondance d'espèces moins appétissantes** [75], **ou une réduction de la teneur en protéines des espèces présentes** [76], changements que le NDVI pourrait ne pas détecter. Bien qu'elles ne semblent pas jouer un rôle important dans le déclin de la masse, certaines données indiquent que la productivité et la phénologie de la végétation influencent la variation de la masse corporelle des juvéniles. C'est particulièrement le cas dans la zone calcaire de Brenta, où il existe des preuves solides que les saisons de croissance productives (en termes d'INDVI et de NDVI maximal) ont des effets positifs sur la masse corporelle des juvéniles (**Tableau 1, Figure 5**). Ces résultats concordent avec ceux obtenus dans une autre zone calcaire Alpine, où de longues saisons de croissance ont été associées à une masse corporelle plus élevée chez les jeunes chamois [52]. **Dans notre étude, il est intéressant de noter que l'importance relative des facteurs environnementaux varie entre des zones voisines qui ne diffèrent principalement que par leur substrat géologique.** Ces différences peuvent s'expliquer par le fait que la végétation calcaire, bien que plus riche en nutriments, varie davantage en qualité en réponse aux variations environnementales que la végétation siliceuse [74,77]. Il a déjà été démontré que la variation du **substrat** dans la zone étudiée influe sur les différences en matière de stratégie reproductive, de masse corporelle [38] et de longueur des cornes [37] ; cette étude souligne en outre l'importance de tenir compte des **variations géologiques** dans les études sur la morphologie, la physiologie et le cycle de vie des animaux.

## Conclusions

Nous avons détecté des liens étroits entre les changements environnementaux récents et les tendances négatives de la masse corporelle chez les jeunes chamois. L'augmentation de la température due au changement climatique et la densité de population due à un contrôle plus strict de la chasse semblent être à l'origine du déclin de la masse corporelle. Comme nous n'avons trouvé aucune preuve d'un effet de la productivité des ressources ou de la phénologie sur la masse corporelle, les tendances observées ne sont peut-être pas influencées par les changements de végétation. Nous émettons l'hypothèse que l'augmentation des besoins

thermorégulateurs et la compétition intraspécifique, auxquels les juvéniles sont particulièrement sensibles, pourraient être responsables. Ces résultats contrastent de manière intéressante avec le grand nombre d'études impliquant les changements climatiques dans la productivité des ressources ou la phénologie comme facteurs de déclin de la taille corporelle des animaux. Il est intéressant de noter que nos résultats soulignent que des changements dans la gestion pourraient atténuer les effets négatifs du changement climatique. Par exemple, une augmentation future des prélèvements cynégétiques pourrait réduire l'intensité de la compétition pour les ressources, contrebalançant ainsi les effets négatifs du réchauffement climatique sur la masse corporelle. Cette étude souligne en outre l'importance de prendre en compte la gestion dans l'examen de l'influence des changements environnementaux sur les espèces, un aspect qui occupe une place de plus en plus importante dans la recherche écologique (par exemple [63,78,79]).

Les réductions futures de la taille corporelle sont susceptibles d'avoir des effets considérables sur le fonctionnement et la productivité des écosystèmes [7,8] ; la détérioration de l'état physique des juvéniles pourrait entraîner une baisse de leur taux de survie et un ralentissement de la croissance démographique. Une attention accrue portée aux liens entre le climat, la gestion, l'état physique et la démographie permettra de mieux comprendre l'influence des changements anthropiques et climatiques sur les populations.

Ministry of Education, University and Research (PRIN 2010–2011, 20108 TZKHC). This study complies with all relevant national, regional and provincial Italian laws. The data used in this study are available on request from the corresponding author.

#### Author details

<sup>1</sup>School of Biological and Biomedical Sciences, Durham University, South Road, Durham DH1 3LE, UK. <sup>2</sup>Department of Science for Nature and Environmental Resources, University of Sassari, via Muroni 25, I-07100 Sassari, Sardinia, Italy.

Received: 22 May 2014 Accepted: 18 September 2014

Published online: 27 September 2014

#### References

1. Parmesan C, Yohe G: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 2003, 421:37–42.
2. Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kubler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Grepinsek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczka K, Mage F, Mestre A, Nordli O, Penuelas J, Piriinen P, Remisova V, Scheffinger H, Striz M, Susnik A, Van Vliet AJH, Wielgolaski FE, Zach S: European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob Chang Biol* 2006, 12:1969–1976.
3. van de Pol M, Vindenes Y, Saether B-E, Engen S, Ens BJ, Oosterbeek K, Tinbergen JM: Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology* 2010, 91:1192–1204.
4. Musolin DL: Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (*Heteroptera*) to climate change. *Glob Chang Biol* 2007, 13:1565–1585.
5. Ozgul A, Childs DZ, Oli MK, Armitage KB, Blumstein DT, Olson LE, Tuljapurkar S, Coulson T: Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* 2010, 466:482–485.
6. Ozgul A, Tuljapurkar S, Benton TG, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Coulson T: The Dynamics of Phenotypic Change and the Shrinking Sheep of St. Kilda. *Science* 2009, 325:464–467.
7. Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R: Declining body size: a third universal response to warming? *Trends Ecol Evol* 2011, 26:285–291.
8. Sheridan JA, Bickford D: Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nat Clim Change* 2011, 1:401–406.
9. Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Delorme D, Jorgenson J: Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc R Soc London B Biol Sci* 2000, 267:471–477.
10. Stewart KM, Bowyer RT, Dick BL, Johnson BK, Kie JG: Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia* 2005, 143:85–93.
11. Loison A, Langvatn R, Solberg EJ: Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography* 1999, 22:20–30.
12. Pettorelli N, Weladji RB, Holand O, Mysterud A, Breie H, Stenseth NC: The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biol Lett* 2005, 1:24–26.
13. Pettorelli N, Pelletier F, von Hardenberg A, Festa-Bianchet M, Cote SD: Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 2007, 88:381–390.
14. Toigo C, Gaillard JM, Van Laere G, Hewison M, Morellet N: How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography* 2006, 29:301–308.
15. Mysterud A, Yoccoz NG, Stenseth NC, Langvatn R: Effects of age, sex and density on body weight of Norwegian red deer: evidence of density-dependent senescence. *Proc R Soc London B Biol Sci* 2001, 268:911–919.
16. Yom-Tov Y, Yom-Tov S, MacDonald D, Yom-Tov E: Population cycles and changes in body size of the lynx in Alaska. *Oecologia* 2007, 152:239–244.
17. Latemser M, Schneebeli M: Long-term snow climate trends of the Swiss Alps (1931–99). *Int J Climatol* 2003, 23:733–750.
18. Parker KL, Robbins CT, Hanley TA: Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *J Wildl Manage* 1984, 48:474–488.
19. Aublet JF, Festa-Bianchet M, Bergero D, Bassano B: Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* 2009, 159:237–247.
20. Luterbacher J, Dietrich D, Xoplaki E, Grosjean M, Wanner H: European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science* 2004, 303:1499–1503.
21. Sinevo B, Mendez-de-la-Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Cruz MVS, Lara-Resendiz R, Martinez-Mendez N, Calderon-Espinosa ML, Meza-Lazaro RN, Gadsden H, Avila LJ, Morando M, De la Riva JJ, Sepulveda PV, Rocha CFD, Ibarquengoytia N, Puntriano CA, Massot M, Lepetz V, Oksanen TA, Chapple DG, Bauer AM, Branch WR, Clobert J, Sites JW: Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 2010, 328:1001–1004.

9. Guthrie RD: Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature* 2003, **426**:169–171.
10. Bickford D, Howard SD, Ng DJJ, Sheridan JA: Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. *Biodivers Conserv* 2010, **19**:1043–1062.
11. Bergmann C: Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse (Concerning the relationship of heat conservation of animals to their size). *Gottinger Studien* 1847, **3**:595–708.
12. Mayr E: Geographical character gradients and climate adaptation. *Evolution* 1956, **10**:105–108.
13. Ashton KG, Tracy MC, de Queiroz A: Is Bergmann's rule valid for mammals? *Am Nat* 2000, **156**:390–415.
14. Meiri S, Dayan T: On the validity of Bergmann's rule. *J Biogeogr* 2003, **30**:331–351.
15. Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M: Bergmann's rule and body size in mammals. *Am Nat* 2003, **161**:821–825.
16. Teplitsky C, Mills JA, Alho JS, Yarrall JW, Merila J: Bergmann's rule and climate change revisited: Disentangling environmental and genetic responses in a wild bird population. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2008, **105**:13492–13496.
17. Husby A, Hille SM, Visser ME: Testing Mechanisms of Bergmann's Rule: Phenotypic Decline but No Genetic Change in Body Size in Three Passerine Bird Populations. *Am Nat* 2011, **178**:202–213.
18. Coltman DW, O'Donoghue P, Jorgenson JT, Hogg JT, Strobeck C, Festa-Bianchet M: Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 2003, **426**:655–658.
19. Allendorf FW, England PR, Luikart G, Ritchie PA, Ryman N: Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends Ecol Evol* 2008, **23**:327–337.
20. Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD: *Red deer. Behavior and ecology of two sexes.* USA & Edinburgh: University of Chicago & Edinburgh University Press; 1982.
45. Sinclair AR, Dublin H, Borner M: Population regulation of Serengeti Wildebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia* 1985, **65**:266–268.
46. Tucker CJ, Pinzon JE, Brown ME, Slayback DA, Pak EW, Mahoney R, Vermote EF, El Saleou N: An extended AVHRR 8-km NVDI dataset compatible with MODIS and SPOT vegetation NVDI data. *Int J Remote Sens* 2005, **26**:4485–4498.
47. Pettorelli N, Vik JO, Mysterud A, Gaillard JM, Tucker CJ, Stenseth NC: Using the satellite-derived NVDI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol Evol* 2005, **20**:503–510.
48. EEA: *Corine land cover 2006 (CLC2006) 100m - version 2/2010*; 2010.
49. Beck PS, Atzberger C, Hogda KA, Johansen B, Skidmore AK: Improved monitoring of vegetation dynamics at very high latitudes: A new method using MODIS NDVI. *Remote Sens Environ* 2006, **100**:321–334.
50. Burnham KP, Anderson DR: *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.* 2nd edition. New York: Springer; 2002.
51. Richards SA: Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *J Appl Ecol* 2008, **45**:218–227.
52. Garel M, Gaillard JM, Jullien JM, Dubray D, Maillard D, Loison A: Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *J Mammal* 2011, **92**:1112–1117.
53. Linderholm HW: Growing season changes in the last century. *Agr Forest Meteorol* 2006, **137**:1–14.
54. Crawley MJ: *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.* Oxford: Blackwell; 1983.
55. R Development Core Team: *R: A language and environment for statistical computing.* Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2011.
56. Côté SD, Festa-Bianchet M: Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 2001, **127**:230–238.
57. Weladji RB, Holand O: Global climate change and reindeer: effects of winter weather on the autumn weight and growth of calves. *Oecologia* 2003, **136**:317–323.
58. Bonenfant C, Gaillard JM, Klein F, Loison A: Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography* 2002, **25**:446–458.
59. Efron B, Tibshirani R: *Statistical Data Analysis in the Computer Age.* Science 1991, **253**:390–395.
60. Dussault C, Ouellet JP, Courtois R, Huot J, Breton L, Larochelle J: Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Ecoscience* 2004, **11**:321–328.
61. Maloney SK, Moss G, Cartmell T, Mitchell D: Alteration in diel activity patterns as a thermoregulatory strategy in black wildebeest (*Connochaetes gnou*). *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 2005, **191**:1055–1064.
62. Ruttimann S, Giacometti M, McElligott AG: Effect of domestic sheep on chamois activity, distribution and abundance on sub-alpine pastures. *Eur J Wildl Res* 2008, **54**:110–116.
63. Mason THE, Stephens PA, Apollonio M, Willis SG: Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: inter-specific interactions exceed climate effects. *Glob Chang Biol* 2014, In press.
64. Hudson RJ: *Body size, energetics, and adaptive radiation.* Boca Raton, Florida: CRC Press, Inc.; 1985.
65. Solberg EJ, Jordhoy P, Strand O, Aanes R, Loison A, Saether BE, Linnell JDC: Effects of density-dependence and climate on the dynamics of a Svalbard reindeer population. *Ecography* 2001, **24**:441–451.
34. Kearney M, Shine R, Porter WP: The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2009, **106**:3835–3840.
35. Stuble KL, Pelini SL, Diamond SE, Fowler DA, Dunn RR, Sanders NJ: Foraging by forest ants under experimental climatic warming: a test at two sites. *Ecol Evol* 2013, **3**:482–491.
36. Kjellander P, Gaillard JM, Hewison AJM: Density-dependent responses of fawn cohort body mass in two contrasting roe deer populations. *Oecologia* 2006, **146**:521–530.
37. Chirichella R, Ciuti S, Grignolio S, Rocca M, Apollonio M: The role of geological substrate for horn growth in ungulates: a case study on Alpine chamois. *Ecol Evol* 2013, **27**:145–163.
38. Mason THE, Chirichella R, Richards SA, Stephens PA, Willis SG, Apollonio M: Contrasting life histories in neighbouring populations of a large mammal. *PLoS One* 2011, **6**:e28002.
39. Mason THE, Stephens PA, Willis SG, Chirichella R, Apollonio M, Richards SA: Intraseasonal variation in reproductive effort: young males finish last. *Am Nat* 2012, **180**:823–830.
40. Oftedal OT: Body size and reproductive strategy as correlates of milk energy output in lactating mammals. *Acta Zool Fenn* 1984, **171**:183–186.
41. Wu ZH, Huang NE, Long SR, Peng CK: On the trend, detrending, and variability of nonlinear and nonstationary time series. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2007, **104**:14889–14894.
42. Jonzen N, Hedenstrom A, Hjort C, Lindstrom A, Lundberg P, Andersson A: Climate patterns and the stochastic dynamics of migratory birds. *Oikos* 2002, **97**:329–336.
43. Skogland T: The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *J Anim Ecol* 1985, **54**:359–374.
44. Fryxell J: Food limitation and demography of a migratory antelope, the white-eared kob. *Oecologia* 1987, **72**:83–91.
72. Shi J, Dunbar R: Feeding competition within a feral goat population on the Isle of Rum, NW Scotland. *J Ethol* 2006, **24**:117–124.
73. Thouless C: Feeding competition between grazing red deer hinds. *Anim Behav* 1990, **40**:105–111.
74. Gensac P: Plant and soil groups in the alpine grasslands of the Vanoise Massif, French Alps. *Arctic Alpine Res* 1990, **22**:195–201.
75. Sage RF, Kubien DS: Quo vadis C4? An ecophysiological perspective on global change and the future of C4 plants. *Photosynth Res* 2003, **77**:209–225.
76. Barbehenn RV, Chen Z, Karowe DN, Spickard A: C3 grasses have higher nutritional quality than C4 grasses under ambient and elevated atmospheric CO2. *Glob Chang Biol* 2004, **10**:1565–1575.
77. Michalet R, Ganduy C, Joud D, Pages JP, Choler P: Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: Comparative effects of soil chemistry and water status. *Arctic Antarctic Alpine Res* 2002, **34**:102–113.
78. Brodie J, Johnson H, Mitchell M, Zager P, Proffitt K, Hebblewhite M, Kauffman M, Johnson B, Bissonette J, Bishop C: Relative influence of human harvest, carnivores, and weather on adult female elk survival across western North America. *J Appl Ecol* 2013, **50**:295–305.
79. Julliet C, Choquet R, Gauthier G, Lefebvre J, Pradel R: Carry-over effects of spring hunt and climate on recruitment to the natal colony in a migratory species. *J Appl Ecol* 2012, **49**:1237–1246.

doi:10.1186/s12983-014-0069-6  
 Cite this article as: Mason et al.: Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. *Frontiers in Zoology* 2014 **11**:69.