

## Le temps dicte le rythme : l'activité des chamois Alps est bien adaptée aux conditions écologiques

Behav Ecol Sociobiol (2016) 70:1291–1304  
DOI 10.1007/s00265-016-2137-8



ORIGINAL ARTICLE

### The weather dictates the rhythms: Alpine chamois activity is well adapted to ecological conditions

Francesca Brivio<sup>1</sup> · Cristiano Bertolucci<sup>2</sup> · Federico Tettamanti<sup>1</sup> · Flurin Filli<sup>3</sup> · Marco Apollonio<sup>1</sup> · Stefano Grignolio<sup>1</sup>

#### Résumé

Les rythmes d'activité jouent un rôle important dans les relations écologiques d'une espèce et font partie de son adaptation évolutive. Ces rythmes sont fortement **synchronisés** avec les changements cycliques annuels induits par des stimuli environnementaux, appelés zeitgebers. La dépendance des animaux à l'égard des stimuli environnementaux est très spécifique à chaque espèce et leur permet d'adapter leur comportement en fonction des conditions attendues à chaque saison. Nous avons étudié les rythmes d'activité quotidiens et annuels des chamois Alps (*Rupicapra rupicapra*) en analysant des données haute résolution provenant d'animaux équipés de colliers GPS. Cette première étude détaillée sur le terrain de l'activité des chamois a montré que cette espèce présentait des rythmes d'activité quotidiens et annuels clairs, **synchronisés** avec le cycle lumière-obscurité. Les chamois étaient plus actifs au printemps et en été et moins actifs en hiver, probablement en réponse à la variation de la disponibilité des ressources alimentaires : les deux sexes semblaient maximiser leur apport énergétique pendant la saison offrant le plus de ressources alimentaires afin de compenser la pénurie alimentaire hivernale. **L'activité quotidienne était influencée par les facteurs climatiques pris en compte.** Nous avons montré une corrélation négative entre l'activité quotidienne et les conditions climatiques défavorables (c'est-à-dire les précipitations et, en hiver, l'épaisseur de la neige). L'activité étant fortement influencée par l'interaction entre la **température** et le vent tout au long de l'année et par le rayonnement et le vent en hiver, nous avons émis l'hypothèse qu'elle dépendait de manière critique de l'équilibre thermique des animaux. En **conclusion**, notre étude a mis en évidence que le chamois est bien adapté à l'environnement alpin et à la saisonnalité, mais elle a également soulevé des questions quant à sa capacité à s'adapter aux changements climatiques futurs.

#### Signification

Dans cette étude, nous avons examiné les effets des facteurs écologiques sur l'activité des chamois Alps. Grâce à des colliers émetteurs équipés d'accéléromètres, nous avons obtenu des informations très détaillées sur les niveaux d'activité des animaux sauvages. Nous avons constaté que les chamois étaient plus actifs au printemps et en été (c'est-à-dire pendant les saisons où la nourriture est la plus abondante et la meilleure) et moins actifs en hiver. Nos résultats ont montré que l'activité des chamois était fortement influencée par des facteurs climatiques tels que la température, les précipitations et la vitesse du vent. En hiver, l'activité des chamois augmentait pendant les journées ensoleillées et diminuait lorsque l'épaisseur de la neige était importante. Compte tenu de leur large répartition dans les Alpes, les chamois peuvent être considérés comme une espèce sentinelle des habitats Alps. Ainsi, nos résultats

sur la relation actuelle entre le climat et le comportement des chamois pourraient éclairer la capacité de ces animaux à suivre et à s'adapter au changement climatique.

**Mots-clés :** Rythmes d'activité, Environnement alpin, Conditions climatiques, Colliers GPS, *Rupicapra rupicapra*

## INTRODUCTION

Les animaux vivant dans des habitats tempérés sont confrontés à des changements climatiques et à une disponibilité alimentaire très variables. Cela est particulièrement vrai pour les espèces vivant dans les régions Alpines, où les changements saisonniers sont marqués. L'hiver Alpin se caractérise généralement par une forte baisse des températures et la présence de neige, ce qui entraîne une augmentation des besoins énergétiques à un moment où les ressources alimentaires sont extrêmement rares. **À l'inverse**, au printemps et en été, la géomorphologie très structurée des environnements Alpains entraîne une grande **hétérogénéité** spatiale des conditions climatiques et de la répartition des ressources naturelles (c'est-à-dire du fourrage de haute qualité, Pettorelli et al. 2005).

Pour faire face à ces changements cycliques annuels, les animaux subissent plusieurs adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales (Lovegrove 2005 ; Paul et al. 2008). L'évolution des schémas physiologiques et comportementaux spécifiques à l'hiver pour conserver l'énergie (par exemple, un pelage très isolant : Martinet et al. 1992 ; l'hibernation : Kondo et al. 2006 ; le hudding : Gilbert et al. 2010), les migrations saisonnières (par exemple Kumar et al. 2010) et la répétition périodique de la saison du rut (par exemple Rutberg 1987 ; van Noordwijk et al. 1995).

La coordination saisonnière de ces modifications phénotypiques est régulée par des **horloges endogènes** qui aident les animaux à **anticiper** et à se préparer aux changements **environnementaux** (Pittendrigh 1993 ; Paul et al. 2008). Les oscillateurs circadiens (c'est-à-dire les horloges endogènes) sont synchronisés (entraînés) avec le moment de l'année par des changements périodiques des stimuli environnementaux, appelés zeitgebers (de l'allemand zeit : « temps » ; geber : « donner » ; Pittendrigh 1993). La durée du jour (c'est-à-dire la photopériode), qui est le **prédicteur** naturel le plus précis de la phase annuelle, est l'un des principaux zeitgebers (Gorman et al. 2001 ; Gwinner 2003). **Cependant**, d'autres facteurs périodiques présents dans l'environnement des animaux peuvent également servir de repères temporels : il a notamment été démontré que la disponibilité de la nourriture et de l'eau, la température ambiante et les signaux sociaux influencent les traits saisonniers (revue dans Paul et al. 2008). Outre l'effet d'entraînement, les variables environnementales (géophysiques et biologiques) ont généralement aussi un effet **inhibiteur** ou **stimulant** direct sur les différents schémas physiologiques et comportementaux, ce qui se traduit par un effet masquant (c'est-à-dire l'effet direct de l'environnement sur la production rythmique) sur les rythmes circadiens et circannuels (Aschoff et al. 1982). La dépendance des animaux à l'égard de tous ces signaux est très spécifique à chaque espèce et permet des ajustements physiologiques en vue de se préparer aux conditions attendues à chaque saison (Paul et al. 2008).

Il a été démontré que les adaptations comportementales aux changements des conditions environnementales et sociales sont plus rapides que les adaptations physiologiques ou morphologiques (Van Buskirk 2012). Par **conséquent**, l'une des premières réactions à

l'acclimatation saisonnière que les vertébrés peuvent mettre en œuvre est la modification de leurs **rythmes comportementaux**. Les rythmes d'activité de plusieurs espèces sont fortement synchronisés avec la variation des signaux environnementaux et fortement influencés par des caractéristiques individuelles telles que le sexe, l'âge et la taille corporelle (par exemple, Prates et Bicca-Marques 2008 ; Owen-Smith et Goodall 2014).

Les rythmes d'activité sont importants pour contrôler l'équilibre énergétique d'une espèce (Aschoff 1979), ce qui entraîne un compromis complexe entre le moment optimal pour la recherche de nourriture, les activités sociales et les contraintes environnementales (Aschoff 1963). Ces rythmes jouent un rôle majeur dans les relations écologiques d'une espèce et font partie de son adaptation évolutive (Pittendrigh 1993).

Aujourd'hui, le changement climatique mondial modifie les schémas saisonniers. Par exemple, des méta-analyses mondiales ont documenté un décalage moyen significatif vers un printemps plus précoce de 2,3 jours par décennie (Parmesan et Yohe 2003). Par conséquent, les rythmes animaux (par exemple, la phénologie de la reproduction) peuvent se désynchroniser par rapport aux défis périodiques posés par leur environnement (par exemple, Pettorelli et al. 2007 ; Plard et al. 2014). **En effet**, il a été démontré que le printemps précoce a déjà entraîné des modifications phénologiques dans la plupart des groupes taxonomiques (Parmesan et Yohe 2003 ; Root et al. 2003). Les écosystèmes Alpains sont parmi les plus vulnérables au changement climatique rapide (Ernakovich et al. 2014). Leur climat devrait être particulièrement affecté par le réchauffement climatique, qui se traduira par une augmentation des températures (environ 0,25 °C/décennie d'ici le milieu du XXI<sup>ème</sup> siècle), des changements dans le cycle saisonnier des précipitations, du rayonnement global, de l'humidité, des températures et des précipitations extrêmes, ainsi que par des impacts étroitement liés tels que les inondations, les sécheresses, la couverture neigeuse et les risques naturels (Gobiet et al. 2014). Il est donc probable que les animaux vivant dans les Alpes devront faire face à plusieurs modifications environnementales drastiques au cours des prochaines décennies, mais, à la lumière des connaissances actuelles, on ne sait pas encore clairement quelles réponses physiologiques ou comportementales ils seront en mesure d'adopter.

Des études sur la relation actuelle entre le climat et le comportement animal devraient permettre de mieux comprendre la capacité des espèces à suivre et à s'adapter au changement climatique (Lehmann et al. 2008 ; Korstjens et al. 2010). Le chamois des Alpes est un ongulé de montagne relativement eurythermique, qui s'est adapté à une large gamme de températures et qui est réparti sur une large gamme d'altitudes (500-3100 m ; Shackleton 1997 ; Spitzenberger et al. 2001). **En effet**, cette espèce est l'ongulé le plus répandu dans les Alpes (Apollonio et al. 2010) et est bien adaptée à son environnement et à la saisonnalité. Elle se caractérise par des sexes presque monomorphes, avec un dimorphisme corporel faible et très saisonnier (d'environ 40% avant le rut à environ 6% en hiver et 4% au printemps ; Garel et al. 2009 ; Rughetti et Festa-Bianchet 2011). Les variations saisonnières de la masse corporelle, associées au taux de survie très élevé des deux sexes (Corlatti et al. 2012), témoignent d'une **stratégie conservatrice**. **En effet**, comme de nombreux reproducteurs de capital (Jönsson 1997), les chamois accumulent des réserves de graisse pendant l'été (Pérez-Barbería et al. 1998) afin de les utiliser pendant la période du rut (c'est-à-dire en novembre) afin de réduire les coûts liés à la mortalité hivernale.

**De plus**, cette espèce se caractérise par un dimorphisme saisonnier : son pelage, brun clair en été, devient généralement noir pendant la saison hivernale (Couturier 1938). En d'autres termes, cet ongulé constitue un cas d'étude idéal pour étudier la plasticité de la réponse d'une espèce aux variations des conditions environnementales des régions montagneuses.

Nous avons comparé les niveaux **d'activité quotidiens** moyens de chamois Alpins de différents sexes et âges au fil des ans afin d'étudier les stratégies individuelles d'adaptation aux variations saisonnières et climatiques. Sur la base d'études menées sur d'autres ongulés, nous avons identifié trois principaux facteurs de **stress** climatique : la température, le refroidissement éolien et les précipitations. Nous avons formulé nos hypothèses alternatives et nos prévisions (**Tableau 1**) afin de comprendre lesquels de ces facteurs avaient un effet notable sur la régulation de l'activité des chamois.

**Tableau 1.** Ensemble d'hypothèses alternatives prédisant l'activité moyenne quotidienne des chamois alpins tout au long de l'année dans le Parc national Suisse

Model #	Model name	Hypothesis	Supporting examples
1	No weather effect	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, with no influence of weather conditions	Stache et al. 2013
2	Thermal disturbance	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, and is affected by daily mean temperature	Signer et al. 2011; Mason et al. 2014
3	Radiation disturbance	See the hypothesis of model #2, but chamois activity budget is more sensitive to solar radiation, rather than to air temperature	Porter et al. 2000
4	Wind-chill effect	See the hypothesis of model #2, but taking into account the wind-chill effect. Wind can cause better conditions during hotter days or it may be a disturbance for animals	Jingfors 1982
5	Opposite radiation and wind effects	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, and is affected by the antithetical effects of radiation and wind	Beier and McCullough 1990; Ismail et al. 2011
6	Precipitation disturbance	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, and is affected by daily precipitation	Loe et al. 2007
7	Thermal + precipitation disturbance	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, and is affected by both thermal balance (influenced by daily mean temperature) and precipitation disturbance	Kamler et al. 2007
8	Radiation + precipitation disturbance	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, and is affected by both thermal balance (influenced by solar radiation) and precipitation disturbance	Schütz et al. 2010
9	Wind-chill effect + precipitation disturbance	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, and is affected by both thermal balance (influenced by wind-chill) and precipitation disturbance	Graunke et al. 2011
10	Opposite radiation and wind effects + precipitation disturbance	Chamois activity is expected to vary throughout the year, depending on animal age, and is affected by both thermal balance (influenced by the interplay of radiation and wind) and precipitation disturbance	Graunke et al. 2011
11	Null model	Intercept only	

Étant donné que dans les régions montagneuses, les conditions les plus difficiles se produisent pendant la saison hivernale, une partie de nos analyses s'est concentrée uniquement sur les données hivernales afin de mieux comprendre comment les chamois parviennent à contrôler leur bilan énergétique en réponse à différents facteurs externes dans des conditions environnementales difficiles. Dans ce but, nous avons défini des hypothèses alternatives spécifiques pour expliquer les variations de l'activité hivernale des chamois, en tenant compte des facteurs de stress climatiques qui se sont avérés importants dans l'analyse sur l'ensemble de l'année et en ajoutant la neige comme facteur de stress supplémentaire possible (**Tableau 2**).

**Tableau 2.** Ensemble d'hypothèses alternatives prédisant l'activité moyenne quotidienne des chamois alpins pendant les mois d'hiver (1<sup>er</sup> décembre-29 février) dans le Parc national Suisse

Model #	Model name	Hypothesis	Supporting examples
1 W	Best global model	Thermal balance (influenced by wind-chill factor) and precipitation affected chamois annual activity, as well as winter activity	See "Results" section
2 W	Global model, but with radiation	Since chamois have the black coat in winter, radiation, rather than air temperature, and the antithetical effect of wind affected activity rhythms during the cold season	Armitage 2009; Maia et al. 2015
3 W	Snow disturbance	Chamois activity is affected by snow fall and depth	Kufeld et al. 1988
4 W	Global model + snow disturbance	In addition to the hypothesis of the model #1w, chamois activity is also affected by snow depth	Signer et al. 2011
5 W	Radiation + snow disturbance	In addition to the hypothesis of the model #2w, chamois activity is also affected by snow depth	Beier and McCullough 1990
6 W	Null model	Intercept only	

## MATERIEL et METHODE

### Zone d'étude et population

Cette étude a été réalisée dans le Parc national Suisse (PNS ; 46° 40 10,74" N, 10° 9 15,15" E), dans le sud-est de la Suisse. Le PNS est une zone de protection intégrale où la chasse est interdite. Il s'étend sur 170 km<sup>2</sup> et son altitude varie entre 1500 et 3170 m au-dessus du niveau de la mer (a.s.l.). Le paysage se compose de forêts de pins cembro (*Pinus cembra*), de mélèzes (*Larix decidua*) et de pins de montagne (*Pinus mugo*) en dessous de la limite forestière (environ 2200 m d'altitude) et de prairies alpines et de pentes rocheuses au-dessus. Les précipitations annuelles sont de 700 à 1200 mm.

Le seul prédateur du chamois est l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*), qui s'attaque généralement aux petits chevreux. Au cours de la période d'étude (2010-2013), le recensement de la population a montré que la densité des chamois fluctuait naturellement au fil des ans, passant d'un maximum de 7,7 individus/km<sup>2</sup> (en 2010) à un minimum de 6,2 individus/km<sup>2</sup> (en 2013). Entre 2010 et 2013, 11 femelles et 6 mâles ont été capturés à l'aide de pièges à cage et équipés d'un collier GPS Plus (Vectronic Aerospace GmbH, Berlin, Allemagne). L'année exacte de naissance a été déterminée en comptant le nombre de cernes de croissance annuels sur les cornes (Schröder et von Elsner-Schack 1985). L'âge au moment de la capture variait entre 3 et 15 ans pour les femelles et entre 6 et 13 ans pour les mâles.

### Collecte des données

Il n'a pas été possible d'enregistrer les données à l'aveugle, car notre étude portait sur des animaux focaux dans le terrain. L'activité locomotrice a été enregistrée en continu depuis la capture des individus (le premier en mars 2010) jusqu'à la fin de la collecte des données (novembre 2013) ou jusqu'à ce que le collier cesse de fonctionner (Tableau A1 du matériel supplémentaire). Nous avons collecté en moyenne 514 jours/chamois (minimum 190, maximum 780 jours). L'activité a été enregistrée à l'aide d'un accéléromètre analogique (c'est-à-dire un capteur d'activité) installé sur les colliers GPS, qui mesurait l'activité en fonction de l'accélération réelle subie. L'accéléromètre avait une plage dynamique de -2G à +2G (G = constante gravitationnelle) et mesurait l'activité comme la variation de l'accélération statique (gravité) et de l'accélération dynamique (collier) quatre fois par seconde. Les valeurs d'activité ont été exprimées dans une plage relative comprise entre 0 et 255. La valeur 255 correspondait à -2G/+2G et indiquait l'accélération maximale, tandis que 0 indiquait l'absence totale d'accélération. Les mesures ont été moyennées sur des intervalles d'échantillonnage de 5 minutes et enregistrées avec la date et l'heure correspondantes.

Les données météorologiques telles que la température moyenne quotidienne ( $^{\circ}\text{C}$ ), le rayonnement solaire moyen quotidien ( $\text{W}/\text{m}^2$ ), la vitesse moyenne quotidienne du vent ( $\text{m}/\text{s}$ ) et les précipitations quotidiennes (c'est-à-dire la quantité de pluie et de neige exprimée en millimètres d'eau) ont été fournies par l'Institut météorologique Suisse (Begert et al. 2005) et collectées à la station météorologique de Buffalora, située à environ 13 km de la zone d'étude, à une altitude de 1 968 m au-dessus du niveau de la mer ( $46^{\circ} 38' 53'' \text{ N}$  ;  $10^{\circ} 16' 02'' \text{ E}$ ). L'épaisseur quotidienne de la neige (définie comme l'épaisseur de la couverture neigeuse en centimètres) a été mesurée chaque jour de la période de collecte des données à la station de Val Trupchun ( $46^{\circ} 35' 44'' \text{ N}$  ;  $10^{\circ} 04' 46'' \text{ E}$ ), à l'intérieur de la zone d'étude.

### **Analyse des données**

Les données ont été présentées graphiquement sous forme d'actogrammes à l'aide du logiciel Activity Pattern (ver. 1.3.1, Vectronic Aerospace GmbH, Berlin, Allemagne). Une inspection visuelle des actogrammes a d'abord été utilisée pour établir : (i) la présence d'une synchronisation de l'activité locomotrice avec les cycles naturels de lumière et d'obscurité ; (ii) la distribution de l'activité au cours de la journée (c'est-à-dire unimodale : un seul pic d'activité par jour, bimodale/trimodale : un double/triple pic d'activité locomotrice par jour). La présence d'une périodicité dans les rythmes de l'activité locomotrice a été déterminée à l'aide de l'analyse du périodogramme de Lomb-Scargle (LSP) et confirmée par l'analyse du périodogramme  $\chi^2$ , à l'aide du logiciel ActogramJ pour l'analyse circadienne (Schmid et al. 2011). La signification a été fixée à  $P < 0,05$ . Ces deux procédures sont largement utilisées pour l'analyse des rythmes circadiens (Refinetti et al. 2007). La procédure LSP est basée sur une modification de l'analyse de Fourier afin de s'adapter à des séries temporelles inégalement espacées (Lomb 1976). Il s'agit d'une méthode particulièrement adaptée à la détection de composantes périodiques, même dans des séries temporelles échantillonnées de manière inégale. C'est pourquoi elle a été utilisée pour analyser des séries chronologiques obtenues à partir d'animaux vivant en liberté, qui se caractérisent généralement par des valeurs manquantes (Ruf 1999). L'autre procédure, le périodogramme  $\chi^2$ , est une mise en œuvre du périodogramme d'Enright (Enright 1965) et utilise la distribution  $\chi^2$  au lieu de la distribution  $F$  (Sokolove et Bushell 1978). Elle est largement utilisée pour déterminer la rythmicité dans une période différente de 24 heures.

Ces procédures sont presque équivalentes en termes de précision, la LSP étant légèrement meilleure (Ruf 1999). De plus, afin d'exclure la détection d'harmoniques qui n'existent pas réellement dans les données (c'est-à-dire des périodes de 8 et 12 heures qui étaient des harmoniques de périodes de 24 heures, ou vice versa), nous avons comparé l'amplitude des pics (PN et Qp pour le LSP et le périodogramme  $\chi^2$ , respectivement) et avons accepté le plus élevé (van Oort et al. 2005) comme valide.

En conséquence, une période ultradienne (8 et 12 heures) qui était harmonique d'une période quotidienne (24 heures), ou vice versa, a été rejetée. Pour chaque chamois, des analyses ont été effectuées tous les mois à intervalles de 10 jours. Les intervalles de 10 jours nous ont permis d'appliquer l'analyse du périodogramme à des séries chronologiques suffisamment longues pour avoir une signification statistique fiable. Des intervalles plus longs n'ont pas été pris en compte car ils auraient pu nous empêcher de montrer les changements saisonniers dans la périodicité.

Pour chaque chamois, nous avons calculé l'activité moyenne quotidienne (DMA) comme la moyenne des valeurs brutes enregistrées par l'accéléromètre dans le collier pendant chaque jour de la période de collecte des données. Nous nous sommes concentrés sur la DMA de chaque individu afin d'évaluer l'effet des facteurs intrinsèques et extrinsèques sur les schémas d'activité quotidienne des chamois. Afin de tenir compte de la possibilité d'une réponse non linéaire aux covariables, nous avons choisi d'ajuster un modèle non paramétrique aux données, dans lequel la forme fonctionnelle exacte a été déterminée à partir des données elles-mêmes et n'a pas été spécifiée a priori. Les modèles additifs généralisés (GAM) sont un outil idéal pour ce type d'analyse, car ils permettent de modéliser de manière flexible la forme des relations non linéaires. Des fonctions de lissage non paramétriques sont utilisées sur des sections des données et les courbes de réponse sont reliées à leurs points d'extrémité afin de générer une courbe globale lisse (Wood 2006). Outre les fonctions de lissage non paramétriques, des termes prédictifs paramétriques fixes et aléatoires peuvent également être inclus (Wood 2013). La DMA a été modélisée en tant que variable de réponse en ajustant des GAM alternatives (Tableaux A2 et A3 du supplément 2) mises en œuvre dans le package *mgev* (version 1.8-10) dans R (version 3.0.2 ; R Core Team 2014). Les variables prédictives prises en compte étaient les paramètres météorologiques mesurés à la station de Buffalora (température, rayonnement, vitesse du vent, précipitations) et la profondeur de neige mesurée dans la zone d'étude (uniquement pour la période hivernale). De plus, afin d'identifier le schéma de variation de la DMA fluctuant tout au long de l'année, nous avons inclus la date julienne comme variable continue dans les modèles. Afin d'étudier si les femelles et les mâles réagissaient différemment aux variables environnementales considérées, nous avons ajouté l'interaction avec le sexe pour chaque variable incluse dans les modèles. Nous avons contrôlé l'effet de l'âge sur les niveaux d'activité des chamois en l'incluant comme covariable (variable continue) dans tous les modèles testés. L'identité des chamois a été utilisée comme facteur aléatoire pour contrôler les mesures répétées sur un même individu, en l'ajustant dans les GAM à l'aide de termes « re » et d'un lissage (Wood 2013). Les corrélations possibles entre les variables prédictives ont été vérifiées à l'aide d'une matrice de corrélation (coefficient de corrélation de Pearson,  $r_p$ ) afin d'éviter la colinéarité (Sokal et Rolf 1995). Les variables fortement corrélées ( $r_p > 0,7$ ) ont été utilisées séparément dans les modèles alternatifs (matériel supplémentaire 3, Fig. A1, 2). Les précipitations et la vitesse du vent ont été transformées en logarithmes afin d'améliorer l'homogénéité de la distribution des résidus. Les effets de toutes les variables prédictives continues, à l'exception de la date julienne, ont été modélisés sous forme de fonctions splines cubiques naturelles. L'effet de la date julienne a été modélisé sous forme de spline de régression cubique cyclique afin de tenir compte de la circularité de cette variable : ce faisant, nous avons veillé à ce que la valeur du lisseur à l'extrême gauche (1<sup>er</sup> janvier) soit la même que celle à l'extrême droite (31 décembre). La rugosité optimale des termes de lissage a été déterminée en minimisant la valeur de validation croisée généralisée.

Les analyses ont été réalisées à l'aide de l'approche informationnelle (Dochtermann et Jenkins 2011). À la lumière de la pertinence biologique et des recherches antérieures sur des espèces apparentées, nous avons défini un ensemble d'hypothèses alternatives, qui ont été utilisées pour construire 11 GAM a priori (Tableau 1). Lors de la formulation d'hypothèses alternatives, nous avons pris en compte trois principaux facteurs de stress climatiques : la température (mesurée alternativement à l'aide de données sur la température ou le rayonnement), le refroidissement éolien et les précipitations. Dans tous les modèles, nous

avons inclus la date julienne et l'âge comme facteurs fixes : leur effet sur les rythmes d'activité des vertébrés est bien documenté dans la littérature (par exemple Prates et Bicca-Marques 2008 ; Stache et al. 2013). L'analyse de la littérature a mis en évidence que le facteur de stress thermique affecte l'activité de plusieurs espèces animales (par exemple Belovsky et Slade 1986 ; Owen-Smith 1998 ; Signer et al. 2011). Pour mesurer ses effets, nous avons utilisé deux mesures alternatives : la température et le rayonnement. Ce dernier peut être particulièrement important car le chamois utilise des zones ouvertes à haute altitude, c'est-à-dire un environnement à fort rayonnement (modèles # 2 à 4). Il est bien connu que les précipitations peuvent perturber les vertébrés (par exemple Loe et al. 2007). Nous avons donc évalué le rôle de ce facteur de stress seul (modèle # 6) ainsi qu'en combinaison avec d'autres événements météorologiques (modèles # 7-10). Enfin, le vent augmente l'évaporation et peut donc aggraver le stress thermique pendant les journées les plus chaudes et exacerber les difficultés pendant les journées hivernales (par exemple Jingfors 1982 ; Beier et McCullough 1990 ; Ismail et al. 2011). Nous avons donc analysé l'effet du refroidissement éolien dans les modèles # 4, 5, 9 et 10.

Les modèles alternatifs ont été classés et pondérés à l'aide du critère d'Akaike de second ordre (AICc) (Symonds et Moussalli 2011). L'AICc de chaque modèle a été calculé à l'aide du package AICcmodavg dans R, en utilisant le nombre de grappes indépendantes (c'est-à-dire 17 individus) pour la correction de l'équation. Nous avons confirmé la qualité globale de l'ajustement (c'est-à-dire l'homoscédasticité, la normalité des erreurs et l'indépendance) du meilleur modèle par inspection visuelle des résidus (Zuur et al. 2009).

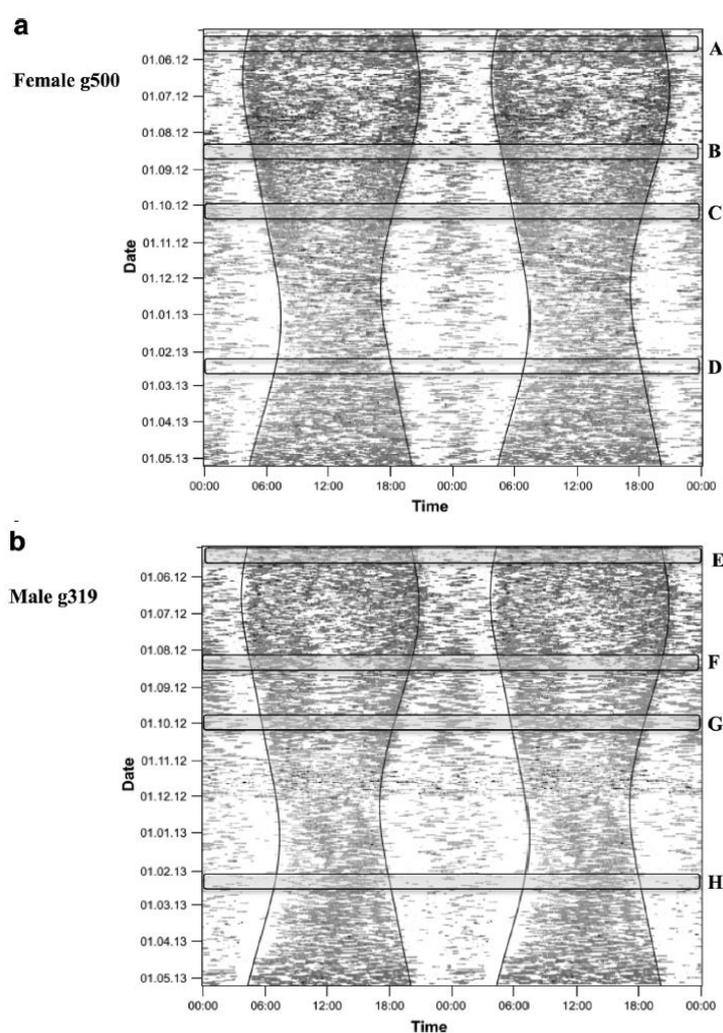
Enfin, afin d'étudier comment les chamois ont réussi à contrôler leur bilan énergétique dans les conditions environnementales difficiles de la saison hivernale, nous avons analysé séparément les données du 1er décembre au 29 février. Même pour cette partie de l'analyse, nous avons formulé des hypothèses alternatives (**Tableau 2**). Nous avons construit le modèle # 1w en utilisant les mêmes variables que celles du modèle sélectionné dans l'analyse globale (modèle # 5). Nous avons choisi de tester le facteur de stress thermique en utilisant alternativement la température (modèle # 1w) et le rayonnement (modèle # 2w). Même si l'analyse du modèle global ne sélectionne pas le rayonnement, nous avons émis l'hypothèse que son effet pouvait être important pendant l'hiver, car à cette saison, le pelage des chamois devient presque entièrement noir. En effet, la couleur du pelage semble influencer la réflectance et l'absorption du rayonnement (Armitage 2009), les couleurs claires augmentant la première et les couleurs foncées augmentant la seconde. Par exemple, Maia et al. (2015) ont montré que, sous un rayonnement solaire intense, l'absorption chez les chèvres noires est deux fois plus élevée que chez les chèvres blanches. Enfin, nous avons émis l'hypothèse que le stresser neige (mesuré en termes de précipitations et d'épaisseur de neige) pouvait fortement influencer l'activité des chamois (par exemple, Kufeld et al. 1988 ; Beier et McCullough 1990 ; Signer et al. 2011). Nous avons émis l'hypothèse que ce stresser était si fort qu'il parvenait à masquer l'effet des autres stressers (modèle # 3w).

Alternativement, nous avons supposé que les variations d'activité s'expliquaient mieux par l'interaction entre le facteur de stress neige et les autres facteurs (modèles # 4w, # 5w). Dans tous ces modèles, l'effet de la date julienne a été évalué à l'aide d'une variable continue, à savoir la date hivernale, notée de 1 (1<sup>er</sup> décembre de l'année  $x$ ) à 91 (29 février de l'année  $x + 1$ ), afin de tenir compte à la fois de la discontinuité entre le 29 février et le 1er décembre

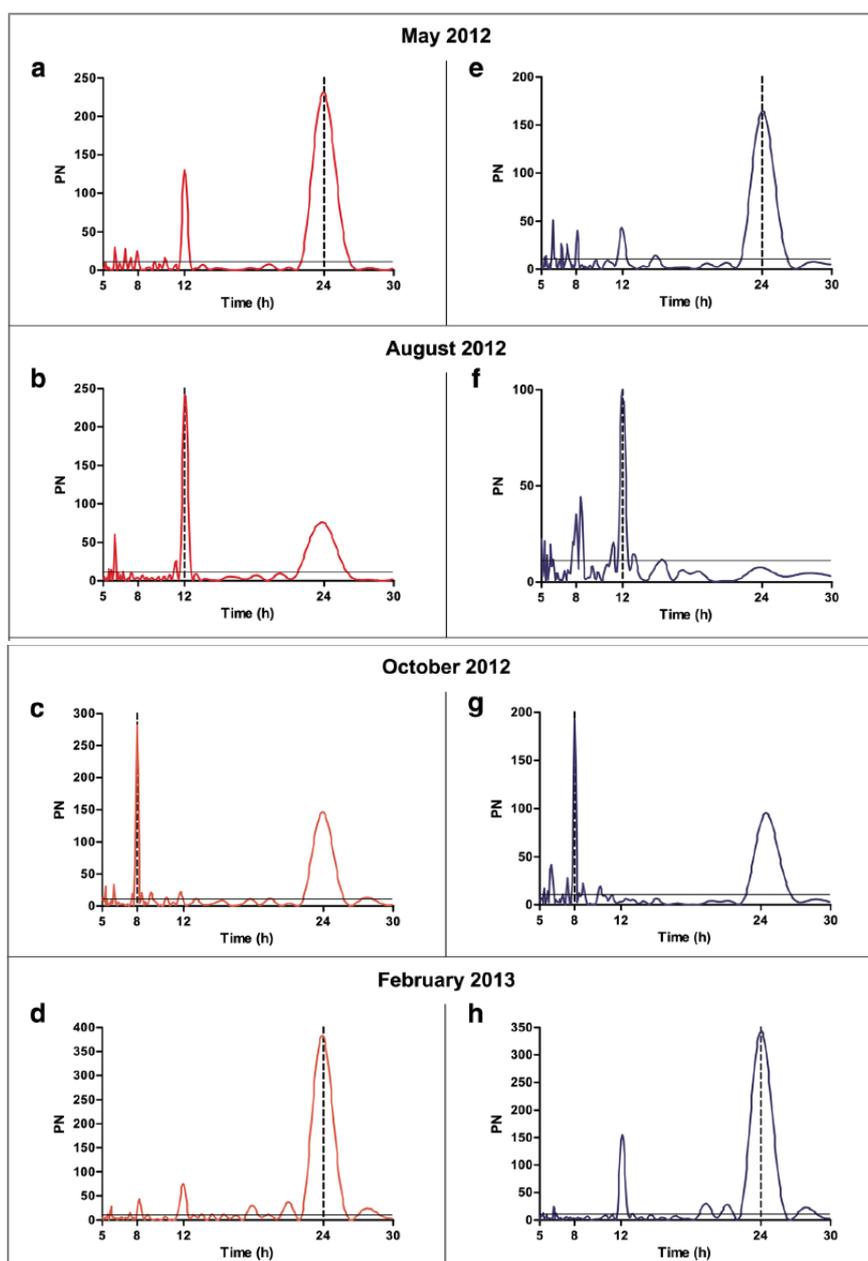
de la même année et de la continuité entre le 31 décembre et le 1er janvier de l'année suivante. Les hypothèses ont été utilisées pour construire six GAM a priori (Tableau 2). Ensuite, nous avons suivi la même approche que celle décrite précédemment afin d'identifier le meilleur modèle parmi les modèles alternatifs.

## RESULTATS

Au total, 5 884 jours/chamois pour les femelles et 2 869 jours/chamois pour les mâles ont été obtenus pendant la collecte des données. Chez toutes les chamois étudiées, l'inspection visuelle des actogrammes a montré un schéma diurne d'activité locomotrice influencé par les changements de **photopériode** qui se produisent naturellement au cours de l'année (Fig. 1, matériel supplémentaire 4 Fig. A3-17). **Des périodes d'activité nocturne ont également été observées pendant la majeure partie de l'année** (Figs. 1, 2, matériel supplémentaire 4 Fig. A3-17).

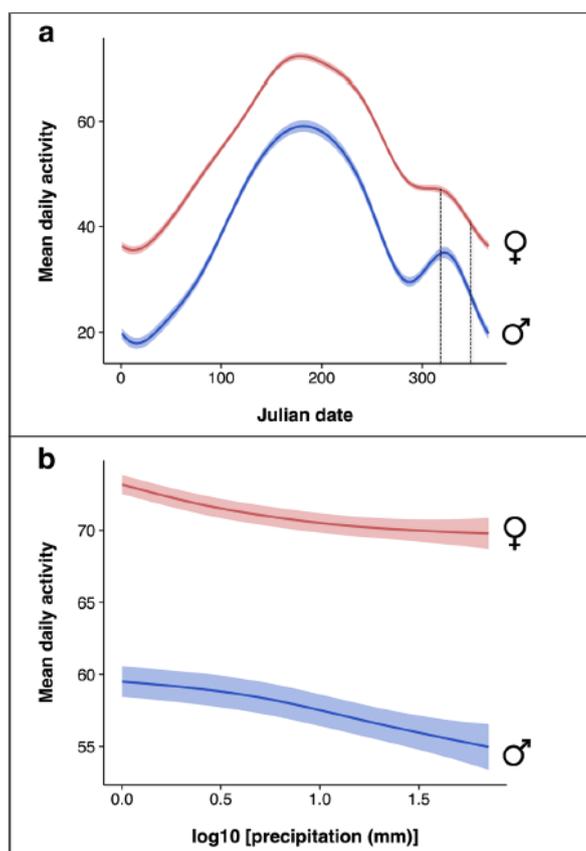


**Fig. 1.** Actogrammes représentatifs de l'activité quotidienne d'une femelle chamois alpin équipée d'un collier émetteur et d'un mâle chamois alpin équipé d'un collier émetteur dans le Parc national suisse. Les barres verticales représentent leurs niveaux d'activité (sur des intervalles de 5 minutes), la couleur de la barre étant fonction du niveau d'activité : du blanc (= 0) au noir pour les valeurs maximales (c'est-à-dire 255). Les lignes verticales noires indiquent l'aube et le crépuscule selon le crépuscule civil. Les enregistrements sont représentés deux fois sur une échelle de 48 heures afin de faciliter l'interprétation. Les carrés A à H délimitent les intervalles de 10 jours dans quatre périodes différentes de l'année analysées à l'aide d'une analyse périodogramme, comme le montre la Figure 2



**Fig. 2.** Analyse par périodogramme de Lomb-Scargle (LSP) des rythmes d'activité locomotrice d'une femelle chamois des Alpes équipée d'un collier émetteur (g500 : **a-d**) et d'un chamois des Alpes mâle équipé d'un collier émetteur (g319 : **e-h**) dans le Parc national Suisse (Suisse), illustrés à la Fig. 1. Les analyses ont été effectuées sur des intervalles de 10 jours au cours de quatre périodes différentes de l'année. L'analyse LSP a montré la présence et la périodicité des rythmes de l'activité locomotrice. Les amplitudes des pics sont utilisées pour indiquer la période principale (lignes pointillées). La périodicité a confirmé la présence de rythmes unimodaux (période de 24 heures ; **a, d, e, h**), bimodaux (période de 12 heures ; **b, f**) et trimodaux (période de 8 heures ; **c, g**) chez les femelles et les mâles au cours du même mois de l'année. Le périodogramme indique la puissance normalisée (PN) du rythme expliqué par chaque période analysée dans une plage de 5 à 30 heures. Les lignes horizontales droites représentent le seuil de signification fixé à  $P = 0,05$ .

Il est intéressant de noter que le schéma d'activité locomotrice présentait une variation saisonnière marquée chez les femelles comme chez les mâles ; il est progressivement passé d'un schéma unimodal (avec un seul pic d'activité de décembre à mai/juin) à un **schéma bimodal/trimodal** pendant l'été et l'automne (Fig. 2). Pendant l'**été**, l'analyse du périodogramme a montré un rythme significatif avec une période de 12h ( $P < 0,05$ , LSP ; Fig. 2b, f) tant chez les femelles que chez les mâles. En **automne**, la période s'est raccourcie à 8 h ( $P < 0,05$ , LSP ; Fig. 2c, g) et le schéma d'activité est devenu trimodal, avec une augmentation marquée de l'activité nocturne atteignant son pic à minuit (Fig. 1, matériel supplémentaire 4 Fig. A3-17).

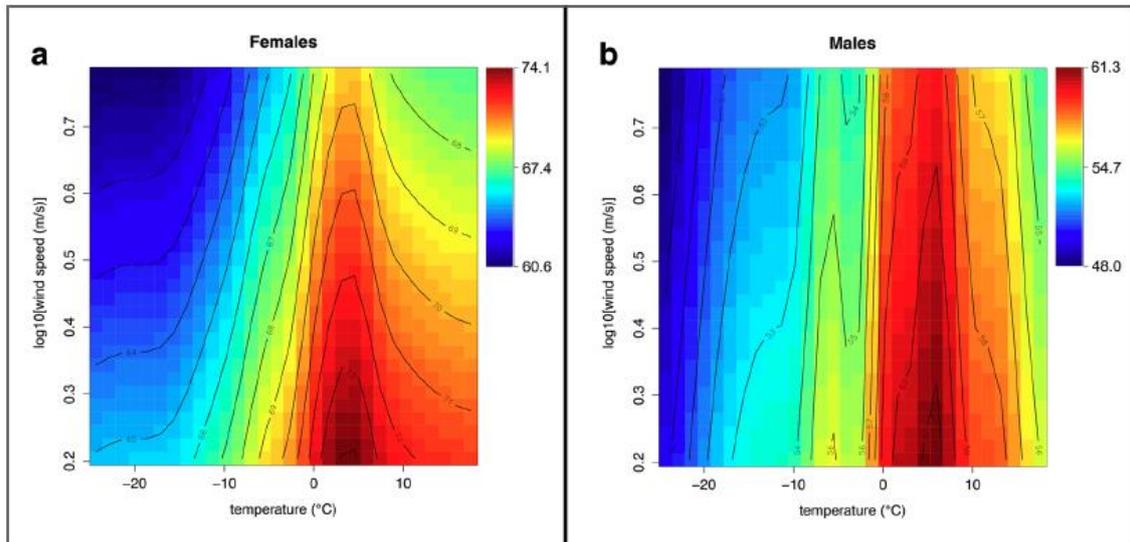


**Fig. 3.** Valeurs prédites par le meilleur modèle additif généralisé (voir le texte pour plus de détails) de l'activité moyenne quotidienne des chamois alpins dans le Parc national suisse. La figure montre les effets de la date julienne (**a**) et des précipitations quotidiennes (**b**). Les prédictions sont données en fonction de la moyenne de toutes les autres covariables du modèle, pour les colliers g26 et g375, respectivement pour les femelles et les mâles. Dans les graphiques, les femelles sont représentées par la ligne rouge, les mâles par la ligne bleue, tandis que les zones ombrées en couleur correspondent aux erreurs types estimées. Les lignes verticales discontinues (**a**) représentent le début (1<sup>er</sup> novembre) et la fin (30 novembre) de la période de rut

### Modèles globaux

L'hypothèse la mieux étayée par les données montre que la DMA des chamois varie en fonction de l'âge des individus tout au long de l'année et qu'elle est influencée par le refroidissement éolien et les précipitations. En effet, le meilleur modèle sélectionné (modèle # 9, AICc = 60708,6,  $\Delta$ AICc du deuxième modèle : 63,9 - matériel supplémentaire 2, Tableau A2) comprenait les variables prédictives suivantes : âge, jour de l'année, terme d'interaction température  $\times$  vitesse du vent et précipitations ( $R$ -sq.(adi) = 0,81). Les femelles plus âgées étaient plus actives que les plus jeunes, tandis que l'âge avait un effet inverse chez les mâles (matériel supplémentaire 5, Fig. A18a). Les résultats ont montré que, tout au long de l'année, la DMA des deux sexes suivait une courbe en forme de cloche, avec une **activité maximale** au début de l'été (pic des femelles le 178<sup>ème</sup> jour de l'année, soit le 27 juin, et pic des mâles le 181<sup>ème</sup> jour de l'année, soit le 30 juin) et des valeurs minimales en janvier (Fig. 3a). Chez les mâles, un **deuxième** pic d'activité a été observé entre la mi-octobre et la fin novembre. Juste avant cette période, les mâles ont montré une augmentation brutale de leur activité, tandis que celle des femelles s'est stabilisée. Après cela, les mâles ont atteint le pic d'activité au début du rut, puis l'activité des mâles et des femelles a diminué au même rythme. Le facteur de refroidissement éolien, exprimé comme l'interaction entre la température et la vitesse du vent, a influencé la DMA des chamois avec de légères différences entre les deux sexes (Fig. 4). La DMA des deux sexes a atteint des **niveaux maximaux** pendant les jours où la température moyenne était comprise entre 3 et 7°C et où le vent était faible ou inexistant. L'activité des

chamois a diminué avec des températures **plus chaudes** et plus froides et, surtout, avec l'augmentation du vent, jusqu'à atteindre une DMA minimale pendant les jours plus venteux et plus froids. L'effet de cette interaction entre le vent et la température semblait plus important chez les femelles que chez les mâles. La DMA des femelles et des mâles a également été faiblement influencée par les précipitations, la DMA diminuant avec l'augmentation des précipitations quotidiennes (Fig. 3b).



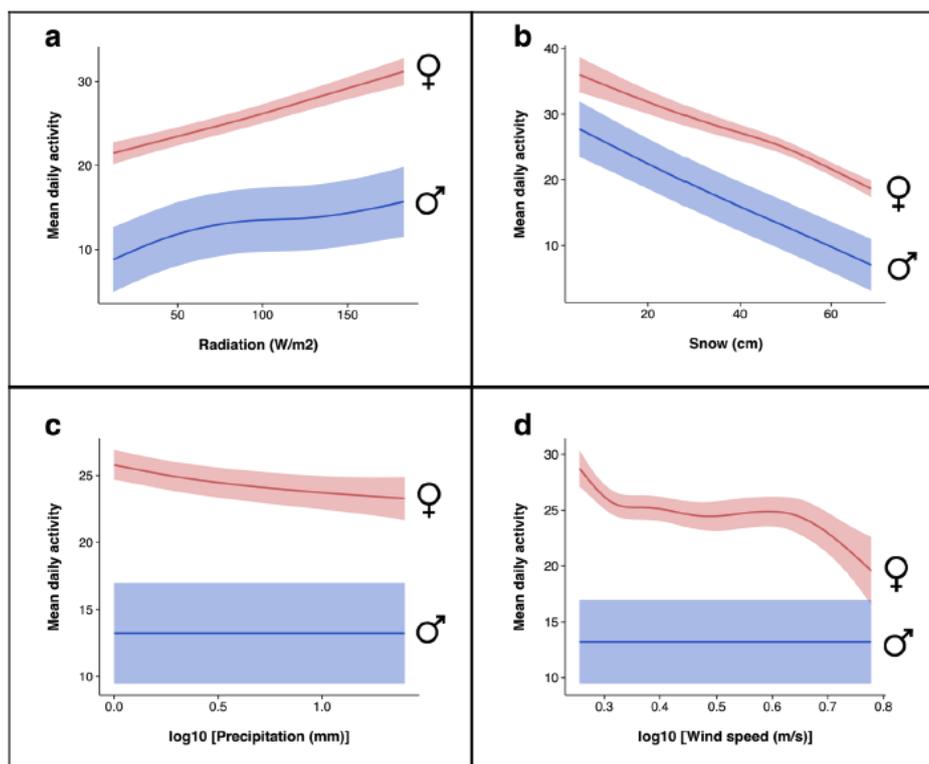
**Fig. 4.** Variation prévue de l'activité moyenne quotidienne chez les chamois femelles (a) et mâles (b) dans le Parc national suisse sous l'effet de l'interaction entre la température et la vitesse du vent. Les figures montrent les courbes de niveau avec les valeurs prévues par le meilleur modèle additif généralisé (voir le texte pour plus de détails). Les prévisions sont données en fonction de la moyenne de toutes les autres covariables du modèle, pour le collier g26 et le collier g375, respectivement pour les femelles et les mâles. La couleur rouge indique les valeurs les plus élevées et la couleur bleue les valeurs les plus basses

### Modèles hivernaux

L'hypothèse la mieux étayée par les données montre que la DMA des chamois fluctue pendant la saison hivernale en fonction de l'âge des individus et qu'elle est influencée par le rayonnement, la vitesse du vent, les précipitations et la profondeur de la neige (modèle # wS, AICc = 8672,9,  $\Delta$ AICc du deuxième modèle : 17,2- R-sq.(adj) = 0,68 ; matériel supplémentaire 2, Tableau A3).

L'âge a influencé l'activité des mâles, bien qu'il n'y ait pas de relation claire, et a eu un effet légèrement positif sur l'activité des femelles (matériel supplémentaire 5, Fig. A18). Les résultats ont montré que pendant cette période (1<sup>er</sup> décembre-29 février), la variation de la DMA des chamois s'expliquait mieux par le rayonnement que par la température, avec un effet positif sur les femelles et les mâles (Fig. 5a). La DMA des chamois a considérablement diminué avec l'augmentation de l'épaisseur de neige (Fig. 5b), tandis que la relation entre la DMA et les précipitations n'était faiblement négative que pour les femelles et n'affectait pas l'activité des mâles (Fig. 5c).

**Enfin**, la vitesse du vent semblait avoir un effet négatif uniquement sur la DMA des femelles et, en particulier, les chamois femelles présentaient des niveaux d'activité plus élevés les jours où le vent était faible ou absent et plus faibles les jours plus venteux (Fig. 5d).



**Fig. 5.** Valeurs prédites par le meilleur modèle additif généralisé (voir le texte pour plus de détails) de l'activité quotidienne des chamois alpins pendant les mois d'hiver (1<sup>er</sup> décembre-29 février) dans le Parc national suisse. La figure montre l'effet du rayonnement (**a**), de la profondeur de la neige (**b**), des précipitations (**c**) et de la vitesse du vent (**d**). Les prévisions sont données en fonction de la moyenne de toutes les autres covariables du modèle, pour les colliers g26 et g375, respectivement pour les femelles et les mâles. Dans les graphiques, les femelles sont représentées par la ligne rouge, les mâles par la ligne bleue, tandis que les zones ombrées colorées correspondent à l'erreur type estimée

## DISCUSSION

Cette première étude détaillée sur le terrain consacrée à l'activité des chamois Alpins a montré que cette espèce présentait un rythme **diurne** évident dans son activité locomotrice. L'activité locomotrice diurne était fortement influencée par les **facteurs climatiques**, les femelles et les mâles réagissant de manière similaire aux facteurs environnementaux analysés.

Le rythme de l'activité locomotrice variait d'un rythme unimodal en hiver à un rythme bimodal en été et en automne. Ce n'est pas un hasard si, selon les résultats de l'AMD, les chamois étaient plus actifs au printemps et en été et moins actifs en hiver. Des études antérieures ont montré que les chamois consacrent généralement environ 67 à 70% de leur temps d'activité à la recherche de nourriture (Rüttimann et al. 2008). Ainsi, conformément à d'autres études sur le comportement des ongulés (Collins et al. 1978 ; Risenhoover 1986 ; Beier et McCullough 1990), nous pouvons supposer que les changements dans l'activité des chamois reflètent principalement les changements dans le temps consacré à l'alimentation. Nous pouvons donc affirmer que la variation des schémas d'activité s'explique par la réponse des chamois aux variations saisonnières de la disponibilité des ressources alimentaires. Dans les zones montagneuses, la croissance rapide des plantes fourragères fraîches commence généralement immédiatement après la fonte des neiges (généralement en avril-juin et plus tôt à basse altitude), fournissant ainsi une source de nourriture abondante et riche en protéines pendant une période relativement brève. Le passage d'un schéma unimodal à un schéma bimodal au printemps et en été peut être une conséquence physiologique liée aux rythmes de rumination. Lorsque les ruminants mangent plus de fourrage, ils remplissent généralement leur rumen plus rapidement et doivent donc se coucher plus tôt dans la journée pour ruminer

et digérer les végétaux (VanSoest 1994). **De plus**, lorsque le fourrage est riche en protéines, la digestion est plus rapide, ce qui permet aux animaux d'entreprendre une deuxième période d'activité alimentaire plus tard dans la journée (VanSoest 1994).

**De plus**, même le pic d'activité estival mis en évidence par nos analyses peut être interprété comme une stratégie d'adaptation à la disponibilité des ressources alimentaires. Le pic d'activité pendant les mois de printemps et d'été peut permettre aux chamois de profiter des conditions fourragères les plus favorables afin de stocker des graisses pour survivre pendant les hivers longs, froids et enneigés, comme cela a été rapporté pour d'autres mammifères des températures nordiques (Tyler et Blix 1990 ; Adamezewski et al. 1997 ; Parker et al. 2009).

**En conséquence**, la réduction de l'activité pendant l'hiver et le modèle unimodal mis en évidence par nos analyses peuvent être considérés comme une stratégie d'adaptation visant à conserver l'énergie en réponse à des conditions défavorables (c'est-à-dire un climat rigoureux, des températures froides avec un refroidissement éolien, une diminution de la qualité du fourrage et de la disponibilité de la nourriture en raison de la neige). **Chez les chamois femelles et mâles, la diminution de la qualité et de la quantité de fourrage peut être compensée par une baisse du taux métabolique et l'utilisation des réserves énergétiques stockées.** La réduction de la consommation alimentaire et, en général, du taux métabolique pendant l'hiver est très répandue chez les ongulés nordiques comme stratégie pour faire face aux conditions froides et à la faible disponibilité des ressources alimentaires (revue dans Arnold et al. 2004). **À première vue**, l'activité suit une courbe en cloche, avec des valeurs maximales à la fin du mois de juin, lorsque les jours sont les plus longs, et des valeurs minimales en hiver. Tout au long de l'année, les rythmes d'activité peuvent s'écarter de ce schéma, ce qui suggère que d'autres facteurs biologiques et environnementaux peuvent servir de repères temporels pour la régulation de l'activité des chamois. En novembre, par exemple, un pic d'activité chez les mâles a perturbé la tendance à la baisse qui caractérise la période allant du milieu de l'été à l'hiver.

Cela coïncidait avec la saison des amours des chamois, qui atteint son apogée entre le 16 et le 25 novembre (Corlatti et al. 2013*b*). Ce pic d'activité ne peut être attribué au comportement de recherche de nourriture, car les mâles réduisent généralement leur consommation de nourriture pendant la période du rut (Willisch et Ingold 2007). **Par conséquent**, selon Corlatti et al. (2013*b*), les niveaux d'activité élevés observés dans cette étude étaient probablement dus à des activités sociales visant à obtenir des opportunités d'accouplement. **Nos résultats ont montré que l'activité nocturne des chamois augmentait en automne, avec un troisième pic d'activité quotidienne observé à minuit.** Nos résultats concordent donc avec les connaissances antérieures sur cette espèce et contribuent à expliquer pourquoi les mâles perdent plus de poids que les femelles pendant la période du rut (Garel et al. 2009 ; Mason et al. 2011 ; Rughetti et Festa-Bianchet 2011). **En effet**, pendant la période du rut, les mâles passaient nettement moins de temps à se nourrir (c'est-à-dire réduction de la consommation alimentaire ; Willisch et Ingold 2007 ; Corlatti et al. 2013*a*) et étaient plus actifs (c'est-à-dire augmentation de la dépense énergétique).

Le **climat** est un autre facteur temporel qui influence l'activité des chamois : ceux-ci ont adapté leur activité en fonction des variations du facteur de refroidissement éolien, ainsi que des changements dans les niveaux de précipitations et, en hiver, de l'abondance de la neige

et du **rayonnement solaire**. L'interaction entre la température de l'air et la vitesse du vent (facteur de refroidissement éolien) semble influencer les rythmes d'activité des chamois, soit en réduisant, soit en augmentant leur niveau d'activité quotidien. La réponse de l'activité des chamois à la température était parabolique pour les deux sexes : en juillet, par exemple, les niveaux d'activité les plus élevés ont été observés pendant les jours où la température moyenne était comprise entre 3 et 7°C et où la vitesse du vent était faible, tandis qu'une baisse des niveaux d'activité a été observée à des températures plus élevées et plus basses (Fig. 4). Cet effet de la température était exacerbé par la vitesse du vent et la DMA atteignait des niveaux minimaux pendant les jours plus venteux et plus froids.

L'activité semblait donc strictement dépendre de l'équilibre thermique des animaux. D'une part, lorsque les températures de l'air sont inférieures à la **zone de thermoneutralité** des animaux et que le vent s'intensifie, la diminution de l'activité peut être considérée comme une stratégie visant à réduire les coûts de thermorégulation en cherchant un abri (en termes de budget temps, en se reposant) afin d'éviter les pertes de chaleur, qui peuvent être exacerbées par l'évapotranspiration plus élevée causée par le vent. De même, Moen (1976) et Gates et Hudson (1979) ont montré que la position couchée et l'inactivité réduisent considérablement les coûts métaboliques de la thermorégulation par temps froid. D'autre part, lorsque les températures de l'air dépassent la zone de thermoneutralité de l'espèce, la réduction de l'activité peut être une tentative d'éviter la surcharge thermique en réduisant les activités génératrices de chaleur telles que l'alimentation, les déplacements et peut-être même les interactions sociales. Ce résultat est cohérent avec une étude observationnelle précédente sur les chamois alpins, qui ont été observés comme consacrant moins de temps à la recherche de nourriture lorsque les températures augmentaient pendant l'été (Mason et al. 2014). À cet égard, les chamois ne semblaient pas tirer parti du vent comme agent réduisant la surcharge thermique et, selon nos résultats, la vitesse du vent était probablement perçue comme une nuisance pendant les journées froides et chaudes.

Plusieurs auteurs ont montré que le stress thermique impose une limite maximale au temps que les animaux consacrent à leur activité quotidienne (par exemple, Orthoptera : Parker 1982 ; Chappell 1983 ; corneille d'Amérique [*Corvus brachyrhynchos*], écureuil gris [*Sciurus carolinensis*] : Kilpatrick 2003 ; castor d'Amérique du Nord [*Castor canadensis*] : Belovsky 1984b ; lièvre d'Amérique [*Lepus americanus*] : Belovsky 1984a ; orignal [*Alces alces*] : Belovsky 1978 ; grand koudou [*Tragelaphus strepsiceros*] : Owen-Smith 1998). Chaque espèce a développé une tolérance à la chaleur en fonction de l'habitat dans lequel elle vit. Par conséquent, les ongulés vivant dans les régions tempérées semblent voir leur niveau d'activité réduit par les températures plus basses par rapport aux espèces vivant dans la savane africaine (par exemple Belovsky et Slade 1986 ; Owen-Smith 1998).

Nos résultats ont montré qu'en juillet, les chamois commençaient déjà à réduire leur activité à 7-10°C. Compte tenu de la modification rapide du cycle saisonnier des variables climatiques qui caractérise les dernières décennies, les rythmes d'activité annuels des chamois, qui ont évolué au cours de milliers d'années et sont bien synchronisés avec les saisons, pourraient se désynchroniser avec les défis périodiques que leur posera leur environnement à l'avenir. En raison de la hausse des températures prévue dans les régions alpines (environ 0,25°C/décennie, Gobiet et al. 2014), l'activité quotidienne des chamois devrait diminuer, en particulier pendant l'été, compromettant ainsi leur capacité à accumuler des réserves

corporelles si la disponibilité et/ou la qualité des ressources alimentaires n'augmentent pas. Cela pourrait affecter la capacité des animaux à faire face aux pénuries alimentaires de la saison hivernale Alpine, avec des effets importants sur le cycle de vie individuel. Ce scénario devrait s'aggraver selon les prévisions sur le rayonnement global le long de la crête alpine, qui indiquent une augmentation du rayonnement pendant l'été et une diminution pendant l'hiver (Gobiet et al. 2014). **D'une part, l'augmentation du rayonnement pendant l'été pourrait exacerber la réduction de l'activité des chamois afin d'éviter la surcharge thermique.** D'autre part, la diminution du rayonnement pendant l'hiver pourrait augmenter les coûts de thermorégulation. **En effet**, nous avons constaté que l'activité des chamois était positivement corrélée au rayonnement pendant les mois d'hiver ; nous avons donc émis l'hypothèse que pendant l'hiver, les chamois pouvaient bénéficier de l'absorption du rayonnement solaire. En utilisant des zones ensoleillées et en tirant parti de la chaleur exogène pour la thermorégulation, ils auraient pu réduire la quantité de chaleur endogène produite pour maintenir une température corporelle constante.

Dans le même ordre d'idées, Signer et al. (2011) ont montré que le réchauffement assisté par la chaleur rayonnante est une stratégie clé pour les bouquetins alpins (*Capra ibex*) afin de supporter les conditions hivernales rigoureuses. Dans ce contexte, il est utile de noter le rôle du pelage noir des chamois pendant la saison hivernale. Nos résultats suggèrent que cette caractéristique évolutive spécifique a favorisé une plus grande absorption du rayonnement solaire (chaleur exogène) et donc une augmentation de l'activité quotidienne.

**À l'inverse**, l'activité hivernale des chamois pourrait bénéficier de la diminution substantielle de la durée et de la quantité de neige alpine résultant du changement climatique mondial (Gobiet et al. 2014). Nos analyses des données hivernales ont mis en évidence une forte corrélation négative entre l'activité quotidienne et l'abondance de neige (tant en termes de précipitations que d'épaisseur). Plusieurs études ont analysé l'effet de la profondeur de la neige sur le comportement spatial (Tyler et Blix 1990), les rythmes d'activité (Cederlund 1981 ; Beier et McCullough 1990), le cycle de vie et la dynamique des populations (Jacobson et al. 2004 ; Apollonio et al. 2013 ; Willis et al. 2013). Il est bien connu que la neige profonde entraîne une dépense énergétique plus importante pour les grands mammifères, sans doute en raison à la fois d'une moindre disponibilité alimentaire et d'une dépense énergétique plus élevée liée à la locomotion. Notre étude a montré que les chamois réduisaient leur activité lorsque la profondeur de la neige augmentait : en effet, lorsque la profondeur de la neige était plus importante, les chamois adoptaient une stratégie prudente en réduisant leur activité totale, probablement en raison de la moindre disponibilité alimentaire, mais aussi pour éviter les problèmes de mobilité et réduire les risques d'accident (c'est-à-dire les avalanches). Comme les chamois ont une membrane interdigitale qui augmente la répartition du poids et favorise la mobilité sur les surfaces enneigées (Couturier 1938), on pourrait s'attendre à ce que la profondeur de la neige ait un effet réduit sur leur comportement. **Néanmoins, cette adaptation anatomique aux surfaces enneigées ne semble pas suffisante pour maintenir des rythmes d'activité réguliers en cas de neige profonde.** Des recherches supplémentaires devraient être menées pour évaluer l'effet de cette réduction de l'activité sur le cycle de vie individuel et la dynamique des populations, et pour estimer l'effet réel de la membrane interdigitale en comparant le budget d'activité des chamois avec des informations sur des espèces d'ongulés sympatriques ne possédant pas cette membrane (par exemple, le bouquetin Alpin).

**En conclusion**, notre étude a montré que des informations détaillées sur l'activité peuvent être utilisées pour analyser comment les stratégies comportementales ont évolué chez les animaux afin de s'adapter à leur environnement, tirer parti des ressources disponibles et répondre aux changements environnementaux (par exemple, le changement climatique mondial). Dans notre cas, nous avons montré que le chamois Alpin est bien adapté à l'environnement de haute montagne et à la saisonnalité, même s'il peut être sensible au changement climatique. À cet égard, nos travaux ont montré la complexité des réponses comportementales potentielles à la variation de multiples facteurs environnementaux tels que les variables climatiques et les ressources alimentaires.

Il est important de noter que nos résultats ont été obtenus en utilisant la moyenne quotidienne de l'activité. Ce faisant, nous n'avons pas tenu compte de la répartition de l'activité au cours de la journée. L'analyse de données détaillées sur l'activité, plutôt qu'une étude sur la moyenne quotidienne, permettra probablement de mettre en évidence les effets des facteurs individuels et environnementaux sur la répartition de l'activité des chamois au cours de la journée et améliorera ainsi notre compréhension de la plasticité comportementale de cette espèce dans l'utilisation des ressources énergétiques.

## References

- Adamczewski JZ, Flood PF, Gunn A (1997) Seasonal patterns in body composition and reproduction of female muskoxen (*Ovibos moschatus*). *J Zool* 241:245–269
- Apollonio M, Andersen R, Putman R (2010) European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Apollonio M, Brivio F, Rossi I, Bassano B, Grignolio S (2013) Consequences of snowy winters on male mating strategies and reproduction in a mountain ungulate. *Behav Process* 98:44–50
- Armitage KB (2009) Fur color diversity in marmots. *Ethol Ecol Evol* 21: 183–194
- Arnold W, Ruf T, Reimoser S, Tataruch F, Ondersheka K, Schober F (2004) Nocturnal hypometabolism as an overwintering strategy of red deer (*Cervus elaphus*). *Am J Physiol-Reg I* 286:R174–R181
- Aschoff J (1963) Comparative physiology: diurnal rhythms. *Annu Rev Physiol* 25:581–600
- Aschoff J (1979) Circadian rhythms: influences of internal and external factors on the period measured in constant conditions. *Z Tierpsychol* 49:225–249
- Aschoff J, Daan S, Honma KI (1982) Zeitgebers, entrainment, and masking: some unsettled questions. In: Aschoff J, Daan S, Groos G (eds) Vertebrate circadian systems. Springer, Berlin, pp 13–24
- Begert M, Schlegel T, Kirchhofer W (2005) Homogeneous temperature and precipitation series of Switzerland from 1864 to 2000. *Int J Climatol* 25:65–80
- Beier P, McCullough DR (1990) Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monogr* 109:3–51
- Belovsky GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theor Popul Biol* 14:105–134
- Belovsky GE (1984a) Moose and snowshoe hare competition and a mechanistic explanation from foraging theory. *Oecologia* 61: 150–159
- Belovsky GE (1984b) Summer diet optimization by beaver. *Am Midl Nat* 111:209–222
- Belovsky GE, Slade JB (1986) Time budgets of grassland herbivores: body size similarities. *Oecologia* 70:53–62
- Cederlund G (1981) Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Swed Wildlife Res* 11:315–348
- Chappell MA (1983) Thermal limitations to escape responses in desert grasshoppers. *Anim Behav* 31:1088–1093

- Collins WB, Urness PJ, Austin DD (1978) Elk diets and activities on different lodgepole pine habitat segments. *J Wildlife Manage* 42: 799–810
- R Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org/>.
- Corlatti L, Lebl K, Filli F, Ruf T (2012) Unbiased sex-specific survival in Alpine chamois. *Z Saugtierkd* 77:135–139
- Corlatti L, Bassano B, Valencak TG, Lovari S (2013a) Foraging strategies associated with alternative reproductive tactics in a large mammal. *J Zool* 291:111–118
- Corlatti L, Caroli M, Pietrocini V, Lovari S (2013b) Rutting behaviour of territorial and nonterritorial male chamois: is there a home advantage? *Behav Process* 92:118–124
- Couturier M (1938) *Le chamois*. B. Arthaud Editeur, Grenoble, France
- Dochtermann NA, Jenkins SH (2011) Developing multiple hypotheses in behavioral ecology. *Behav Ecol Sociobiol* 65:37–85
- Enright JT (1965) The search for rhythmicity in biological time-series. *J Theor Biol* 8:426–468
- Ernakovich JG, Hopping KA, Berdanier AB, Simpson RT, Kachergis EJ, Steltzer H, Wallenstein MD (2014) Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Global Change Biol* 20:3256–3269
- Garel M, Loison A, Jullien J-M, Dubray D, Maillard D, Gaillard J-M (2009) Sex-specific growth in Alpine chamois. *J Mammal* 90: 954–960
- Gates CC, Hudson RJ (1979) Effects of posture and activity on metabolic responses of Wapiti to cold. *J Wildlife Manage* 43:564–567
- Gilbert C, McCafferty D, Le Maho Y, Martrette JM, Giroud S, Blanc S, Ancel A (2010) One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biol Rev* 85:545–569
- Gobiet A, Kotlarski S, Beniston M, Heinrich G, Rajczak J, Stoffel M (2014) 21st century climate change in the European alps—a review. *Sci Total Environ* 493:1138–1151
- Gorman MR, Goldman BD, Zucker I (2001) Mammalian photoperiodism. In: Takahashi JS, Turek FW, Moore RY (eds) *Handbook of behavioral neurobiology: circadian clocks*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp 481–508
- Graunke KL, Schuster T, Lidfors LM (2011) Influence of weather on the behaviour of outdoor-wintered beef cattle in Scandinavia. *Livest Sci* 136:247–255
- Gwinner E (2003) Circannual rhythms in birds. *Curr Opin Neurobiol* 13: 770–778
- Ismail K, Kamal K, Plath M, Wronski T (2011) Effects of an exceptional drought on daily activity patterns, reproductive behaviour, and reproductive success of reintroduced Arabian oryx (*Oryx leucorox*). *J Arid Environ* 75:125–131
- Jacobson AR, Provenzale A, von Hardenberg A, Bassano B, Festa-Bianchet M (2004) Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85:1598–1610
- Jingfors KT (1982) Seasonal activity budgets and movements of a reintroduced Alaskan muskox herd. *J Wildlife Manage* 46:344–350
- Jönsson KI (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57–66
- Kamler JF, Jxdrzejewska B, Jxdrzejewski W (2007) Activity patterns of red deer in Bialowieza National Park, Poland. *J Mammal* 88: 508–514
- Kilpatrick AM (2003) The impact of thermoregulatory costs on foraging behaviour: a test with American Crows (*Corvus brachyrhynchos*) and eastern grey squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Evol Ecol Res* 5: 781–786
- Kondo N, Sekijima T, Kondo J, Takamatsu N, Tohya K, Ohtsu T (2006) Circannual control of hibernation by HP complex in the brain. *Cell* 125:161–172
- Korstjens AH, Lehmann J, Dunbar RIM (2010) Resting time as an ecological constraint on primate biogeography. *Anim Behav* 79: 361–374
- Kufeld RC, Bowden DC, Schrupp DL (1988) Habitat selection and activity patterns of female mule deer in the Front Range, Colorado. *J Range Manage* 41:515–522
- Kumar V, Wingfield JC, Dawson A, Ramenofsky M, Rani S, Bartell P (2010) Biological clocks and regulation of seasonal reproduction and migration in birds. *Physiol Biochem Zool* 83:827–835
- Lehmann J, Korstjens AH, Dunbar RIM (2008) Time and distribution: a model of ape biogeography. *Ethol Ecol Evol* 20:337–359
- Owen-Smith N (1998) How high ambient temperature affects the daily activity and foraging time of a subtropical ungulate, the greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). *J Zool* 246:183–192
- Owen-Smith N, Goodall V (2014) Coping with savanna seasonality: comparative daily activity patterns of African ungulates as revealed by GPS telemetry. *J Zool* 293:181–191
- Parker MA (1982) Thermoregulation by diurnal movement in the barberpole grasshopper (*Dactyloctenium aegyptium*). *Am Midl Nat* 107: 228–237
- Parker KL, Barboza PS, Gillingham MP (2009) Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Funct Ecol* 23:57–69
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42
- Paul MJ, Zucker I, Schwartz WJ (2008) Tracking the seasons: the internal calendars of vertebrates. *Philos T Roy Soc B* 363:341–361
- Pérez-Barbería F, Mutuberria G, Nores C (1998) Reproductive parameters, kidney fat index, and grazing activity relationships between the sexes in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriol* 43:311–324
- Pettorelli N, Mysterud A, Yoccoz NG, Langvatn R, Stenseth NC (2005) Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes. *Proc R Soc Lond B* 272: 2357–2364
- Pettorelli N, Pelletier F, Av H, Festa-Bianchet M, Côté SD (2007) Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390
- Pittendrigh CS (1993) Temporal organization: reflections of a Darwinian clock-watcher. *Annu Rev Physiol* 55:16–54
- Plard F, Gaillard J-M, Coulson T, Hewison AJM, Delorme D, Wamant C, Bonenfant C (2014) Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLoS Biol* 12: e1001828
- Porter WP, Budaraju S, Stewart WE, Ramankutty N (2000) Calculating climate effects on birds and mammals: impacts on biodiversity, conservation, population parameters, and global community structure. *Am Zool* 40:597–630
- Prates H, Bicca-Marques J (2008) Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *Int J Primatol* 29:703–715
- Refinetti R, Lissen GC, Halberg F (2007) Procedures for numerical analysis of circadian rhythms. *Biol Rhythm Res* 38:275–325
- Risenhoover KL (1986) Winter activity patterns of moose in interior

- Loe LE, Myrsterud A, Stien A, Steen H, Evans DM, Austrheim G (2007) Positive short-term effects of sheep grazing on the alpine avifauna. *Biol Lett* 3:110–112
- Lomb N (1976) Least-squares frequency analysis of unequally spaced data. *Astrophys Space Sci* 39:447–462
- Lovegrove B (2005) Seasonal thermoregulatory responses in mammals. *J Comp Physiol B* 175:231–247
- Maia ASC, da Silva RG, Nascimento ST, Nascimento CCN, Pedroza HP, Domingos HGT (2015) Thermoregulatory responses of goats in hot environments. *Int J Biometeorol* 59:1025–1033
- Martinet L, Mondain-Monval M, Monnerie R (1992) Endogenous circannual rhythms and photorefractoriness of testis activity, moult and prolactin concentrations in mink (*Mustela vison*). *J Reprod Fertil* 95:325–338
- Mason THE, Chirichella R, Richards SA, Stephens PA, Wills SG, Apollonio M (2011) Contrasting life histories in neighbouring populations of a large mammal. *PLoS One* 6:e28002
- Loe LE, Myrsterud A, Stien A, Steen H, Evans DM, Austrheim G (2007) Positive short-term effects of sheep grazing on the alpine avifauna. *Biol Lett* 3:110–112
- Lomb N (1976) Least-squares frequency analysis of unequally spaced data. *Astrophys Space Sci* 39:447–462
- Lovegrove B (2005) Seasonal thermoregulatory responses in mammals. *J Comp Physiol B* 175:231–247
- Maia ASC, da Silva RG, Nascimento ST, Nascimento CCN, Pedroza HP, Domingos HGT (2015) Thermoregulatory responses of goats in hot environments. *Int J Biometeorol* 59:1025–1033
- Martinet L, Mondain-Monval M, Monnerie R (1992) Endogenous circannual rhythms and photorefractoriness of testis activity, moult and prolactin concentrations in mink (*Mustela vison*). *J Reprod Fertil* 95:325–338
- Mason THE, Chirichella R, Richards SA, Stephens PA, Wills SG, Apollonio M (2011) Contrasting life histories in neighbouring populations of a large mammal. *PLoS One* 6:e28002
- Mason THE, Stephens PA, Apollonio M, Willis SG (2014) Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Global Change Biol* 20:3872–3882
- Moen AN (1976) Energy conservation by white-tailed deer in the winter. *Ecology* 57:192–198
- Shackleton DM (1997) Wild sheep and goats and their relatives: status survey and conservation action plan for Caprinae. World Conservation Union - IUCN, Gland, Switzerland
- Signer C, Ruf T, Arnold W (2011) Hypometabolism and basking: the strategies of Alpine ibex to endure harsh over-wintering conditions. *Funct Ecol* 25:537–547
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3rd edn. Freeman, New York
- Sokolove PG, Bushell WN (1978) The chi square periodogram: its utility for analysis of circadian rhythms. *J Theor Biol* 72:131–160
- Spitzenberger F, Bauer K, Mayer A, Weiß E, Preleuthner M, Sackl P, Sieber J (2001) Die Säugetierfauna Österreichs, Grüne Reihe des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft. Austria medien service, Graz
- Stache A, Heller E, Hothorn T, Heurich M (2013) Activity patterns of European roe deer (*Capreolus capreolus*) are strongly influenced by individual behaviour. *Folia Zool* 62:67–75
- Symonds MRE, Moussalli A (2011) A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav Ecol Sociobiol* 65:13–21
- Tyler NJC, Blix AS (1990) Survival strategies in arctic ungulates. *Rangifer, Special Issue* 3:211–230
- Alaska. *J Wildlife Manage* 50:727–734
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57–60
- Ruf T (1999) The Lomb-Scargle periodogram in biological rhythm research: analysis of in-complete and unequally spaced time-series. *Biol Rhythm Res* 30:178–201
- Rughetti M, Festa-Bianchet M (2011) Seasonal changes in sexual size dimorphism in northern chamois. *J Zool* 284:257–264
- Rutberg AT (1987) Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *Am Nat* 130:692–710
- Rüttimann S, Giacometti M, McElligott A (2008) Effect of domestic sheep on chamois activity, distribution and abundance on sub-alpine pastures. *Eur J Wildlife Res* 54:110–116
- Schmid B, Helfrich-Forster C, Yoshii T (2011) A new ImageJ plug-in "ActogramJ" for chronobiological analyses. *J Biol Rhythm* 26:464–467
- Alaska. *J Wildlife Manage* 50:727–734
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57–60
- Ruf T (1999) The Lomb-Scargle periodogram in biological rhythm research: analysis of in-complete and unequally spaced time-series. *Biol Rhythm Res* 30:178–201
- Rughetti M, Festa-Bianchet M (2011) Seasonal changes in sexual size dimorphism in northern chamois. *J Zool* 284:257–264
- Rutberg AT (1987) Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *Am Nat* 130:692–710
- Rüttimann S, Giacometti M, McElligott A (2008) Effect of domestic sheep on chamois activity, distribution and abundance on sub-alpine pastures. *Eur J Wildlife Res* 54:110–116
- Schmid B, Helfrich-Forster C, Yoshii T (2011) A new ImageJ plug-in "ActogramJ" for chronobiological analyses. *J Biol Rhythm* 26:464–467
- Schröder W, von Elsner-Schack I (1985) Correct age determination in chamois. In: Lovari S (ed) *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, London, pp 67–70
- Schütz KE, Clark KV, Cox NR, Matthews LR, Tucker CB (2010) Responses to short-term exposure to simulated rain and wind by dairy cattle: time budgets, shelter use, body temperature and feed intake. *Anim Welfare* 19:375–383
- Van Buskirk J (2012) Behavioural plasticity and environmental change. In: Candolin U, Wong BBM (eds) *Behavioural responses to a changing world*. Oxford University Press, Oxford, pp 145–158
- van Noordwijk AJ, McCleery RH, Perrins CM (1995) Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *J Anim Ecol* 64:451–458
- van Oort BEH, Tyler NJC, Gerkema MP, Folkow L, Blix AS, Stokkan KA (2005) Circadian organization in reindeer. *Nature* 438:1095–1096
- VanSoest PJ (1994) *Nutritional ecology of the ruminant*, 2nd edn. Cornell University Press, Ithaca, New York
- Willisch CS, Ingold P (2007) Feeding or resting? The strategy of rutting male Alpine chamois. *Ethology* 113:97–104
- Willisch CS, Bieri K, Struch M, Franceschina R, Schnidrig-Petrig R, Ingold P (2013) Climate effects on demographic parameters in an un hunted population of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *J Mammal* 94:173–182
- Wood S (2006) *Generalized additive models: an introduction with R*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL
- Wood S (2013) A simple test for random effects in regression models. *Biometrika* 100:1005–1010
- Zuur A, Ieno E, Walker N, Saveliev A, Smith G (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, USA