

Les forêts atténuent le déclin de la masse corporelle induit par le climat chez un herbivore montagnard

Received: 14 January 2021 | Accepted: 27 April 2021

DOI: 10.1111/gcb.15711

PRIMARY RESEARCH ARTICLE

 WILEY

Forests buffer the climate-induced decline of body mass in a mountain herbivore

Rudolf Reiner^{1,2}  | Andreas Zedrosser^{1,3} | Hubert Zeiler⁴ | Klaus Hackländer¹ | Luca Corlatti⁵ 

Résumé

On sait que le changement climatique affecte des caractéristiques clés du cycle biologique, telles que la masse corporelle, la reproduction et la survie de nombreuses espèces. Les populations animales vivant dans les habitats montagneux sont adaptées aux conditions environnementales saisonnières extrêmes, mais elles sont également considérées comme particulièrement vulnérables au changement climatique. Les études sur les ongulés de montagne se concentrent généralement sur les populations ou les sections de populations vivant au-dessus de la limite forestière, tandis que les populations vivant dans des **habitats forestiers** sont largement sous-étudiées. Nous cherchons ici à déterminer si les zones forestières peuvent atténuer l'impact du changement climatique sur les caractéristiques du cycle de vie en évaluant les effets interactifs de la température et des caractéristiques de l'habitat sur la variation de la masse corporelle chez le chamois alpin *Rupicapra rupicapra*. Nous avons examiné les données de 20 573 chamois d'un an collectées entre 1993 et 2019 dans 28 chaînes de montagnes des Alpes orientales Autrichiennes, caractérisées par différentes proportions de couverture forestière. Nos résultats montrent que le déclin temporel de la masse corporelle des chamois est moins prononcé dans les zones où la couverture forestière est plus importante. Pour les chamois vivant uniquement dans des habitats forestiers, aucun changement temporel significatif de la masse corporelle n'a été détecté. La variation de la masse corporelle a été influencée par l'interaction entre la densité et la couverture neigeuse, ainsi que par l'interaction entre les températures printanières et la couverture forestière, ce qui confirme le rôle des forêts en tant que **tampon thermique** contre les effets de l'augmentation des températures sur les caractéristiques du cycle biologique d'un ongulé de montagne. À son tour, cette étude suggère un **effet tampon** des forêts contre les impacts du changement climatique. Les évaluations des conséquences du changement climatique sur les caractéristiques du cycle biologique et la dynamique des populations des espèces vivant en montagne devraient donc tenir compte de la plasticité des espèces en ce qui concerne l'utilisation et la disponibilité des différents types d'habitats.

MOTS-CLÉS : masse corporelle, chamois, changement climatique, forêt, *Rupicapra rupicapra*, température, ongulé

1. INTRODUCTION

La prise de conscience des impacts du changement climatique mondial sur les organismes et les écosystèmes s'est accrue au cours des dernières décennies (Walther et al., 2002). Par exemple, les changements climatiques affectent la physiologie, la morphologie (Musolin, 2007 ; Ozgul et al., 2009) et le comportement (Mason, Stephens, et al., 2014 ; Van Buskirk et al., 2012), qui, à leur tour, affectent les caractéristiques du cycle biologique, telles que le succès reproductif, la survie et, en fin de compte, la dynamique des populations (Betts et al., 2018 ; Ozgul et al., 2010). Plusieurs études ont examiné les effets des paramètres climatiques sur la démographie et les traits clés d'une variété de taxons dans différents écosystèmes, depuis l'effet négatif de l'augmentation des températures sur la répartition des oiseaux (Erasmus et al., 2002), la phénologie de reproduction (Wang et al., 2002), la diminution de la biomasse animale marine (Bryndum-Buchholz et al., 2019), jusqu'aux changements d'altitude et de latitude de nombreuses espèces végétales et animales (Parmesan & Yohe, 2003). Une conclusion générale courante est que l'effet du changement climatique pourrait entraîner une réduction massive, voire l'extinction, de tout un ordre de plantes, d'insectes et de mammifères (Pio et al., 2014).

L'augmentation des températures ambiantes, en particulier, pourrait avoir de graves répercussions sur des caractéristiques clés du cycle de vie telles que la masse corporelle, un indicateur important de la condition physique des animaux (par exemple, Gaillard et al., 2000 ; Stewart et al., 2005). Une tendance mondiale à la diminution de la masse corporelle dans le contexte du réchauffement climatique a été signalée pour un nombre croissant de taxons (Gardner et al., 2011), notamment les oiseaux (Salewski et al., 2010 ; Yom-Tov, 2001), les mammifères (Ozgul et al., 2010 ; Rode et al., 2010) et les ectothermes (Daufresne et al., 2009 ; Genner et al., 2010), tant dans les écosystèmes terrestres qu'aquatiques. Les changements de température peuvent entraîner une diminution de la masse corporelle, soit directement, soit indirectement (Gardner et al., 2011). Par exemple, la hausse des températures due au changement climatique peut augmenter les coûts de thermorégulation, ce qui peut entraîner une diminution de la masse corporelle, comme le montrent les babblers pie du Sud *Turdoides bicolor* (du Plessis et al., 2012) et les lézards *Varanus* spp. (Kearney et al., 2009). **De même**, des températures plus élevées peuvent réduire la disponibilité des ressources, entraînant une baisse des taux de reproduction et de survie (Clutton-Brock & Pemberton, 2004 ; Lenarz et al., 2009 ; Pettorelli et al., 2007 ; Ruprecht et al., 2016), affectant ainsi la dynamique des populations (par exemple, chez le lynx du Canada *Lynx canadensis* : Yom-Tov et al., 2007). L'augmentation de la température due au changement climatique est particulièrement marquée à haute altitude et sous les latitudes élevées (Diaz & Bradley, 1997 ; Turco et al., 2015). Les populations fauniques qui habitent ces environnements sont adaptées pour faire face à des conditions difficiles et variables selon les saisons (Aublet et al., 2009 ; McCann et al., 2013) ; on s'attend donc à ce qu'elles soient particulièrement vulnérables à la hausse des températures dans le contexte du changement climatique (Jenouvrier et al., 2009 ; Parmesan, 2006). Par exemple, la masse corporelle des élans *Alces alces* vivant à des latitudes élevées a diminué en raison de l'augmentation à long terme des températures au printemps et au début de l'été (Hertindal et al. 2006). **En outre**, les changements dans le verdissement de la végétation peuvent créer des décalages entre la disponibilité des ressources et la date de naissance, réduisant ainsi les possibilités de recherche de nourriture pendant une période critique de l'année et affectant la démographie des populations, comme cela a été observé

chez plusieurs grands herbivores en haute altitude (par exemple, Lovari et al., 2020 ; Plard et al., 2014 ; Rattenbury et al., 2018).

Le chamois Alpin *Rupicapra rupicapra rupicapra* est l'ongulé de montagne le plus abondant dans les Alpes Européennes (Corlatti et al., 2011) et est morphologiquement et physiologiquement adapté aux climats froids (Ascenzi et al., 1993). Lorsqu'ils sont confrontés à des augmentations temporaires de la température, les individus adoptent des comportements thermorégulateurs, par exemple en se déplaçant vers des altitudes plus élevées (Mason, Stephens, et al., 2014) ou en modifiant leurs rythmes d'activité pour les adapter à des moments de la journée plus favorables (Grignolio et al., 2018). **En revanche**, les augmentations à long terme des températures ambiantes ont entraîné une diminution de la masse corporelle des chamois (Mason, Apollonio, et al., 2014 ; Rughetti & Festa-Bianchet, 2012).

La plupart des études sur les chamois se sont concentrées sur les populations vivant dans les zones montagneuses **au-dessus** de la limite forestière. **Cependant, des preuves suggèrent que les forêts montagnardes et subalpines font également partie de l'habitat naturel de l'espèce et que la distribution actuelle, principalement Alpine, pourrait être en grande partie une conséquence de la pression exercée par la chasse post-néolithique** (Baumann et al., 2005). Les chamois sont donc assez flexibles dans le choix de leur habitat et, en présence de terrains escarpés et rocheux (von Elsner-Schack, 1985), les populations peuvent habiter de manière permanente des zones boisées, même à basse altitude. À son tour, la plasticité écologique du chamois suggère que les effets à long terme du changement climatique sur la masse corporelle peuvent varier en fonction du contexte environnemental, car les réponses du cycle de vie aux conditions climatiques peuvent varier d'un habitat à l'autre (Chirichella et al., 2021 ; Loison et al., 1999). Les forêts, par exemple, peuvent atténuer les effets des conditions environnementales défavorables sur les traits phénotypiques (Betts et al., 2018 ; Melin et al., 2014). Les forêts, par exemple, peuvent atténuer les traits phénotypiques face à des conditions environnementales défavorables (Betts et al., 2018 ; Melin et al., 2014), car les conditions climatiques sous la canopée forestière sont généralement moins extrêmes que dans les paysages ouverts (Ewers & Banks-Leite, 2013 ; Mora et al., 2011). À notre connaissance, aucune étude n'a encore examiné les effets interactifs de la température et des caractéristiques de l'habitat sur la variation de la masse corporelle des ongulés. Nous étudions ici l'effet du couvert forestier sur les variations de la masse corporelle des chamois dans les Alpes orientales Autrichiennes. Nous exploitons un vaste ensemble de données ($n = 20\,573$) sur des individus prélevés sur une période de 27 ans (1993-2019) dans des habitats présentant différentes proportions de couverture forestière, afin de tester des hypothèses sur les effets spécifiques à l'habitat des conditions climatiques sur la masse corporelle des chamois d'un an (1 an), c'est-à-dire la classe d'âge la plus touchée par les conditions environnementales (Mason, Apollonio, et al., 2014 ; Rughetti & Festa-Bianchet, 2012 ; Willis et al., 2013). Plus précisément, nous émettons **l'hypothèse** que la masse corporelle des chamois d'un an (i) évolue au fil du temps (cf. Mason, Apollonio, et al., 2014 ; Rughetti & Festa-Bianchet, 2012) en fonction de la couverture forestière et que (ii) l'effet des températures printanières et estivales sur la masse corporelle varie en fonction de la couverture forestière. **En conséquence**, après avoir pris en compte les **facteurs de confusion** potentiels tels que la densité de population et la profondeur de la neige, nous prévoyons que la masse corporelle des chamois d'un an est significativement liée à (a) l'interaction entre l'année et la couverture

forestière, c'est-à-dire qu'il y a une diminution moins prononcée de la masse corporelle avec l'augmentation de la couverture forestière, et à (b) l'interaction entre les températures printanières et estivales et la couverture forestière, c'est-à-dire l'effet de l'augmentation des températures printanières et estivales sur la masse corporelle est moins prononcé lorsque la couverture forestière augmente.

2. MATERIEL et METHODE

2.1. Zone d'étude et populations

La zone d'étude était située dans la partie autrichienne des Alpes orientales (environ 46°38'N-47°50'N, 12°04'E-16°00'E) et s'étend sur 13 600 km² avec une altitude comprise entre 300 et 3500 m au-dessus du niveau de la mer (Figure 1). La zone d'étude comprend toutes les zones de chasse où des chamois ont été abattus dans les provinces de Salzbourg et de Styrie, ainsi que certaines zones de chasse dans la province de Carinthie. Au sein de la zone d'étude, les zones de chasse ont été regroupées en fonction des chaînes de montagnes (Mason, Apollonio, et al., 2014 ; Mason et al., 2011), suivant la subdivision géographique des Alpes orientales (Grassler, 1984 ; Tableau S1). Le regroupement par chaîne de montagnes coïncide avec les (sous) populations de chamois ($n = 28$), qui ne présentent qu'une dispersion limitée entre les (sous) populations (cf. Reiner, 2015 ; Reiner et al., 2020). Le type de substrat prédominant est calcaire dans les zones calcaires du nord ($n = 12$ chaînes de montagnes) et du sud ($n = 1$), et siliceux dans les Alpes centrales ($n = 15$; Grassler, 1984 ; Figure 1).

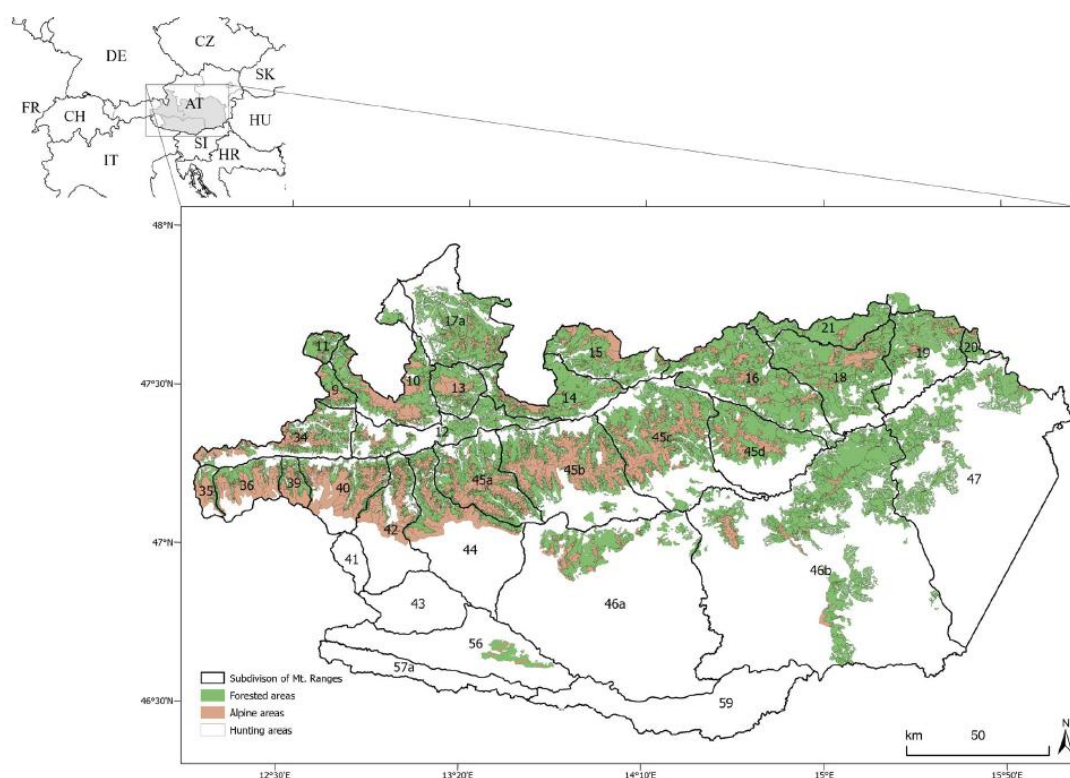


FIGURE 1. Zone d'étude dans les provinces de Carinthie, Salzbourg et Styrie, en Autriche. Les chiffres et les lignes noires correspondent à la subdivision géographique des Alpes orientales. Les identifiants des chaînes de montagnes compris entre 9 et 21 appartiennent à la zone calcaire nord, ceux compris entre 35 et 47 aux Alpes centrales et ceux supérieurs à 56 à la zone calcaire sud. Les zones colorées indiquent les habitats propices au chamois dans les zones de chasse, qui sont définies comme la somme de toutes les zones alpines ouvertes (c'est-à-dire les prairies alpines, les zones à végétation clairsemée et les rochers nus) et de toutes les zones forestières (c'est-à-dire les forêts de feuillus, de conifères et mixtes) pour les zones de chasse où des chamois ont été abattus pendant la période d'étude

L'espèce d'arbre prédominante dans toutes les chaînes de montagnes est l'épicéa commun *Picea abies*. Dans les chaînes de montagnes au substrat calcaire, les autres espèces d'arbres

dominantes sont le hêtre *Fagus sylvatica*, le pin sylvestre *Pinus sylvestris* et le sapin blanc *Abies alba* à basse altitude, et le pin de montagne *Pinus mugo* à haute altitude. Sur les substrats siliceux, l'épicéa commun, le sapin blanc et le mélèze d'Europe (*Larix decidua*) sont les espèces dominantes. À des altitudes plus élevées, l'aulne vert (*Alnus viridis*) et le pin de montagne nain sont courants. Au-dessus de la limite forestière (environ >1800 m d'altitude), l'habitat se compose principalement de prairies Alpines, de zones à végétation clairsemée et de rochers nus aux altitudes les plus élevées de toute la zone d'étude. Le régime alimentaire du chamois alpin se compose principalement de graminées (Poaceae et Cyperaceae), d'herbes, de carex et également de plantes ligneuses (Anderwald et al., 2016). La mortalité négligeable des chevreux pourrait être causée par l'aigle royal (*Aquila chrysaetos* ; Bertolino, 2003). Il n'existe actuellement aucune population stable et permanente de grands carnivores dans la zone étudiée.

2.2. Masse corporelle

Afin d'étudier les facteurs potentiels de variation temporelle de la masse corporelle des chamois, nous avons utilisé les données de chasse à long terme sur les jeunes d'un an collectées régulièrement par les autorités locales de chasse entre 1993 et 2019 (15 chaînes de montagnes) et entre 1998 et 2019 (13 chaînes de montagnes), respectivement (Tableau S2).

Dans chaque zone de chasse, des quotas sont fixés pour des classes de sexe et d'âge spécifiques, et la saison de chasse s'étend du 16 juillet au 15 décembre à Salzbourg, et du 1^{er} août au 31 décembre en Styrie et en Carinthie. Les jeunes chamois d'un an sont chassés uniquement sur la base de quotas numériques, c'est-à-dire sans tenir compte de leurs caractéristiques physiques ou sexuelles, et des mesures biométriques ont été recueillies pour tous les individus chassés conformément à la réglementation provinciale en matière de chasse (Reiner et al., 2020). Pour chaque individu abattu, la masse corporelle (éviscérée, sans tête, avec la peau) a été enregistrée avec une précision de 0,5 kg. Les chamois ont été classés comme jeunes de moins d'un an en fonction de la taille de leurs cornes et de leur dentition (Schröder & von Eisnerschak, 1985). Comme nous nous intéressons à l'effet des températures printanières et estivales sur les variations de la masse corporelle, nous n'avons inclus dans notre analyse que les données relatives aux chamois abattus après le 31 août. Au total, nous avons recueilli des données sur la masse corporelle de 20 573 individus (11 018 femelles et 9 555 mâles d'un an).

2.3. Variables explicatives

Afin d'étudier les variations de la masse corporelle des jeunes de moins d'un an, nos variables explicatives comprenaient le sexe, l'année de capture, la date de chasse, la chaîne de montagnes, les variables climatiques, la densité de population et la couverture forestière de la chaîne de montagnes. Le sexe de chaque individu capturé, ainsi que l'année, le jour de la chasse (jour julien) et la zone de chasse sont systématiquement recueillis par les autorités locales chargées de la chasse, en plus des données sur la masse corporelle. Les données climatiques comprenaient la température maximale quotidienne moyenne (en °C) au printemps (avril-mai) et en été (juin-août) de l'année en cours [t] et de l'année de naissance [$t - 1$] (cf. Rughetti & Festa-Bianchet, 2012) et la profondeur moyenne quotidienne de la neige (en cm) au début de l'hiver (octobre-décembre) de l'année précédente [$t - 1$], en hiver (janvier-février) et à la fin de l'hiver/au printemps (mars-mai) de l'année en cours [t], car ces variables devraient avoir un effet important sur la masse corporelle des chamois d'un an (Loison et al.,

1999 ; Mason, Apollonio, et al., 2014 ; Rughetti & Festa-Bianchet, 2012 ; Wilisch et al., 2013). Les données climatiques ont été obtenues auprès de l'Institut central de météorologie et de géodynamique (ZAMG), en Autriche, et avaient une résolution spatiale de 1×1 km. Les températures quotidiennes pendant la période étudiée ont été extraites de l'ensemble de données SPARTACUS (Hiebl & Frei, 2016), qui utilise l'interpolation de données provenant de plusieurs stations météorologiques et de modèles numériques d'élévation tout en tenant compte de l'obstruction du flux d'air due aux caractéristiques topographiques (Frei, 2014). Cette approche permet de mieux prendre en compte les phénomènes météorologiques locaux, tels que les poches d'air froid et les couches d'air chaud, qui sont particulièrement importants dans les zones montagneuses, que les simples interpolations basées sur la distance euclidienne entre les stations météorologiques (Hiebl & Frei, 2016). Les données quotidiennes sur l'épaisseur de la neige ont également été fournies par la ZAMG (voir le **Tableau 1** pour plus de détails sur les variables climatiques). Pour toutes les variables climatiques, les moyennes sur chaque chaîne de montagnes ont été utilisées dans les analyses ultérieures. La tendance temporelle des températures printanières et estivales, ainsi que des précipitations hivernales, est illustrée à la **Figure 2**.

TABLEAU 1. Définitions et descriptions des variables environnementales utilisées pour évaluer la variation temporelle de la masse corporelle des chamois Alpins d'un an à Salzbourg, en Styrie et en Carinthie, en Autriche, de 1993 à 2019

Environmental variable	Definition	Description
SnowD_ewi	Mean daily snow depth of October, November, and December at year $[t - 1]$ (cm)	Snow depth during early winter at $[t - 1]$
SnowD_wi	Mean daily snow depth of January and February at year $[t]$ (cm)	Snow depth during winter at $[t]$
SnowD_lwi	Mean daily snow depth of March, April, and May at time $[t - 1]$ (cm)	Snow depth during late winter/spring at $[t]$
TSpr_t - 1	Mean daily maximum air temperature of April and May in the year of birth $[t - 1]$ (°C)	Spring temperature at $[t - 1]$
TSum_t - 1	Mean daily maximum air temperature of June, July and, August at $[t - 1]$ (°C)	Summer temperature at $[t - 1]$
TSpr_t	Mean daily maximum air temperature of April and May (°C)	Spring temperature at $[t]$
TSum_t	Mean daily maximum air temperature of June, July and, August (°C)	Summer temperature at $[t]$
Density	Number of harvested chamois at time $[t]$	Proxy of chamois density at $[t]$
Density_t - 1	Number of harvested chamois at time $[t - 1]$	Proxy of chamois density at $[t - 1]$
%forest	Relative size of hunting areas which is covered by forests within each mountain range	Forest cover

La **densité** de population joue un rôle important dans la dynamique de la masse corporelle des **ongulés** (Gordon et al., 2004 ; Morellet et al., 2007 ; Solberg et al., 1999). Comme les données sur la taille des populations n'étaient pas disponibles pour toutes les populations, nous avons utilisé le nombre annuel de chamois abattus de toutes les classes d'âge par rapport à l'habitat approprié (en km², voir la définition ci-dessous) dans chaque chaîne de montagnes comme indice de densité. Cet indice de densité est corrélé de manière positive et significative avec les estimations de l'abondance des populations disponibles pour deux populations incluses dans cette étude (Reiner et al., 2020 ; Figure S1).

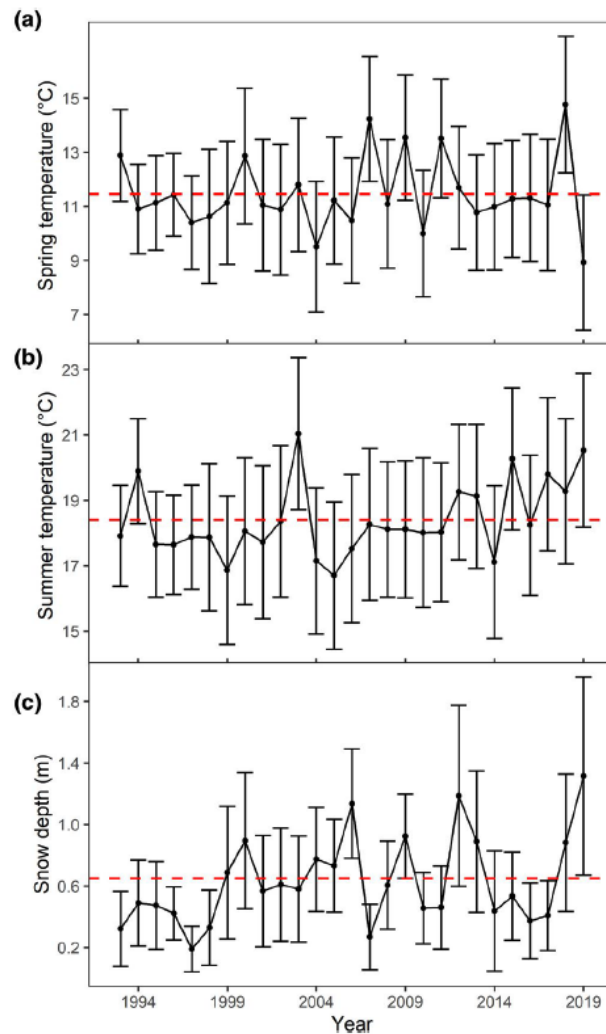


FIGURE 2. Température moyenne au printemps (avril-mai) **(a)**, température moyenne en été (juin-août) **(b)** et profondeur moyenne de neige **(c)** dans les chaînes de montagnes de la zone d'étude, entre 1993 et 2019. Les lignes horizontales rouges indiquent la valeur moyenne de la variable climatique correspondante. Les barres indiquent les écarts types entre les chaînes de montagnes

Afin d'étudier l'effet potentiel du couvert forestier sur l'effet de l'augmentation des températures ambiantes sur la masse corporelle des chamois, nous avons estimé la superficie relative couverte par la forêt dans chaque chaîne de montagnes (ci-après « couvert forestier »). L'habitat globalement approprié pour les chamois a été défini comme la somme de toutes les zones alpines ouvertes (c'est-à-dire les prairies alpines, les zones à végétation clairsemée et les rochers nus) et de toutes les zones forestières (c'est-à-dire les forêts de feuillus, de conifères et mixtes ; Krofel et al., 2013 ; Reiner et al., 2020 ; Zeiler, 2012) pour les zones de chasse où des chamois ont été abattus pendant la période d'étude (Figure 1). Le couvert forestier a été calculé à l'aide des données Corine Landcover (Copernicus Land Monitoring Service, 2018) dans ArcGIS Pro 2.6 (ESRI Inc., 2020). La couverture forestière moyenne des chaînes de montagnes était de 70,6%, variant entre 24,1% et 99,0% (Tableau S1). Une comparaison entre la couverture forestière en 1990 (l'ensemble de données disponible le plus proche du début de la période d'étude) et en 2018 n'a pas révélé de changements majeurs dans la couverture terrestre ($\leq 4\%$; Figure S2), et l'examen des données a suggéré que ces changements étaient principalement dus à l'amélioration de la précision géométrique des données satellitaires (50 m en 1990, < 25 m en 2000-2012 et < 10 m en 2018). Nous avons donc supposé que la couverture forestière était restée constante tout au long de la période

étudiée et avons utilisé les données de couverture terrestre les plus récentes et les plus précises pour les analyses statistiques.

2.4 Analyse statistique

3. RESULTATS

Le poids moyen était de $14,3 \pm 2,6$ kg chez les femelles et de $14,9 \pm 2,8$ kg chez les mâles âgés d'un an. Il a diminué entre 1993 et 2019 (de $14,7 \pm 2,7$ kg à $13,9 \pm 2,6$ kg chez les femelles, et de $15,0 \pm 2,7$ kg à $14,5 \pm 2,7$ kg chez les mâles). Le modèle ajusté pour étudier l'évolution temporelle de la masse corporelle des chamois (mâles : R^2 conditionnel = 0,086, R^2 marginal = 0,013 ; femelles : R^2 conditionnel = 0,080, R^2 marginal = 0,010) a révélé une corrélation négative significative entre l'année et la masse corporelle (Figure 3a). Lorsque l'interaction année $\times$ couverture forestière a été ajoutée au modèle (R^2 conditionnel = 0,090, R^2 marginal = 0,040), les estimations de l'effet interactif ont clairement suggéré une différence dans l'évolution temporelle de la masse corporelle en fonction de la couverture forestière (Tableau 2 ; Figure 3b ; test du rapport de vraisemblance $p < 0,001$). Les températures printanières et estivales ont affiché une tendance à la hausse pendant la période étudiée, avec un groupe de températures estivales élevées après 2011 (Figures 2a et 2b).

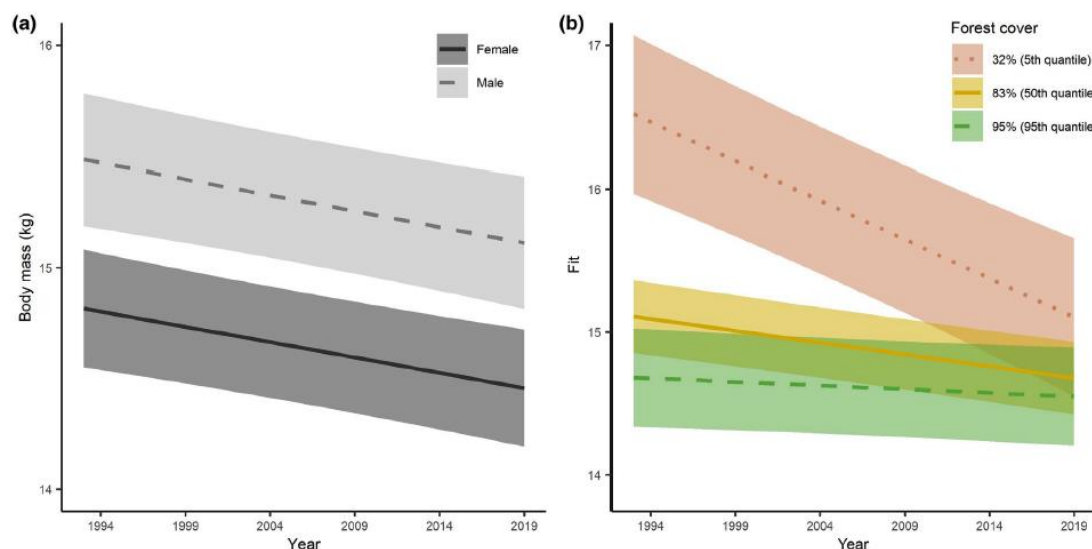


FIGURE 3. Masse corporelle éviscérée des chamois mâles (ligne pointillée gris clair) et femelles (ligne continue gris foncé) d'un an abattus dans les provinces de Carinthie, Salzbourg et Styrie, en Autriche, entre 1993 et 2019, en fonction de l'année (a) et de l'interaction entre l'année et le couvert forestier pour les deux sexes (b) (tous les autres termes du modèle sont maintenus à leurs valeurs moyennes). Les niveaux de couverture forestière correspondent aux quantiles 5e (32% de couverture forestière ; ligne pointillée rouge), 50e (83 % de couverture forestière ; ligne continue jaune) et 95e (95% de couverture forestière ; ligne pointillée verte). Les zones ombrées indiquent des intervalles de confiance à 95%

Le modèle le plus parcimonieux pour expliquer la variation de la masse corporelle au fil du temps à différentes proportions ou couvertures forestières comprenait les variables prédictives suivantes : sexe, jour julien quadratique, densité à $[t]$, couverture forestière, profondeur de neige pendant l'hiver à t , température printanière à $t - 1$, température estivale à t et température estivale à t , ainsi que les interactions densité à $[t] \times$ profondeur de neige pendant l'hiver à $[t]$, température printanière à $[t] \times$ couverture forestière et température printanière à $[t]$, température estivale à $t - 1$, température printanière à t et température estivale à t , ainsi que les interactions densité à $[t] \times$ profondeur de neige pendant l'hiver à $[t]$,

température printanière à $[t]$ $\times$ couverture forestière et température printanière à $t - 1$ $\times$ couverture forestière (R^2 conditionnel = 0,097, R^2 marginal = 0,042). **Cependant**, cinq autres modèles présentaient un $\Delta AIC \leq 2$ (Tableau 3) et ont donc été conservés dans l'ensemble des candidats pour le calcul de la moyenne des modèles. Le modèle moyen comprenait des effets positifs significatifs du jour julien quadratique et de l'épaisseur de neige pendant l'hiver à $[t]$, des effets négatifs significatifs de la densité à $[t]$, de la couverture forestière, de la température estivale à $[t]$ et de la température estivale à $[t - 1]$ sur la masse corporelle des chamois d'un an (Tableau 4). En outre, le modèle moyen comprenait les interactions positives significatives entre la température printanière à $[t]$ $\times$ la couverture forestière (Figure 4), la température printanière à $[t - 1]$ $\times$ la couverture forestière, et l'interaction positive significative entre la densité à $[t]$ $\times$ la profondeur de neige pendant l'hiver à $[t]$ (Tableau 4 ; Figure S3). Il convient de noter que les résultats (tant en termes de modèles sélectionnés que d'estimations des paramètres) n'ont pas changé lorsque l'on a utilisé une subdivision géographique ($n = 49$ unités de gestion des chamois) ou temporelle (période 1998-2019) différente (Tableau S3).

TABLEAU 2. Modèle mixte ajusté pour étudier la variation temporelle du poids corporel des chamois d'un an chassés à Salzbourg, en Styrie et en Carinthie, entre 1993 et 2019. Le tableau présente les variables utilisées dans l'analyse, les estimations bêta, les erreurs types (ET), le score t (t), les intervalles de confiance (IC) supérieurs et inférieurs à 95% et la valeur p

Variable	Estimate	SE	t	CI _{0.025}	CI _{0.975}	p
Intercept	13.43	0.15	92.46	13.15	13.72	<0.001
Sex (male)	0.60	0.04	16.36	0.52	0.67	<0.001
Julianday ²	1.24	0.12	9.98	1.00	1.48	<0.001
Year	-0.12	0.02	-6.53	-0.16	-0.09	<0.001
%forest	-0.32	0.10	-3.33	-0.52	-0.13	<0.001
Year $\times$ %forest	0.10	0.02	5.01	0.06	0.14	<0.001

TABLEAU 3. Ensemble des modèles les plus parcimonieux ($AAIC \leq 2$) pour expliquer la variation temporelle de la masse corporelle des chamois juvéniles dans les Alpes Autrichiennes, entre 1993 et 2019. Le tableau présente les variables explicatives dans le prédicteur linéaire, ainsi que leurs estimations bêta et leurs degrés de liberté (df). ΔAIC (différence entre le modèle spécifique All et le plus faible AIC) et le poids du modèle (Wt). Voir le tableau « pour une description des variables explicatives »

Sex	Julianday ²	Density	%forest	SnowD_wi	TSpr_t - 1	Tsum_t - 1	TSpr_t	Tsum_t	TSpr_t - 1 $\times$ %forest	TSpr_t $\times$ %forest	Tsum_t $\times$ %forest	Tsum_t - 1 $\times$ %forest	Density $\times$ SnowD_wi	wi $\times$ %forest	df	ΔAIC	Weight
0.59	1.24	-0.12	-0.30	0.21	0.06	-0.09	0.006	-0.13	0.04	0.06			0.16		18	0.0	0.30
0.59	1.24	-0.13	-0.29	0.21	0.05	-0.09	-0.007	-0.13	0.04	0.06		0.02	0.15		19	1.1	0.17
0.59	1.24	-0.13	-0.29	0.22	0.05	-0.09	-0.008	-0.13	0.03	0.05	0.01	0.03	0.15		17	1.2	0.16
0.59	1.24	-0.12	-0.30	0.21	0.06	-0.09	0.007	-0.13	0.04	0.05	0.01		0.16		19	1.4	0.14
0.59	1.24	-0.13	-0.29	0.22	0.05	-0.09	0.008	-0.13	0.04	0.06	0.02		0.15	-0.02	19	1.8	0.12
0.59	1.24	-0.12	-0.30	0.21	0.06	-0.09	0.006	-0.13	0.04	0.06			0.16	-0.02	19	1.9	0.11

4. DISCUSSION

Nos résultats ont confirmé la prédiction (a), à savoir une diminution temporelle de la masse corporelle des chamois d'un an au cours de la période étudiée. Cette diminution était toutefois moins prononcée dans les zones à forte couverture forestière, et pour les chamois vivant uniquement dans des zones boisées, aucun changement temporel significatif de la masse corporelle n'était attendu. L'interaction entre la température printanière à $[t]$ et $[t - 1]$ et la couverture forestière a contribué de manière significative à expliquer la variance de la masse corporelle en fonction de l'habitat, confirmant ainsi la prédiction (b), à savoir un effet moins prononcé de l'augmentation des températures printanières et estivales sur la variation de la masse corporelle avec l'augmentation de la couverture forestière. La tendance temporelle à la baisse de la masse corporelle des chamois est conforme aux résultats d'études

antérieures sur plusieurs taxons (Gardner et al., 2011). Par exemple, une diminution de la masse corporelle au fil du temps liée au changement climatique a été observée chez quatre espèces différentes de passereaux (Yom-Tov, 2001), chez les oiseaux d'Amérique du Nord (Van Buskirk et al., 2010), chez le mouton de Soay *Ovis aries* (Ozgul et al., 2009) et chez le lynx du Canada (Yom-Tov et al., 2007). Les effets climatiques devraient être particulièrement évidents dans les habitats montagneux et tempérés (Diaz & Bradley, 1997 ; Turco et al., 2015). Des changements dans l'état physique induits par la température ont été signalés chez plusieurs ongulés vivant dans des environnements tempérés à haute altitude, par exemple chez le mouflon d'Amérique *Ovis canadensis*, le bouquetin des Alpes *Capra ibex*, la chèvre de montagne *Oreamnus americanus* (Pettorelli et al., 2007) ou à des latitudes plus élevées, par exemple chez l'élan (*Alces alces*) et le renne alpin (*Rangifer tarandus*) (Borowik et al., 2020 ; Herfindal et al., 2006 ; Pettoelli et al., 2005). Les résultats précédents ont systématiquement fait état d'une tendance temporelle négative de la masse corporelle liée à l'augmentation des températures, également chez les chamois, peut-être en raison de la faible qualité et quantité de nourriture avec l'augmentation de la température (Mason, Apollonio, et al., 2014 ; Rugghetti & Festa-Bianchet, 2012) : nos résultats fournissent toutefois des preuves de tendances temporelles différentielles en fonction du type d'habitat.

TABEAU 4. Estimations moyennes des paramètres des modèles avec $\Delta AIC \leq 2$, ajustés pour étudier les variations de masse corporelle induites par le climat chez les chamois d'un an chassés dans la zone d'étude entre 1993 et 2019. Le tableau présente les variables utilisées dans l'analyse, les estimations moyennes des coefficients bêta, les erreurs types (SE), les scores t (t), les intervalles de confiance (IC) supérieurs et inférieurs à 95% et la valeur p

Variable	Estimate	SE	t	CI _{0.025}	CI _{0.975}	p
Intercept	13.44	0.15	88.58	13.15	13.74	<0.001
Sex (male)	0.59	0.04	16.15	0.51	0.66	<0.001
Julian ²	1.24	0.12	10.01	1.00	1.48	<0.001
Density	-0.12	0.02	5.95	-0.16	-0.08	<0.001
%forest	-0.30	0.10	3.02	-0.49	-0.10	0.003
SnowD_wi	0.21	0.09	2.26	0.03	0.39	0.024
TSum_t	-0.13	0.04	3.69	-0.20	-0.06	<0.001
TSum_t - 1	-0.09	0.04	-2.48	-0.16	-0.02	0.013
TSpr_t - 1 × %forest	0.04	0.03	2.70	0.01	0.07	0.007
TSpr_t × %forest	0.06	0.02	3.67	0.03	0.09	<0.001
Density × SnowD_wi	0.16	0.07	2.12	0.01	0.30	0.034

À ce jour, la plupart des études sur la biologie des ongulés de montagne liée au climat se sont concentrées sur les populations vivant dans des zones situées au-dessus de la limite forestière (par exemple, Brivio et al., 2019 ; Chirichella et al., 2021 ; Lovari et al., 2020 ; Rattenbury et al., 2018). En se concentrant sur une variété de zones à différentes altitudes, notre étude a permis de démêler les variations de masse corporelle en fonction de la proportion de couverture forestière dans les chaînes de montagnes, suggérant un effet tampon des forêts sur la température. Nos données n'incluaient pas de coordonnées spécifiques à chaque individu, et notre approche de modélisation n'a permis de prendre en compte que partiellement la corrélation spatiale ; les estimations des paramètres avec des valeurs p proches de 0,05 (par exemple, l'interaction entre la densité et la couverture neigeuse) doivent donc être traitées avec prudence, car une corrélation résiduelle non modélisée pourrait augmenter le risque d'erreur de type I. La relation négative entre les températures printanières de l'année en cours et la masse corporelle a été atténuée par l'augmentation de la couverture forestière et a complètement disparu dans les chaînes de montagnes entièrement boisées. De plus, nous avons obtenu un résultat similaire pour la température printanière de l'année de

naissance, ce qui suggère que la relation négative entre la température printanière de l'année de naissance et la masse corporelle est également atténuée par l'augmentation de la couverture forestière. Ces résultats confirment le rôle des forêts comme abri potentiel contre les effets de l'augmentation des températures sur les caractéristiques clés du cycle de vie des ongulés (Melin et al., 2014). **L'explication biologique** des différences de variation de la masse corporelle spécifiques à l'habitat n'est pas claire, mais elle pourrait être liée aux possibilités de recherche de nourriture et aux coûts de la thermorégulation (Bubenik, 1984). La faible variance expliquée par le modèle pourrait refléter cette incertitude. L'augmentation des températures dans les zones Alpines a un effet négatif sur l'activité alimentaire des chamois (Brivio et al., 2016), entraînant une réduction de l'activité diurne et une augmentation de l'activité nocturne, lorsque les températures sont généralement plus basses (Grignolio et al., 2018). **Contrairement** aux populations vivant dans des zones ouvertes, une répartition plus uniforme de l'activité tout au long de la journée pendant les périodes chaudes a été suggérée pour les chamois vivant dans les forêts, peut-être en raison de l'effet tampon thermique et des températures plus fraîches offertes par la couverture forestière (Breidermann, 1967 ; Sprem et al., 2015). Cela pourrait permettre aux chamois de maintenir une certaine stabilité dans le temps consacré à la recherche de nourriture dans les forêts malgré l'augmentation des températures. Si la qualité du fourrage (c'est-à-dire des plantes plus nutritives et plus appétissantes) est généralement meilleure à des altitudes plus élevées (c'est-à-dire dans les prairies Alpines) en été (Van Soest, 1994), les variations de qualité et de disponibilité du fourrage liées au climat devraient être moins prononcées dans les zones forestières (Norris et al., 2012). **En outre**, le changement climatique modifie considérablement la dynamique au sein des forêts, par exemple en augmentant la fréquence et l'ampleur des perturbations naturelles (Senf & Seidl, 2021). Les perturbations naturelles dans les zones forestières peuvent réduire le couvert forestier, mais elles peuvent également améliorer les possibilités de pâturage dans ces zones (Vavra & Riggs, 2010). **Enfin**, les coûts énergétiques liés à la thermorégulation peuvent également être atténués dans les forêts, car celles-ci ont une incidence significative sur la température de l'air : dans les régions montagneuses, par exemple, la variation de la température maximale s'explique davantage par la couverture forestière que par l'altitude (Frey et al., 2016). La relation négative significative entre la densité et la masse corporelle corrobore largement les résultats d'autres études, qui s'explique principalement par la concurrence pour des ressources limitées (Festa-Bianchet et al., 2019 ; Toïgo et al., 2006).

Nous avons également constaté une corrélation positive entre la profondeur de la neige et la masse corporelle, ainsi qu'entre la densité et la couverture neigeuse. Cela peut s'expliquer par le fait que les individus de petite taille connaissent une mortalité plus élevée dans des conditions environnementales défavorables, telles qu'une profondeur de neige importante, et en particulier à des densités élevées, ce qui conduit à une masse corporelle moyenne plus élevée chez les individus survivants (Lindstedt & Boyce, 1985).

Le déclin à long terme de la masse corporelle peut représenter une adaptation au changement climatique (Gardner et al., 2011), bien qu'il ait été suggéré que le déclin de la masse corporelle induit par le climat puisse avoir un effet négatif sur la dynamique des populations (Boutin & Lane, 2014 ; Chirichella et al., 2021). À long terme, **cependant**, le changement climatique pourrait entraîner d'autres menaces, telles que la diminution des habitats appropriés à haute altitude, ce qui pourrait entraîner un déclin numérique des populations de chamois (par

exemple, chez le chamois des Apennins *Rupicapra pyrenaica ornata*, Lovari et al., 2020). La baisse des températures printanières retarde la fonte des neiges à haute altitude, ce qui retarde le début de la croissance des plantes et prolonge l'accès à une végétation de haute qualité (Aublet et al., 2009). Bien que le changement climatique entraîne une élévation de la limite forestière, cet effet pourrait ne pas compenser la perte d'habitat induite par le changement climatique dans la zone Alpine (Schwager & Berg, 2019). Néanmoins, nos résultats suggèrent que les chamois pourraient être en mesure de tirer parti des zones boisées à plus basse altitude (Schröder & von den Marlsburg, 1982 ; Zeiler, 2012) pour atténuer les effets de la hausse des températures, à condition que ces habitats soient adaptés à l'espèce (c'est-à-dire avec une forte présence de **zones rocheuses**, von Elsner-Schack, 1985). Une utilisation croissante des habitats forestiers a par exemple été observée chez les populations de chamois dans les montagnes Tatra (Ciach & Peksa, 2019). La colonisation des forêts par les chamois dépendra également de la présence et de la répartition des grands carnivores, de l'existence de ressources alimentaires appropriées et/ou de la concurrence qui en résulte avec d'autres ongulés (Corlatti et al., 2019), ainsi que de l'existence de conflits avec les activités humaines, telles que la sylviculture ou les loisirs (cf. Ciach & Peksa, 2019 ; Schnidrig-Petrig & Ingold, 2001).

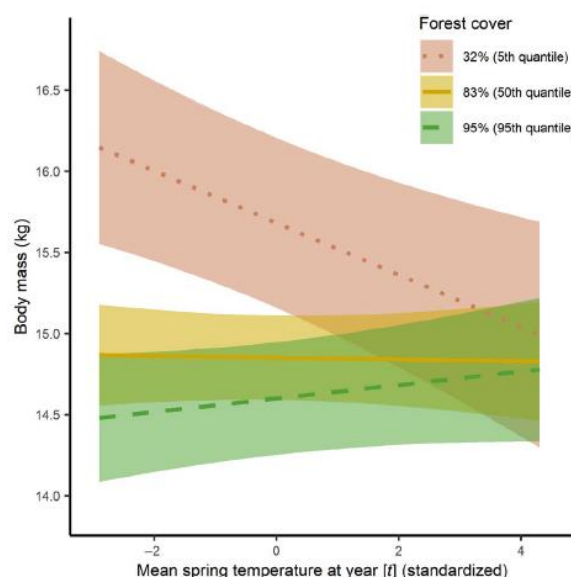


FIGURE 4. Effets marginaux de l'interaction entre la température printanière de l'année [t] et le couvert forestier, ajustés pour expliquer la variation du poids corporel des chamois d'un an en Autriche, entre 1993 et 2019. Les niveaux de couverture forestière correspondent aux quantiles 5 (32% de couverture forestière ; ligne pointillée rouge), 50 (83% de couverture forestière ; ligne continue jaune) et 95 (95% de couverture forestière ; ligne pointillée verte). Les zones ombrées indiquent les intervalles de confiance à 95% (tous les autres termes du modèle sont maintenus à leurs valeurs moyennes). L'axe des x indique l'écart annuel (en °C) par rapport à la température moyenne au printemps pour toute la période étudiée

Dans l'ensemble, l'avenir des chamois dépendra non seulement de la manière dont l'espèce fera face aux changements climatiques, mais aussi d'une combinaison de différents facteurs, notamment le changement climatique (Lovari et al., 2020), l'utilisation des terres (Ciach & Peksa, 2019), la chasse (Skonhøft et al., 2002), la compétition interspécifique (Corlatti et al., 2019 ; Ferretti et al., 2015) et les épidémies (Rossi et al., 2019).

L'évaluation des scénarios de dynamique des populations de chamois devrait donc tenir compte de la plasticité de l'espèce par rapport à tous les facteurs susmentionnés. L'étude de la bioécologie de l'espèce dans les zones forestières permettrait de paramétrer plus efficacement les caractéristiques du cycle biologique des populations de chamois dans

différents habitats, tant au-dessus qu'en dessous de la limite forestière, et dans différentes conditions environnementales. La capacité à faire face à différents facteurs écologiques devrait influencer plusieurs paramètres du cycle biologique tels que la fécondité, la survie (Bleu et al., 2015), la densité, la dispersion (Bowler & Benton, 2005) et, en fin de compte, le système d'accouplement (Clutton-Brock & Harvey, 1978). Cette étude suggère fortement que les forêts ont un effet tampon contre l'impact du changement climatique, un aspect à prendre en compte lors de la modélisation de la démographie future et des aires de répartition des espèces plastiques sous la pression de la hausse des températures.

REFERENCES

- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Proceedings of the 2nd international symposium on information theory. In B. N. Petrov & F. Csaki (Eds.), *Second international symposium on information theory* (pp. 267-281). Akadémiai Kiadó.
- Anderwald, P., Haller, R. M., & Filli, F. (2016). Heterogeneity in primary productivity influences competitive interactions between red deer and Alpine chamois. *PLoS One*, 11(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146458>
- Ascenzi, P., Clementi, M. E., Condò, S. G., Coletta, M., Petruzzelli, R., Polizio, F., Rizzi, M., Giunta, C., Peracino, V., & Giardina, B. (1993). Functional, spectroscopic and structural properties of haemoglobin from chamois (*Rupicapra rupicapra*) and steinbock (*Capra hircus ibex*). *Biochemical Journal*, 296(2), 361-365. <https://doi.org/10.1042/bj2960361>
- Aublet, J. F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., & Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159, 237-247. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4>
- Barton, K. (2020). *MuMin: Multi model inference*. (R package version 1.15.6.). <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Baumann, M., Babotai, C., & Schibler, J. (2005). Native or naturalized? Validating Alpine chamois habitat models with archeozoological data. *Ecological Applications*, 15(3), 1096-1110. <https://doi.org/10.1890/02-5184>
- Bertolino, S. (2003). Herd defensive behaviour of chamois, *Rupicapra rupicapra*, in response to predation on the young by a golden eagle, *Aquila chrysaetos*. *Z. Jagdwiss.*, 49, 233-236.
- Betts, M. G., Phalan, B., Frey, S. J. K., Rousseau, J. S., & Yang, Z. (2018). Old-growth forests buffer climate-sensitive bird populations from warming. *Diversity and Distributions*, 24(4), 439-447. <https://doi.org/10.1111/ddi.12688>
- Bleu, J., Herfindal, I., Loison, A., Kwak, A. M. G., Garel, M., Toïgo, C., Rempfler, T., Filli, F., & Sæther, B.-E. (2015). Age-specific survival and annual variation in survival of female chamois differ between populations. *Oecologia*, 179(4), 1091-1098. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3420-5>
- Borowik, T., Ratkiewicz, M., Maślanko, W., Duda, N., & Kowalczyk, R. (2020). Too hot to handle: Summer space use shift in a cold-adapted ungulate at the edge of its range. *Landscape Ecology*, 35(6), 1341-1351. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01018-4>
- Boutin, S., & Lane, J. E. (2014). Climate change and mammals: Evolutionary versus plastic responses. *Evolutionary Applications*, 7(1), 29-41. <https://doi.org/10.1111/eva.12121>
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80(2), 205-225. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>
- Breidermann, L. (1967). Zum Ablauf der sommerlichen Aktivitätsperiode des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra* L.) in freier Wildbahn. *Zoologischer Garten*, 33, 279-305.
- Brivio, F., Bertolucci, C., Tettamanti, F., Filli, F., Apollonio, M., & Grignolio, S. (2016). The weather dictates the rhythms: Alpine chamois activity is well adapted to ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 1291-1304. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2137-8>
- Copernicus Land Monitoring Service. (2018). *Copernicus landuse data*. European Environment Agency (EEA).
- Corlatti, L., Bonardi, A., Bragalanti, N., & Pedrotti, L. (2019). Long-term dynamics of Alpine ungulates suggest interspecific competition. *Journal of Zoology*, 309(4), 241-249. <https://doi.org/10.1111/jzo.12716>
- Corlatti, L., Lorenzini, R., & Lovari, S. (2011). The conservation of the chamois *Rupicapra* spp. *Mammal Review*, 41(2), 163-174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00187.x>
- Daufresne, M., Lengfeller, K., & Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(31), 12788-12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Davies, R. G., Orme, C. D. L., Olson, V., Thomas, G. H., Ross, S. G., Ding, T.-S., Rasmussen, P. C., Stattersfield, A. J., Bennett, P. M., & Blackburn, T. M. (2006). Human impacts and the global distribution of extinction risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1598), 2127-2133.
- Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Climatic Change*, 21-47. <https://doi.org/10.1023/a:1005335731187>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Walter Jetz, W., Kissling, D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P. R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. M., & Wilson, R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography*, 30(5), 609-628.
- du Plessis, K. L., Martin, R. O., Hockey, P. A. R., Cunningham, S. J., & Ridley, A. R. (2012). The costs of keeping cool in a warming world: Implications of high temperatures for foraging, thermoregulation

- Brivio, F., Zurmühl, M., Grignolio, S., von Hardenberg, J., Apollonio, M., & Ciuti, S. (2019). Forecasting the response to global warming in a heat-sensitive species. *Scientific Reports*, 9(1), 3048. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39450-5>
- Bryndum-Buchholz, A., Tittensor, D. P., Blanchard, J. L., Cheung, W. W. L., Coll, M., Galbraith, E. D., Jennings, S., Maury, O., & Lotze, H. K. (2019). Twenty-first-century climate change impacts on marine animal biomass and ecosystem structure across ocean basins. *Global Change Biology*, 25, 459–472. <https://doi.org/10.1111/gcb.14512>
- Bubenik, A. B. (1984). *Ernährung, Verhalten und Umwelt des Schalenwildes*. BLV-Verlagsgesellschaft.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). A practical information-theoretic approach. In *Model selection and multimodel inference* (Vol. 2, 2nd ed.). Springer, Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Chirichella, R., Stephens, P. A., Mason, T. H. E., & Apollonio, M. (2021). Contrasting effects of climate change on alpine chamois. *The Journal of Wildlife Management*, 85, 109–120. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21962>
- Ciach, M., & Peksa, Ł. (2019). Human-induced environmental changes influence habitat use by an ungulate over the long term. *Current Zoology*, 65(2), 129–137. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy035>
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1978). Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature*, 273(5659), 191–195.
- Clutton-Brock, T. H., & Pemberton, J. M. (2004). *Soay sheep: Dynamics and selection in an island population*. Cambridge University Press.
- Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., & Jorgenson, J. (2000). Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings. Biological Sciences*, 267(1442), 471–477. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1024>
- Gardner, J. L., Peters, A., Kearney, M. R., Joseph, L., & Heinsohn, R. (2011). Declining body size: A third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution*, 26(6), 285–291. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005>
- Genner, M. J., Sims, D. W., Southward, A. J., Budd, G. C., Masterson, P., Mchugh, M., Rendle, P., Southall, E. J., Wearmouth, V. J., & Hawkins, S. J. (2010). Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biology*, 16(2), 517–527. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02027.x>
- Gordon, I. J., Hester, A. J., & Festa-Bianchet, M. (2004). The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology*, 41(6), 1021–1031. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00985.x>
- Grassler, F. (1984). Alpenvereinsinteilung der Ostalpen (AVE). *Berg*, 84, 215–224.
- Grignolio, S., Brivio, F., Apollonio, M., Frigato, E., Tettamanti, F., Filli, F., & Bertolucci, C. (2018). Is nocturnal activity compensatory in chamois? A study of activity in a cathemeral ungulate. *Mammalian Biology*, 93(1), 173–181. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.06.003>
- Herfindal, I., Saether, B.-E., Solberg, E. J., Andersen, R., & Hogda, K. A. (2006). Population characteristics predict responses in moose body mass to temporal variation in the environment. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1110–1118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01138.x>
- Hiebl, J., & Frei, C. (2016). Daily temperature grids for Austria since 1961—concept, creation and applicability. *Theoretical and Applied Climatology*, 124(1), 161–178. <https://doi.org/10.1007/s00704-015-1411-4>
- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Strøve, J., & Weimerskirch, W. (2009). Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(6), 1844–1847. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806638106>
- and body condition of an arid-zone bird. *Global Change Biology*, 18(10), 3063–3070. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02778.x>
- Erasmus, B. F. N., Van Jaarsveld, A. S., Chown, S. L., Kshatriya, M., & Wessels, K. J. (2002). Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology*, 8(7), 679–693. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00502.x>
- ESRI Inc. (2020). *ArcGIS pro version 2.6* (2.6). Author. <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/>
- Ewers, R. M., & Banks-Leite, C. (2013). Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. *PLoS One*, 8(3), e58093. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058093>
- Ferretti, F., Corazza, M., Campana, I., Pietrocini, V., Brunetti, C., Scornavacca, D., & Lovari, S. (2015). Competition between wild herbivores: reintroduced red deer and Apennine chamois. *Behavioral Ecology*, 26(2), 550–559. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru226>
- Festa-Bianchet, M., Côté, S. D., Hamel, S., & Pelletier, F. (2019). Long-term studies of bighorn sheep and mountain goats reveal fitness costs of reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 88(8), 1118–1133. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13002>
- Frei, C. (2014). Interpolation of temperature in a mountainous region using nonlinear profiles and non-Euclidean distances. *International Journal of Climatology*, 34(5), 1585–1605. <https://doi.org/10.1002/joc.3786>
- Frey, S. J. K., Hadley, A. S., Johnson, S. L., Schulze, M., Jones, J. A., & Betts, M. G. (2016). Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Science Advances*, 2(4), e1501392. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501392>
- Mason, T., Chirichella, R., Richards, S., Stephens, P., Willis, S., & Apollonio, M. (2011). Contrasting life histories in neighbouring populations of a large mammal. *PLoS One*, 6, e28002. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028002>
- Mason, T., Stephens, P., Apollonio, M., & Willis, S. (2014). Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: Interspecific interactions exceed climate effects. *Global Change Biology*, 20(12), 3872–3882. <https://doi.org/10.1111/gcb.12641>
- McCann, N. P., Moen, R. A., & Harris, T. R. (2013). Warm-season heat stress in moose (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology*, 91(12), 893–898. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0175>
- Melin, M., Matala, J., Mehtätalo, L., Tiilikainen, R., Tikkanen, O.-P., Maltamo, M., Pusenius, J., & Packalen, P. (2014). Moose (*Alces alces*) reacts to high summer temperatures by utilizing thermal shelters in boreal forests – An analysis based on airborne laser scanning of the canopy structure at moose locations. *Global Change Biology*, 20(4), 1115–1125. <https://doi.org/10.1111/gcb.12405>
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., & Worm, B. (2011). How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biology*, 9(8), e1001127. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>
- Morellet, N., Gaillard, J. M., Hewison, A. J. M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., & Maillard, D. (2007). Indicators of ecological change: New tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44(3), 634–643. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01307.x>
- Musolin, D. L. (2007). Insects in a warmer world: Ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. *Global Change Biology*, 13, 1565–1585. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01395.x>
- Norris, C., Hobson, P., & Ibisch, P. L. (2012). Microclimate and vegetation function as indicators of forest thermodynamic efficiency. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), 562–570. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02084.x>
- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., Tuljapurkar, S., & Coulson, T. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, 466, 482–485. <https://doi.org/10.1038/nature09210>
- Ozgul, A., Tuljapurkar, S., Benton, T. G., Pemberton, J. M., Clutton-Brock,

- Kearney, M., Shine, R., & Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(10), 3835–3840. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>
- Krofel, M., Luštrik, R., Stergar, M., & Jerina, K. (2013). *Habitat use of Alpine chamois (Rupicapra rupicapra) in Triglav National Park*. SOLINE Pridelava soli d.o.o. & Triglav national Park.
- Lenarz, M. S., Nelson, M. E., Schrage, M. W., & Edwards, A. J. (2009). Temperature mediated moose survival in northeastern Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, 73(4), 503–510. <https://doi.org/10.2193/2008-265>
- Lindstedt, S. L., & Boyce, M. S. (1985). Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *The American Naturalist*, 125(6), 873–878.
- Loison, A., Jullien, J.-M., & Menaut, P. (1999). Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: Contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins*, 47, 126–136. <http://www.jstor.org/stable/20113235>
- Lovari, S., Franceschi, S., Chiatante, G., Fattorini, L., Fattorini, N., & Ferretti, F. (2020). Climatic changes and the fate of mountain herbivores. *Climatic Change*, 162, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s10584-020-02801-7>
- Mason, T., Apollonio, M., Chirichella, R., Willis, S., & Stephens, P. (2014). Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. *Frontiers in Zoology*, 11(69), 69. <https://doi.org/10.1186/s12983-014-0069-6>
- deer. *PLoS Biology*, 12(4), e1001828. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001828>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rattenbury, K. L., Schmidt, J. H., Swanson, D. K., Borg, B. L., Mangipane, B. A., & Sousanes, P. J. (2018). Delayed spring onset drives declines in abundance and recruitment in a mountain ungulate. *Ecosphere*, 9(11), e02513. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2513>
- Reiner, R. C. (2015). *Populationsdynamik und Bestandstrends beim Gamswild (Rupicapra rupicapra): Untersuchung, Darstellung und Faktorenanalyse für das Bundesland Salzburg*. University of Natural Resources and Life Sciences.
- Reiner, R. C., Zedrosser, A., Zeiler, H., Hackländer, K., & Corlatti, L. (2020). Population reconstruction as an informative tool for monitoring chamois populations. *Wildlife Biology*, 2020(4). <https://doi.org/10.2981/wlb.00757>
- Rode, K. D., Amstrup, S. C., & Regehr, E. V. (2010). Reduced body size and cub recruitment in polar bears associated with sea ice decline. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 20(3), 768–782. <https://doi.org/10.1890/08-1036.1>
- Rossi, L., Tizzani, P., Rambozzi, L., Moroni, B., & Meneguz, P. G. (2019). Sanitary emergencies at the wild/domestic caprines interface in Europe. *Animals*, 9(11), 922. <https://doi.org/10.3390/ani9110922>
- RStudio Team. (2019). *RStudio: Integrated development for R*. RStudio Inc.
- Rughetti, M., & Festa-Bianchet, M. (2012). Effects of spring–summer temperature on body mass of chamois. *Journal of Mammalogy*, 93, 1301–1307. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-402.1>
- Ruprecht, J. S., Hersey, K. R., Hafen, K., Monteith, K. L., DeCesare, N. J., Kauffman, M. J., & MacNulty, D. R. (2016). Reproduction in moose at their southern range limit. *Journal of Mammalogy*, 97(5), 1355–1365. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw099>
- Salewski, V., Hochachka, W. M., & Fiedler, W. (2010). Global warming and Bergmann's rule: do central European passerines adjust their body size to rising temperatures? *Oecologia*, 162(1), 247–260. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1446-2>
- Schnidrig-Petrig, R., & Ingold, P. (2001). Effects of paragliding on alpine chamois *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Wildlife Biology*, 7(3), 285–294. <https://doi.org/10.2981/wlb.2001.033>
- Schröder, W., & von den Marlsburg, I. E. (1982). Gams und Gebirgswald, Vorschläge zur Jagd auf Gams in den Ammergauer Bergen.
- T. H., & Coulson, T. (2009). The dynamics of phenotypic change and the shrinking sheep of St. kilda. *Science*, 325(5939), 464–467. <https://doi.org/10.1126/science.1173668>
- Parnesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parnesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pettorelli, N., Pelletier, F., von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M., & Côté, S. (2007). Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88, 381–390. <https://doi.org/10.1890/06-0875>
- Pettorelli, N., Weladji, R., Holand, O., Mysterud, A., Breie, H., & Stenseth, N. C. (2005). The relative role of winter and spring conditions: Linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, 1, 24–26. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0262>
- Pio, D. V., Engler, R., Linder, H. P., Monadjem, A., Cotterill, F. P. D., Taylor, P. J., Schoeman, M. C., Price, B. W., Villet, M. H., Eick, G., Salamin, N., & Guisan, A. (2014). Climate change effects on animal and plant phylogenetic diversity in southern Africa. *Global Change Biology*, 20(5), 1538–1549. <https://doi.org/10.1111/gcb.12524>
- Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Warnant, C., & Bonenfant, C. (2014). Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe
- Stewart, K. M., Bowyer, R. T., Dick, B. L., Johnson, B. K., & Kie, J. G. (2005). Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: An experimental test. *Oecologia*, 143(1), 85–93. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1785-y>
- Toïgo, C., Gaillard, J. M., Van Laere, G., Hewison, M., & Morellet, N. (2006). How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, 29, 301–308. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04394.x>
- Turco, M., Palazzi, E., Von Hardenberg, J., & Provenzale, A. (2015). Observed climate change hotspots. *Geophysical Research Letters*, 42(3), 165–173. <https://doi.org/10.1002/2015GL063891>
- Van Buskirk, J., Candolin, U., & Wong, B. B. M. (2012). *Behavioural plasticity and environmental change* (pp. 145–158). Oxford University Press.
- Van Buskirk, J., Mulvihill, R. S., & Leberman, R. C. (2010). Declining body sizes in North American birds associated with climate change. *Oikos*, 119(6), 1047–1055. <http://www.jstor.org/stable/25700339>
- Van Soest, P. J. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell University Press. <https://doi.org/10.7591/9781501732355>
- Vavra, M., & Riggs, R. A. (2010). Managing multi-ungulate systems in disturbance-adapted forest ecosystems in North America. *Forestry*, 83(2), 177–187. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq004>
- von Elsner-Schack, I. (1985). What is good chamois habitat? In S. Lovari (Ed.), *The biology and management of mountain ungulates* (pp. 71–76). Croom Helm.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Wang, G., Hobbs, N., Giesen, K. M., Galbraith, H., Ojima, D., & Braun, C. (2002). Relationships between climate and population dynamics of white-tailed ptarmigan *Lagopus leucurus* in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Climate Research*, 23, 81–87. <https://doi.org/10.3354/CR023081>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Willisch, C., Bieri, K., Struch, M., Franceschina, R., Schnidrig-Petrig, R., & Ingold, P. (2013). Climate effects on demographic parameters in an unhunted population of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Journal of Mammalogy*, 94, 173–182. <https://doi.org/10.1644/10-mamm-a-278.1>
- Yom-Tov, Y. (2001). Global warming and body mass decline in Israeli pas-

- Forstwissenschaftliches Zentralblatt, 101, 80–92.
- Schröder, W., & von Elsner-Schack, I. (1985). Correct age determination in chamois. In S. Lovari (Ed.), *The biology and management of mountain ungulates* (pp. 65–70). Croom Helm.
- Schwager, P., & Berg, C. (2019). Global warming threatens conservation status of alpine EU habitat types in the European Eastern Alps. *Regional Environmental Change*, 19(8), 2411–2421. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01554-z>
- Senf, C., & Seidl, R. (2021). Mapping the forest disturbance regimes of Europe. *Nature Sustainability*, 4(1), 63–70. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00609-y>
- Skonhøft, A., Yoccoz, N. G., Stenseth, N. C., Gaillard, J.-M., & Loison, A. (2002). Management of chamois (*Rupicapra rupicapra*) moving between a protected core area and a hunting area. *Ecological Applications*, 12(4), 1199–1211.
- Solberg, E. J., Saether, B. E., Strand, O., & Loison, A. (1999). Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 186–204. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00275.x>
- Šprem, N., Zanella, D., Ugarković, D., Prebanić, I., Gančević, P., & Corlatti, L. (2015). Unimodal activity pattern in forest-dwelling chamois: typical behaviour or interspecific avoidance? *European Journal of Wildlife Research*, 61(5), 789–794. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0939-z>
- serine birds. *Proceedings. Biological Sciences*, 268(1470), 947–952. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1592>
- Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., MacDonald, D., & Yom-Tov, E. (2007). Population cycles and changes in body size of the lynx in Alaska. *Oecologia*, 152(2), 239–244. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0653-3>
- Zeiler, H. (2012). *Gams*. Österreichischer Jagd- und Fischereiverlag.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Reiner, R., Zedrosser, A., Zeiler, H., Hackländer, K., & Corlatti, L. (2021). Forests buffer the climate-induced decline of body mass in a mountain herbivore. *Global Change Biology*, 27, 3741–3752. <https://doi.org/10.1111/gcb.15711>