L'activité nocturne est-elle compensatoire chez le chamois ? Étude de l'activité d'un ongulé catheméral

Mammalian Biology 93 (2018) 173–181

Contents lists available at ScienceDirect

Mammalian Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/mambio

Original investigation

Is nocturnal activity compensatory in chamois? A study of activity in a cathemeral ungulate

Stefano Grignolio[a,*], Francesca Brivio[a], Marco Apollonio[a], Elena Frigato[b], Federico Tettamanti[a], Flurin Filli[c], Cristiano Bertolucci[b]

[a] Department of Veterinary Medicine, University of Sassari, Via Vienna 2, I-07100 Sassari, Italy
[b] Department of Life Sciences and Biotechnology, University of Ferrara, Via L. Borsari 46, I-44121 Ferrara, Italy
[c] Parc Naziunal Svizzer, 7530 Zernez, Switzerland

Résumé

Différentes espèces présentent des schémas d'activité quotidiens et annuels individuels en réponse à une série de facteurs intrinsèques et extrinsèques. Historiquement, les recherches sur les **budgets d'activité** des grands animaux sauvages se concentraient sur les heures diurnes en raison des difficultés logistiques liées à l'observation des animaux la nuit. **Cependant**, grâce aux progrès récents de la technologie embarquée sur les animaux, ces recherches peuvent désormais s'étendre à une période de 24 heures. À l'aide de colliers GPS équipés de capteurs d'activité collectant une grande quantité de données par heure, nous avons étudié séparément les schémas d'activité diurnes et nocturnes des chamois Alpins (*Rupicapra rupicapra*), afin d'identifier les facteurs qui les influencent et la corrélation entre eux. De mars 2010 à novembre 2013, nous avons collecté des données sur 17 chamois dans le Parc national Suisse, une réserve naturelle Alpine stricte où la gestion humaine était interdite et le harcèlement humain assez rare. Nous avons constaté que les facteurs environnementaux influençaient de manière significative les rythmes d'activité diurnes et nocturnes, la température et la saisonnalité jouant un rôle central. Étonnamment, nous avons détecté un pic d'activité stable dans la première partie de la nuit, qui ne variait que légèrement au cours de l'année. **En été**, l'activité nocturne des **mâles** était inversement proportionnelle à leur activité diurne, sans doute pour compenser leur faible apport alimentaire diurne. À l'inverse, l'activité nocturne hivernale était positivement liée à l'activité diurne et constituait une occasion supplémentaire d'absorber de l'énergie. Les chamois ont montré une faible lunaphilie, avec une légère augmentation de leur niveau d'activité pendant les nuits de pleine lune, en particulier pendant la saison des amours. **En conclusion**, nos résultats indiquent que le chamois est une espèce **cathemérale** capable d'adapter ses comportements aux conditions environnementales variables.

© 2018 Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde. Publié par Elsevier GmbH. Tous droits réservés.

Mots-clés : Acrophase, rythmes d'activité, température ambiante, cathemeralité, clair de lune, *Rupicapra rupicapra*

INTRODUCTION

Plusieurs espèces animales présentent des rythmes d'activité distincts en réponse à une multitude de facteurs intrinsèques et extrinsèques. La majorité des espèces de mammifères sont nocturnes (Bennie et al., 2014) : l'activité nocturne est en fait considérée comme le mode de vie **ancestral** des mammifères (Crompton et al., 1978 ; Heesy et Hall, 2010) ayant évolué au cours du Mésozoïque, lorsque les mammifères euthériens évitaient l'activité diurne pour échapper au taxon dominant des dinosaures (hypothèse du goulot d'étranglement nocturne - Menaker et al., 1997). On pourrait donc s'attendre à ce que l'activité nocturne continue de jouer un rôle important, même chez les espèces qui ne sont pas considérées comme strictement nocturnes. Il est donc primordial d'étudier les budgets d'activité sur 24 heures afin de comprendre la relation entre les activités diurnes et nocturnes, et la manière dont elles réagissent aux facteurs environnementaux.

De nos jours, les perturbations humaines et l'équilibre énergétique visant à éviter le stress thermique dans un environnement de plus en plus chaud sont des facteurs supplémentaires clés qui affectent les rythmes d'activité : comprendre leurs effets sur la répartition de l'activité entre le jour et la nuit est un nouveau défi pour les chercheurs. **En effet**, plusieurs espèces sauvages ont été observées comme réagissant fortement aux activités récréatives humaines, notamment la chasse, en modifiant leurs rythmes d'activité diurnes et en déplaçant leur activité vers les heures nocturnes (Brivio et al., 2017 ; Enggist-Düblin et Ingold, 2003 ; Oberosler et al., 2017 ; Raveh et al., 2012). Les recherches sur l'effet du réchauffement climatique sur la répartition de l'activité n'ont été entreprises que récemment (Mason et al., 2017). La **théorie** de la limite de dissipation thermique prédit que les compromis en matière d'allocation d'énergie chez les organismes endothermiques sont davantage déterminés par la capacité des animaux à dissiper la chaleur et à éviter l'hyperthermie que par leur capacité à récolter de l'énergie (Speakman et Król, 2010). Étant donné que l'activité (c'est-à-dire la locomotion et la consommation de nourriture) entraîne une dépense énergétique et augmente la production de chaleur métabolique (Long et al., 2014), sa réduction pendant les heures les plus chaudes peut être une stratégie pour éviter l'hyperthermie. **En effet**, plusieurs études ont montré que les animaux réduisent leur niveau d'activité en réponse à l'augmentation de la température de l'air, afin de se protéger de la surchauffe (par exemple, Orthoptera : Chappell, 1983 ; Parker, 1982 - Rodentia : Belovsky, 1984a ; Kilpatrick, 2003 – Lafomorpha : Belovsky, 1984*b* - Cetartiodactyla : Brivio et al., 2017, 2016 ; Owen-Smith, 1998 ; Shi et al., 2006 - voir Terrien et al., 2011 pour une revue sur ce sujet). **De plus**, le comportement et la physiologie des animaux sont généralement caractérisés par des variations saisonnières, qui ont évolué pour s'adapter aux variations de la disponibilité des ressources et ainsi maximiser l'absorption des ressources et la condition physique des individus (Pendergast et al., 2002). Dans ce cadre, on peut émettre **l'hypothèse** que, pendant les saisons chaudes, les espèces sensibles à la chaleur devraient modifier leur répartition d'activité en faveur de l'activité nocturne afin de compenser la réduction de leur apport énergétique pendant la partie la plus chaude de la journée.

Les mammifères sont généralement classés en espèces diurnes, nocturnes ou crépusculaires sur la base d'informations anecdotiques. Ce n'est que depuis quelques années que la recherche a commencé à prendre en compte le concept **d'espèces cathemerales** (Hetem et al., 2012 ; Tattersall, 2006 ; Wu et al., 2018).

Le terme « cathéméralité » a été défini pour les primates : il décrit des schémas d'activité répartis de manière presque uniforme sur les 24 heures du cycle quotidien, ou des schémas avec des niveaux d'activité importants pendant les périodes nocturnes et diurnes (Tattersall, 2006, 1987). Curtis et Rasmussen (2006) ont élargi le concept de cathéméralité pour inclure le transfert d'activité entre les périodes diurnes et nocturnes, ou vice versa, en réponse à des facteurs chrono-écologiques (température, clair de lune, compétition pour les ressources, risque de prédation). **À cet égard**, les analyses des rythmes d'activité des grands herbivores les plus répandus suggèrent qu'ils pourraient potentiellement adopter des schémas cathemeraux, modifiant la périodicité de leurs rythmes d'activité. Par exemple, le sanglier (*Sus scrofa*), l'un des ongulés les plus répandus en Europe, a été décrit dans différentes études comme étant tour à tour monophasique, biphasique et polyphasique (Brivio et al., 2017 ; Caley, 1997 ; Keuling et al., 2008 ; Russo et al., 1997), probablement parce que cette espèce peut passer d'une activité principalement diurne à une activité principalement nocturne en réponse aux perturbations anthropiques (Keuling et al., 2008 ; Ohashi et al., 2013 ; Podgorski et al., 2013). **De même**, le chamois (*Rupicapra rupicapra*), l'ongulé le plus répandu dans les Alpes (Apollonio et al., 2010), a été défini comme une espèce diurne avec des schémas unimodaux (Sprem et al., 2015) ou bimodaux (Darmon et al., 2014 ; Mason et al., 2014 ; Pachlatko et Nievergelt, 1985), même si d'autres ont constaté qu'il était également actif la nuit (Carnevali et al., 2016 ; Ingold et al., 1998). **Plus récemment**, Brivio et al. (2016) ont montré que l'activité quotidienne des chamois était principalement diurne et que le schéma passait au cours de l'année d'unimodal à bimodal et trimodal.

Dans l'ensemble, ces études suggèrent que ces espèces peuvent modifier la répartition de leur activité entre les périodes diurnes et nocturnes. La **cathemeralité** peut être une stratégie intéressante qui permet aux animaux de réagir aux facteurs environnementaux (stress thermique, précipitations intenses, cycle lunaire et harcèlement humain) en augmentant leur activité nocturne afin de compenser l'inactivité forcée pendant la période diurne. **Toutefois**, si l'on exclut les recherches sur les primates, les études sur ce sujet sont très rares. Il a été démontré que l'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*) réorganise son rythme d'activité quotidien en réponse à des températures environnementales extrêmes (Hetem et al., 2012). **De même**, Jetz et al. (2003) ont montré que les oiseaux nocturnes (engoulevents : *Macrodipteryx longipennis* et *Caprimulgus climacurus*) augmentaient leur activité de recherche de nourriture au crépuscule pendant les nuits de pleine lune afin de compenser la réduction de la période nocturne pendant laquelle ils peuvent se nourrir.

En général, pour les grands mammifères, l'effet du **clair de lune** sur le budget d'activité a été principalement analysé en termes de risque de prédation et d'efficacité de recherche de nourriture, respectivement pour les espèces proies et prédatrices. **De plus**, le clair de lune pourrait avoir des effets potentiels opposés sur l'activité. **D'une part**, le clair de lune devrait avoir un effet suppressif sur les niveaux d'activité des consommateurs primaires se nourrissant dans des zones ouvertes, car le risque d'être détecté par les prédateurs est plus élevé pendant les nuits de pleine lune les plus lumineuses (Prugh et Golden, 2014). **D'autre part**, le clair de lune devrait augmenter l'efficacité de la recherche de nourriture et la détection des prédateurs, et donc avoir un effet positif sur l'activité des proies (Prugh et Golden, 2014). Nous avons analysé les enregistrements de l'activité des chamois recueillis dans une réserve naturelle stricte des Alpes Suisses, où la prédation est négligeable, la chasse interdite et toute gestion et perturbation humaines évitées. Plus important encore, le risque de prédation et les

perturbations humaines dans la zone d'étude sélectionnée sont probablement les plus faibles de toute l'aire de répartition de cette espèce et nous pouvons donc exclure un rôle majeur de la prédation sur les rythmes d'activité des chamois. Dans ce contexte, nous avons cherché à déterminer si les chamois sont une espèce **cathemerale** ou non, et si leurs schémas d'activité sont influencés par des facteurs écologiques ou principalement déterminés par leur système de synchronisation interne. Dans ce cadre, nous avons formulé les prédictions suivantes :

1. Étant donné que le risque de prédation est faible dans notre zone d'étude, nous avons prédit que la plupart des activités des chamois se dérouleraient pendant la journée et que, par conséquent, seule l'activité diurne serait influencée par des facteurs extrinsèques. Nous avons donc analysé séparément les effets des facteurs environnementaux sur l'activité moyenne diurne (DMA) et l'activité moyenne nocturne (NMA). Nous nous attendions à des effets significatifs uniquement sur la DMA.

2. **À l'inverse**, nous avons émis l'hypothèse que l'activité nocturne jouait un rôle **compensatoire** pour l'inactivité forcée pendant la période diurne. Plus précisément, nous avons prédit que :

a. la NMA serait davantage influencée par la DMA que par des facteurs externes ;

b. cet effet serait plus marqué pendant les périodes les plus exigeantes en énergie, c'est-à-dire l'été, l'hiver et la saison des amours ;

c. il n'y aurait pas de périodicité dans la distribution de l'acrophase (c'est-à-dire le moment où le rythme atteint son pic) de l'activité nocturne tout au long de l'année.

3. Compte tenu de notre hypothèse sur le rôle **compensatoire** de l'activité nocturne et compte tenu des faibles niveaux de risque de prédation et de harcèlement humain dans notre zone d'étude, nous avons prédit un **effet positif** du clair de lune sur l'activité nocturne tout au long de l'année, en particulier pendant l'été (lorsque l'augmentation de la consommation de fourrage permet aux chamois de se préparer pour l'hiver) et pendant la saison des amours afin d'augmenter les possibilités de reproduction.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Les données sur l'activité des chamois Alpins ont été recueillies dans le Parc national Suisse (PNS ; 46°40 10,74"N, 10°9'15,15'E), une réserve naturelle intégrale (catégorie 1a de l'UICN) où toute activité humaine (y compris la chasse) est interdite ou strictement réglementée. La zone d'étude s'étendait de 1 500 à 3 170 m d'altitude et couvrait 170 km² de forêts de conifères (principalement *Pinus cembra*, *Larix decidua, Pinus mugo*), de prairies alpines et de pentes rocheuses. Son climat était largement continental : sec, avec un fort ensoleillement, une faible humidité de l'air et des conditions hivernales rigoureuses (Zoller, 1995). Les précipitations annuelles variaient de 700 à 1200 mm. Pendant la période de collecte des données (de mars 2010 à novembre 2013), les recensements effectués par les gardes forestiers du SNP ont enregistré une fluctuation naturelle de la population, passant d'un maximum de 7,7 individus/km² à un minimum de 6,2 individus/km². Au cours de la période d'étude, les principaux prédateurs du chamois, à savoir le loup (*Canis lupus*) et le lynx (*Lynx lynx*), étaient absents, tandis que l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et le renard roux (*Vulpes vulpes*) ne s'attaquaient qu'aux chevreaux et aux jeunes d'un an. Les autres espèces d'ongulés vivant dans le SNP sont le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*).

Collecte des données

Le personnel du SNP a capturé 11 chamois femelles et 6 mâles à l'aide de pièges à cage et les a équipés de colliers GPS Plus (Vectronic Aerospace GmbH, Berlin, Allemagne). Nous avons déterminé leur âge en comptant les anneaux de croissance annuels sur leurs cornes (Schröder et von Elsner-Schack, 1985). L'âge des chamois surveillés, estimé par le comptage des anneaux au moment de leur capture, variait entre 2 et 15 ans pour les femelles et entre 6 et 13 ans pour les mâles.

Les colliers ont enregistré l'activité des animaux à l'aide d'un accéléromètre analogique (c'est-à-dire un capteur d'activité), qui mesurait l'accélération réelle subie par le collier selon deux axes orthogonaux (les valeurs x enregistrant les mouvements vers l'avant/vers l'arrière, les valeurs y enregistrant les mouvements vers la gauche/vers la droite) quatre fois par seconde. L'accéléromètre enregistrait les accélérations sur une plage dynamique de - 2G à +2G (G = constante gravitationnelle) et mesurait l'activité comme le changement d'accélération statique (gravité) et d'accélération dynamique (collier). Les valeurs d'activité étaient données dans une plage relative comprise entre 0 et 255. La valeur 255 était égale à - 2G /+2G et indiquait l'accélération maximale, tandis que 0 indiquait l'absence totale d'accélération. Les colliers fournissaient des valeurs moyennes calculées sur des intervalles d'échantillonnage de 5 minutes.

Les données d'activité ont ensuite été associées aux informations météorologiques (température moyenne, rayonnement solaire moyen, vitesse moyenne du vent, précipitations) fournies par une station météorologique située à Buffalora, à environ 13 km de la zone d'étude (46°38'53"N ; 10°16'02"E - Institut météorologique Suisse). Nous avons obtenu les estimations de la couverture nuageuse (c'est-à-dire le pourcentage du ciel couvert par des nuages sur l'ensemble de l'atmosphère, estimé en huitièmes) enregistrées toutes les 10 minutes par une station météorologique située à Robbia, à environ 40 km de la zone d'étude (Poschiavo, Institut météorologique Suisse). Le département des applications astronomiques du site web de l'Observatoire naval des États-Unis (http://aa.usno.navy.mil) a fourni les heures de lever et de coucher du soleil (crépuscule civil) et les données sur les phases lunaires, exprimées en proportion du disque lunaire éclairé à minuit. Une valeur de 0 correspondait à la nouvelle lune et une valeur de 1 à la pleine lune.

Analyse des données

Les données brutes d'activité enregistrées par les colliers ont été divisées par la valeur maximale enregistrée par l'accéléromètre (255) afin d'obtenir des valeurs comprises entre 0 (c'est-à-dire aucune activité) et 1 (c'est-à-dire activité maximale). Nous avons divisé l'ensemble des données en deux sous-ensembles : **diurne** et **nocturne**. Pour ce faire, les valeurs d'activité enregistrées entre le lever du soleil du jour$_i$ et le coucher du soleil du jour$_i$ ont été attribuées au sous-ensemble de l'activité diurne du jour, tandis que celles enregistrées après le coucher du soleil du jour$_{i+1}$ et avant le lever du soleil du jour ont été attribuées au sous-ensemble de l'activité nocturne du jour. **Ensuite**, nous avons calculé la moyenne des valeurs d'activité enregistrées pendant chaque sous-ensemble diurne et chaque sous-ensemble nocturne, et nous les avons définies respectivement comme DMA et NMA. Ces indices visaient à analyser l'activité globale de chaque chamois par rapport aux conditions environnementales pendant les heures de lumière et d'obscurité, séparément. **De même**, nous avons calculé la moyenne diurne et nocturne pour chaque paramètre météorologique (c'est-à-dire la température minimale, moyenne et maximale ; le rayonnement solaire maximal

et moyen pour les heures de jour uniquement). Pour chaque date de la période de collecte des données, les valeurs de précipitations diurnes et nocturnes ont été calculées en additionnant les valeurs enregistrées tout au long de la journée et de la nuit correspondantes. La vitesse du vent a été fournie par l'administration de la station météorologique sous forme de moyenne quotidienne. Pour estimer l'éclairement lunaire (ci-après, « clair de lune »), nous avons mis en œuvre l'indice proposé par Brivio et al. (2017) :

Lumière lunaire = phase lunaire du jour$_i$ -(phase lunaire du jour$_i$ * couverture nuageuse du jour$_i$)

Tout d'abord, nous avons recherché les corrélations possibles entre les variables prédictives à l'aide d'une matrice de corrélation (coefficient de corrélation de Pearson, r_p) afin d'éviter la colinéarité (Sokal et Rohlf, 1995). Certaines variables prédictives s'étant révélées colinéaires, elles ont été sélectionnées à l'aide d'une méthode d'apprentissage automatique afin de choisir les meilleurs prédicteurs candidats pour les modèles finaux (matériel supplémentaire 1, tableau S1.1 pour DMA ; matériel supplémentaire 2, Tableau S2.1 pour NMA). Les prédicteurs ont ainsi été examinés à l'aide d'un calcul Random Forest (à l'aide du package randomForest pour R), qui classe l'importance des paramètres en fonction d'un certain nombre (n = 500) d'arbres de décision générés aléatoirement (Breiman, 2001). Pour la DMA, les variables prédictives suivantes ont été sélectionnées, sur la base du pourcentage d'augmentation de l'erreur quadratique moyenne : sexe, âge, date julienne, température maximale de l'air, rayonnement solaire, vitesse du vent et quantité de précipitations (documents supplémentaires 1, Figure S1.1). Les mêmes prédicteurs ont été sélectionnés pour la NMA, à l'exception du rayonnement solaire et de l'ajout du clair de lune et de la valeur DMA enregistrée au cours des heures de jour précédentes (matériel supplémentaire 2, Fig. S2.1).

L'effet des facteurs intrinsèques et extrinsèques sélectionnés sur les schémas d'activité a été évalué en modélisant séparément la DMA et la NMA à l'aide de modèles additifs généralisés (GAM) avec distribution gaussienne. Les GAM permettent des effets non linéaires, en utilisant des fonctions de lissage non paramétriques ; nous avons estimé ces effets pour chaque variable prédictive afin d'obtenir la meilleure prédiction possible pour chaque variable. Les GAM ont été mis en œuvre dans le package mg dans R (version 3.3.3 ; R Core Team, 2016). La NMA a été transformée par arcsinroot afin d'améliorer l'homogénéité de la distribution résiduelle. Afin de vérifier les mesures répétées d'un même individu, l'identité des chamois a été incluse dans les GAM en tant que facteur d'interception aléatoire à l'aide de termes « re » et de liens plus lisses (Wood, 2013). L'inspection visuelle de la distribution des données (graphiques de Cleveland) a mis en évidence que les précipitations et la vitesse du vent n'étaient pas réparties de manière homogène. L'homogénéité étant une hypothèse cruciale de l'approche statistique utilisée, nous avons transformé ces variables en logarithmes, améliorant ainsi leur homogénéité (Zuur et al., 2007).

Afin de valider nos prédictions 1, 2a et 3, nous avons construit un modèle complet pour la DMA et un autre pour la NMA, dans lesquels nous avons considéré les effets de toutes les variables continues, à l'exception de la date julienne, comme des fonctions splines cubiques naturelles. L'effet de la date julienne a été modélisé comme une spline de régression cubique cyclique afin de tenir compte de la circularité de cette variable ; cela a permis de garantir que la valeur du lisseur à l'extrême gauche (1er janvier) était la même que celle à l'extrême droite

(31 décembre). Afin d'étudier les différences dans les comportements des femelles et des mâles, nous avons ajouté des interactions avec le sexe pour chaque variable incluse dans les modèles. Nous avons ajusté un ensemble de modèles en tenant compte de toutes les combinaisons possibles des prédicteurs inclus dans le modèle complet à l'aide de la fonction dredge du package R MuMIn (Barton, 2013). Nous avons évalué la parcimonie des modèles à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC, Richards et al., 2011). Nous avons vérifié la qualité de l'ajustement des meilleurs modèles (homoscédasticité, normalité des erreurs et indépendance) par inspection visuelle des résidus (Zuur et al., 2009). **Enfin**, afin de vérifier si les chamois modifiaient leur activité nocturne pour compenser la réduction de leur activité diurne en été, en hiver et pendant la saison des amours (prédictions 2b et 3), nous avons pris en compte les valeurs NMA enregistrées du 21 juin au 23 septembre (c'est-à-dire du premier au dernier jour de l'été astronomique) et du 21 décembre au 21 mars (c'est-à-dire du premier au dernier jour de l'hiver astronomique). Nous avons défini les 1er et 30 novembre comme le début et la fin de la saison des amours (Von Hardenberg et al., 2000). Nous avons réajusté le meilleur modèle sélectionné pour les analyses sur l'ensemble de l'année en utilisant uniquement les données collectées en été, en hiver et pendant la saison des amours, afin de réaliser des analyses distinctes.

Afin d'étudier la périodicité nocturne de l'activité des chamois (prédiction 2c), l'acrophase de l'activité nocturne de chaque chamois a été calculée à l'aide d'ActogramJ (Schmid et al., 2011). Pour calculer l'acrophase nocturne, nous avons pris en compte les données brutes utilisées pour estimer la NMA. Pour chaque nuit, nous avons obtenu un enregistrement comprenant l'identité individuelle, la date julienne, le sexe et l'acrophase. L'hypothèse selon laquelle la périodicité était absente pendant la nuit a été testée à l'aide d'un GAM. Pour cette analyse, nous avons utilisé un ensemble de données comprenant, pour chaque nuit de collecte de données : l'identité du chamois, son sexe, la date julienne et l'acrophase. L'effet de la date julienne sur l'acrophase a été évalué en exprimant cette dernière en minutes avant ou après minuit, afin de tenir compte de la continuité entre 23h59 et 00h00 le lendemain. L'effet de la date julienne a été modélisé sous la forme d'une spline de régression cubique cyclique. L'interaction avec le sexe a été incluse dans le modèle afin de tester les différences dans les schémas de périodicité entre les sexes. L'identité du chamois a été incluse comme facteur aléatoire en utilisant la même procédure statistique que celle décrite ci-dessus.

RESULTATS

Le meilleur modèle pour la DMA, selon l'AIC, comprenait le sexe, la date julienne, l'âge, le rayonnement, les précipitations, la température maximale et le vent comme variables prédictives (R-sq. = 0,678, documents supplémentaires 1, Tableaux S1.2-51.3). **De même**, le modèle incluant les mêmes variables à l'exception du rayonnement et l'ajout du clair de lune et du DMA enregistré la veille décrivait le mieux le NMA (R-sq. = 0,595, documents supplémentaires 2, Tableau S2.2-52.3).

Tout au long de l'année, le pic le plus élevé de la DMA des mâles a été enregistré vers le 23 juin et un deuxième pic a été enregistré pendant la saison des amours (le 21 novembre - Fig. 1a), tandis que les femelles ont affiché un pic plus élevé vers le 8 juin, qui a baissé plus tardivement que celui des mâles. **En été**, la DMA des mâles et des femelles est environ deux fois plus élevée qu'en hiver. Le meilleur modèle pour l'AMN prédisait des tendances saisonnières différentes selon le sexe. Les femelles étaient aussi actives au printemps qu'en

été, avec une réduction de leur niveau d'activité entre la deuxième partie de l'automne et la fin de l'hiver. Chez les mâles, la tendance de l'AMN était similaire à celle de l'AMD, avec deux pics - le 30 juillet et le 10 novembre - et une forte baisse en hiver (Fig. 1b).

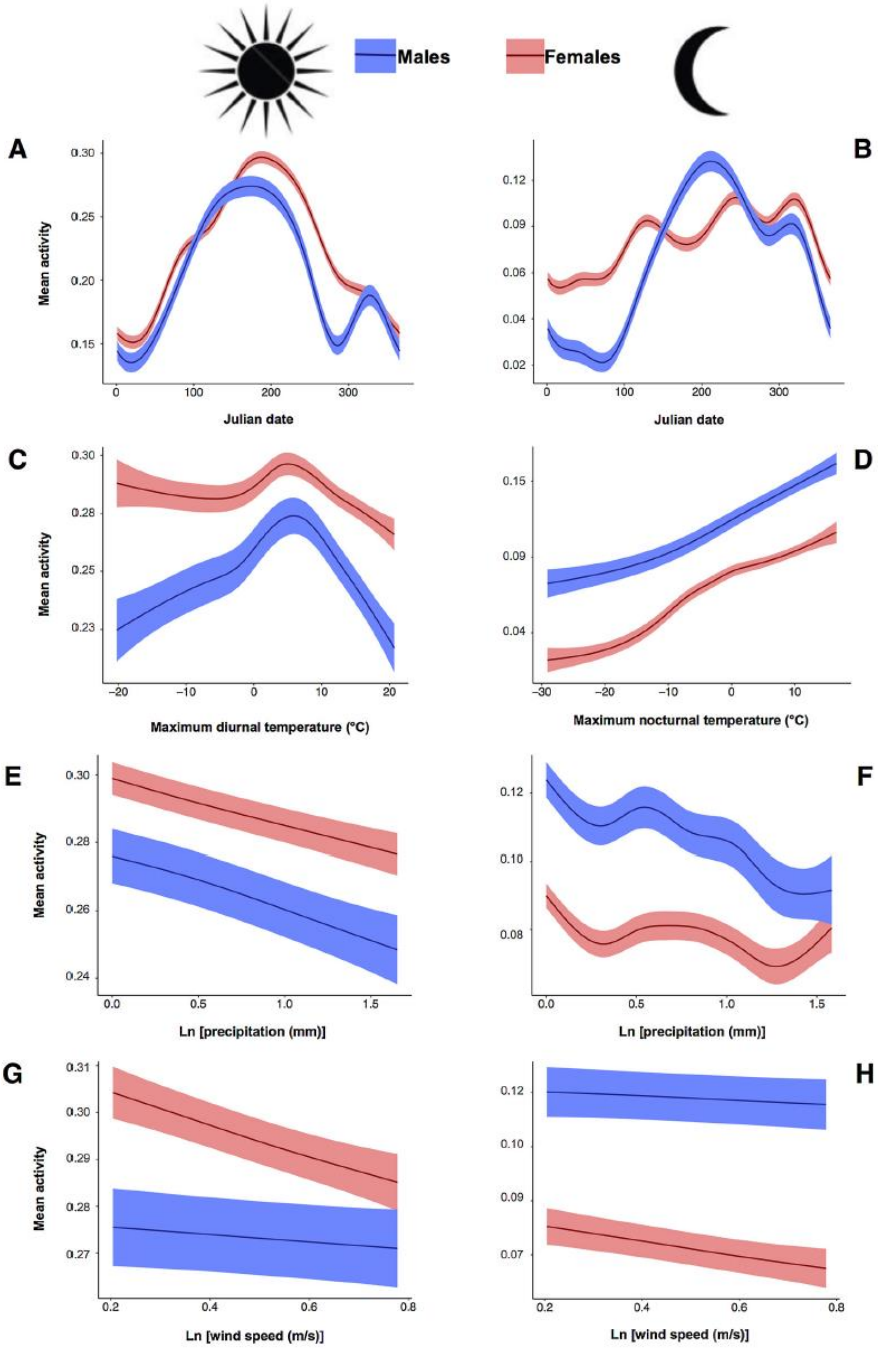


Fig. 1. Valeurs prédites par le meilleur modèle additif généralisé de l'activité moyenne des chamois alpins dans le Parc national suisse. La figure montre les effets de la date julienne (**A-B**), de la température quotidienne maximale (**C-D**), des précipitations quotidiennes (**E-F**) et de la vitesse du vent (**G-H**) sur l'activité moyenne diurne (côté gauche de la figure) et nocturne (côté droit de la figure). Les prédictions sont données en fonction de la moyenne de toutes les autres covariables du modèle. 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 valeurs sur les axes y pour l'activité nocturne ont été retransformées à partir des valeurs arcsin racine carrée utilisées pour calculer les meilleurs modèles (voir le texte pour plus de détails). (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans la légende de cette figure, le lecteur est invité à se reporter à la version web de cet article)

Les mâles sont généralement moins actifs que les femelles, à l'exception de la NMA pendant la dernière partie du printemps et le début de l'été. L'analyse a montré que, pour les mâles, la DMA atteignait son maximum à des températures intermédiaires (~8°C) et diminuait ensuite. Pour les femelles, l'effet était similaire, mais généralement beaucoup plus faible (Fig. 1c). **En**

revanche, la température a affecté la NMA des deux sexes de manière linéaire et dans une mesure similaire : les chamois mâles et femelles ont **augmenté** leur activité nocturne lorsque la température ambiante était plus élevée, et les valeurs de la NMA ont doublé entre les températures les plus basses et les plus élevées (Fig. 1d). Les effets contrastés de la température sur la NMA et la DMA suggèrent qu'il existe une température **seuil** au-delà de laquelle l'activité est maximisée. Les précipitations ont eu un effet négatif sur la DMA des mâles et des femelles (Fig. 1e) et sur la NMA des mâles uniquement (Fig. 1f). Seules les femelles chamois ont présenté des niveaux d'activité légèrement inférieurs les jours venteux, tant pendant la journée que pendant la nuit (Fig. 1g-h). Une faible influence du rayonnement solaire a été observée, mais seules les femelles chamois se sont révélées légèrement moins actives les jours où le rayonnement était inférieur ou supérieur à la moyenne (matériel supplémentaire 1, Fig. S1.2) ; cela pourrait expliquer l'effet plus faible de la température sur ce sexe.

L'analyse a détecté une faible influence du clair de lune sur la NMA, les chamois femelles et mâles étant légèrement plus actifs lorsque le clair de lune était plus intense (Fig. 2a). **Enfin**, les résultats ont montré que la NMA des chamois n'était pas corrélée à l'activité diurne de la veille (Fig. 2b). Afin de déterminer si la NMA était liée à l'activité pendant les heures de jour précédentes, lorsque les conditions environnementales étaient plus exigeantes en termes de dépense énergétique (c'est-à-dire en été, en hiver et pendant la saison des amours - Matériel supplémentaire 3), nous avons réajusté le meilleur modèle pour la MA en tenant compte uniquement des sous-ensembles respectifs. Étonnamment, la NMA des mâles n'était affectée négativement par leur activité diurne qu'en été : lorsque la DMA dépassait le seuil de 0,43, la NMA diminuait.

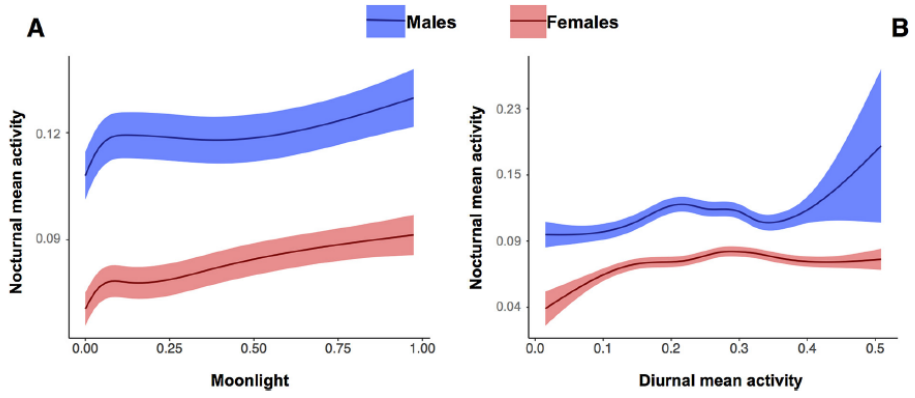


Fig. 2. Valeurs prédites par le meilleur modèle additif généralisé de l'activité nocturne moyenne des chamois alpins dans le Parc national Suisse. La figure montre les effets du clair de lune (**A**) et de l'activité diurne moyenne (**B**). Les prédictions sont données en fonction de la moyenne de toutes les autres covariables du modèle. 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 valeurs sur les axes y ont été retransformées à partir des valeurs arcsinus racine carrée utilisées pour calculer les meilleurs modèles (voir le texte pour plus de détails). (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à se reporter à la version web de cet article)

La NMA des femelles n'était pas influencée par leur DMA (Fig. 3a). **En hiver**, à l'inverse, la NMA des deux sexes était positivement corrélée à leur DMA (Fig. 3b). Nous n'avons trouvé aucune relation entre la DMA et la NMA pendant la saison des amours (matériel supplémentaire 3, Fig. S3.1) ; **cependant**, nous avons détecté une augmentation significative de l'activité des mâles pendant les nuits de pleine lune (matériel supplémentaire 3, Fig. S3.2).

L'analyse a également détecté une relation significative entre l'acrophase nocturne, c'est-à-dire le pic d'activité pendant la nuit, et la date julienne pour les mâles et les femelles. **Cependant**, cette légère différence dans le timing de l'acrophase nocturne n'a produit **aucun** effet détectable sur les schémas d'activité (Fig. 4). **En effet**, pour les femelles, la plage de l'acrophase tout au long de l'année ne couvrait que 24 minutes, entre 74 et 50 minutes avant minuit (c'est-à-dire entre 22h46 et 23h10). **En revanche**, la fourchette des mâles était plus large (50 minutes) : l'acrophase se situait entre 87 et 37 minutes avant minuit (c'est-à-dire entre 22h33 et 23h23).

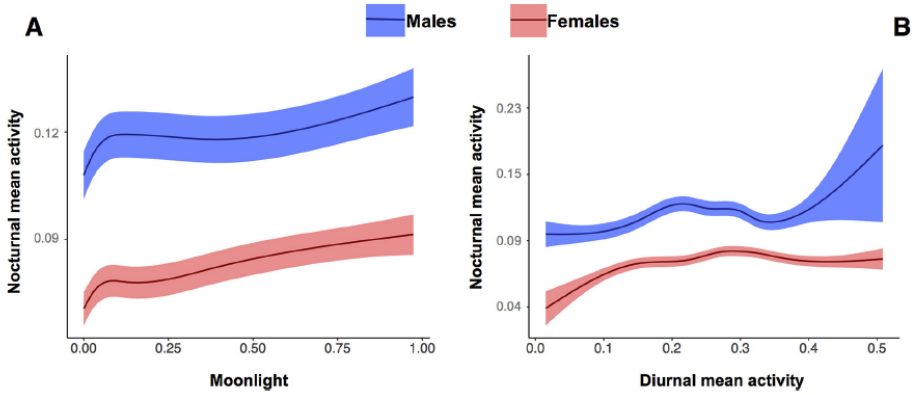


Fig. 3. Valeurs prédites par le meilleur modèle additif généralisé de l'activité nocturne moyenne des chamois alpins dans le Parc national Suisse pendant l'été (**A**) et l'hiver (**B**). Les prédictions sont données en fonction de la moyenne de toutes les autres covariables du modèle. Dans les graphiques, 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 valeurs sur les axes y ont été retransformées à partir des valeurs arcsin racine carrée utilisées pour calculer les meilleurs modèles (voir le texte pour plus de détails). (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à se reporter à la version web de cet article)

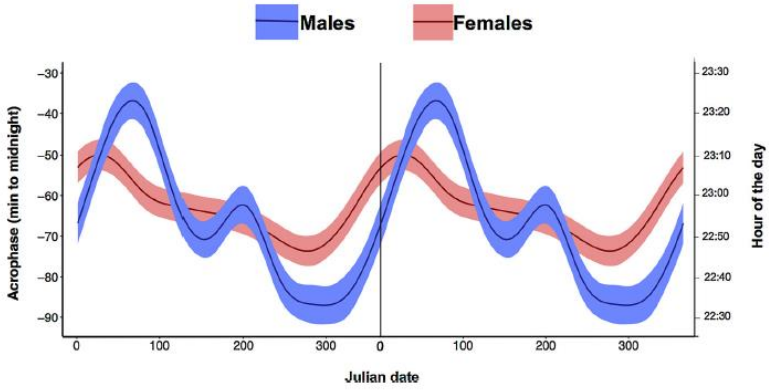


Fig. 4. Valeurs prédites par le meilleur modèle additif généralisé (voir le texte pour plus de détails) de l'acrophase nocturne des chamois alpins dans le Parc national suisse. Dans les graphiques, les femelles sont représentées par la ligne rouge, les mâles par la ligne bleue, tandis que les zones ombrées en couleur correspondent aux erreurs types estimées. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à se reporter à la version web de cet article)

DISCUSSION

À ce jour, le rôle de l'activité nocturne dans le budget d'activité quotidien des mammifères a rarement été étudié (Hetem et al., 2012). Notre étude révèle que les espèces qui peuvent être actives à la fois pendant la journée et la nuit, c'est-à-dire les espèces **cathemérales**, peuvent présenter un niveau élevé de **plasticité** dans leur budget d'activité, ce qui leur permet de s'adapter à des conditions environnementales difficiles en modifiant la répartition de leur activité entre les heures de jour et les heures de nuit. Alors que le chamois des Alpes a

généralement été considéré comme une espèce diurne, la présente étude montre **que l'activité nocturne** joue un rôle **important** dans son budget d'activité, en particulier lorsque l'activité diurne diminue en raison de conditions environnementales défavorables. **De plus**, nous avons montré que, sur l'ensemble de l'année, l'activité nocturne atteignait son acrophase, c'est-à-dire son pic d'activité, pendant la **première moitié** de la nuit, de manière constante et sans différence significative entre les sexes (prédiction 2c). Des études antérieures sur les chamois Alpins ont rapporté que l'activité nocturne atteignait son pic vers minuit (Ingold et al., 1998) ou pendant la deuxième moitié de la nuit (Carnevali et al., 2016). Les différences dans le moment de l'acrophase entre ces études pourraient dépendre soit de la méthodologie d'enregistrement de l'activité, soit de facteurs externes tels que la date d'échantillonnage, la situation géographique et les conditions environnementales. Dans l'ensemble, nos résultats indiquent clairement un entraînement **stable** de l'activité nocturne.

Le **facteur environnemental** qui a contribué à maintenir cet entraînement stable n'est pas clair. **Cependant**, les changements d'intensité et de spectre lumineux qui se produisent au coucher du soleil pourraient être des signaux d'entraînement appropriés, car ils sont présents toute l'année (Walmsley et al., 2015). **Conformément** à ces résultats et à ceux de Brivio et al. (2016), qui montrent des variations saisonnières de la périodicité de l'activité quotidienne, le chamois Alpin devrait être considéré comme une espèce **catémérale**.

En ce qui concerne nos prédictions spécifiques, les résultats ont montré que **l'activité nocturne** joue un rôle important dans le budget d'activité des chamois. Nous avions prédit que l'activité nocturne des chamois serait limitée, ou qu'elle jouerait un rôle exclusivement **compensatoire** lorsque l'activité diurne serait limitée (prédiction 2a), et nous nous attendions à ce qu'elle ne soit pas affectée par des facteurs externes (prédiction 1). **Au contraire**, nos résultats ont montré que l'activité nocturne n'était pas négligeable puisqu'elle représentait environ un tiers de l'activité diurne. **De plus**, les mêmes facteurs ont influencé de manière similaire les schémas nocturnes et diurnes, à l'exception de la température ambiante. Pendant les heures diurnes, lorsque la température atteignait généralement ses valeurs maximales, les chamois augmentaient leur niveau d'activité lorsque la température dépassait le **seuil** de 8°C environ. **Cependant**, lorsque la température dépassait cette **valeur seuil**, l'activité diurne **diminuait**, plus fortement chez les mâles que chez les femelles. La réduction du niveau d'activité en réponse à l'augmentation de la température de l'air comme stratégie contre la surchauffe a déjà été observée chez les ongulés (par exemple, Belovsky et Slade, 1986 ; Brivio et al., 2017 ; Shi et al., 2003), y compris chez les chamois (Brivio et al., 2016). **En revanche**, nos analyses distinctes pour les heures diurnes et nocturnes ont montré que l'activité nocturne était influencée de manière positive et linéaire par la température ambiante et qu'elle augmentait également bien au-delà du seuil diurne d'environ 8°C, lorsque l'activité diurne commençait à diminuer. Nous pouvons supposer que l'absence d'effet supplémentaire du rayonnement solaire, qui augmenterait la température ressentie par les animaux à la même température ambiante pendant la journée, a permis aux chamois d'être actifs à des températures plus élevées sans risque de surchauffe pendant la nuit. Dans les Alpes, en revanche, ils sont généralement confrontés au risque d'hypothermie, auquel ils font face en réduisant leur niveau d'activité (Brivio et al., 2016).

Nous **pouvons** donc émettre **l'hypothèse** que les chamois profitent des nuits plus douces pour augmenter leur activité et, par conséquent, leur apport énergétique. **Plus**

généralement, nous pouvons affirmer que les chamois ont évolué pour tirer parti des périodes favorables : ils peuvent augmenter leur activité - et par conséquent leur consommation alimentaire - lorsque la végétation se trouve à un stade phénologique plus profitable, lorsque les précipitations sont faibles et lorsque les vents sont plus calmes. Cette **plasticité** dans les comportements des chamois, déjà suggérée par Brivio et al. (2016), a également été confirmée par nos analyses concernant les périodes les plus exigeantes de l'année (prédiction 2b). Les chamois ont **adapté** leur activité nocturne pour répondre à la saisonnalité des pressions environnementales typiques des Alpes. Pendant **l'hiver**, l'activité nocturne était positivement corrélée à l'activité diurne et constituait donc une opportunité cumulative d'apport énergétique lorsque la disponibilité et la qualité de la nourriture étaient faibles. **À l'inverse**, pendant l'été, l'activité nocturne était **compensatoire** : les chamois mâles étaient moins actifs pendant les journées les plus chaudes et avaient une activité nocturne plus importante pendant les journées où l'activité diurne était faible, probablement afin de maximiser leur apport énergétique. **Étonnamment**, ce rôle compensatoire n'a été observé que chez les mâles, peut-être parce qu'ils sont plus sensibles aux températures élevées et donc moins actifs pendant les journées les plus chaudes.

Des analyses supplémentaires sont nécessaires pour comprendre ces différents schémas d'activité entre les sexes, qui sont en partie inattendus car le dimorphisme sexuel n'est pas accentué chez les chamois.

D'un point de vue plus général, nos résultats corroborent la théorie proposée par Bennie et al. (2014), selon laquelle la lumière et la température se combinent pour définir les niches temporelles disponibles. D'un point de vue **biogéographique**, les schémas d'activité diurnes devraient être plus fréquents dans les zones de haute altitude, où les températures nocturnes sont très basses, tandis que les schémas d'activité crépusculaires et cathéméraux devraient prévaloir dans les régions arctiques, qui se caractérisent par de longues heures de crépuscule et une forte variation saisonnière des heures d'ensoleillement (Bennie et al., 2014). Nos résultats ont souligné que la saisonnalité, plutôt que l'altitude, semble être le facteur clé qui influence les rythmes d'activité dans la région Alpine et que la plasticité comportementale, intrinsèque à la catéméralité, peut contribuer à augmenter l'apport énergétique. **En effet**, les espèces sensibles à la chaleur peuvent largement compter sur des stratégies comportementales pour répondre à la surchauffe (du Plessis et al., 2012 ; Stelzner et Hausfater, 1986), telles que la diminution de leur niveau d'activité lorsque la température ambiante dépasse un seuil critique pendant la journée (Terrien et al., 2011). Les espèces cathémérales pourraient être particulièrement adaptables face aux changements environnementaux, tels que le changement climatique. Une étude récente a révélé que les ongulés Alpins pourraient subir une réduction des ressources disponibles en haute altitude en raison du changement climatique, mais qu'ils ne seraient probablement pas en mesure de compenser cette perte en augmentant leur activité de recherche de nourriture pendant la journée (Mason et al., 2017). **Cependant**, notre étude suggère que les espèces cathemérales telles que les chamois pourraient être en mesure de compenser cette perte en augmentant leur activité nocturne.

Pour notre **troisième** prédiction, nos conclusions sur l'effet du clair de lune sur les schémas d'activité semblent soutenir l'idée que les chamois augmentent leur activité dans des conditions nocturnes favorables (prédiction 3). Même si l'augmentation de l'activité pendant

les nuits de pleine lune était faible, ce résultat soutient l'hypothèse de l'acuité visuelle formulée par Prugh et Golden (2014), qui soutenaient que le clair de lune augmente l'efficacité de la recherche de nourriture et favorise la détection des prédateurs, de sorte que les espèces proies qui dépendent de la vision pour localiser leur nourriture et leurs prédateurs sont plus actives au clair de lune que pendant les nuits plus sombres.

Notre zone d'étude était exempte de prédateurs et de harcèlement humain, y compris la chasse et le braconnage. **Par conséquent**, le clair de lune ne pouvait que favoriser l'efficacité de la recherche de nourriture et non la détection des prédateurs. Cela peut contribuer à expliquer le faible effet du clair de lune sur les schémas d'activité. **À l'inverse**, nos résultats n'ont pas confirmé l'hypothèse du « risque de prédation lié à l'habitat », qui prédit que, dans les habitats ouverts, les prédateurs détectent plus facilement leurs proies pendant les nuits de pleine lune (Prugh et Golden, 2014). Selon cette dernière hypothèse, chez les espèces proies, la phobie lunaire et son effet négatif sur l'activité devraient diminuer à mesure que la couverture de l'habitat augmente. Il est intéressant de noter que le clair de lune a eu un effet positif sur l'activité nocturne des mâles pendant la saison des amours, même si le rut a lieu à la fin de l'automne, lorsque les conditions climatiques sont difficiles et que le sol peut être recouvert de neige. Nous pouvons supposer que les efforts de reproduction incitent les mâles à être actifs dès que les conditions environnementales sont favorables. Les chamois mâles adoptent généralement des comportements **visuels** dans leurs interactions inter et intra-sexuelles pendant la saison des amours. **En conséquence**, les mâles augmentent leur activité afin d'accroître leurs chances de reproduction. Nos conclusions sur l'effet du clair de lune sur l'activité nocturne des mâles **concordent** avec d'autres conclusions récentes (Carnevali et al., 2016), même si l'ampleur de ces tendances s'est avérée plus faible, peut-être en raison de l'utilisation d'un équipement différent pour la collecte des données (signal VHF *vs* données d'accéléromètre) ou de conditions environnementales différentes.

En réponse à la question posée dans le titre de cet article, les données actuelles **ne** nous permettent **pas** d'affirmer que l'activité nocturne des chamois a une fonction exclusivement compensatoire. Ce que montre la présente étude, **cependant**, c'est que l'activité nocturne semble être une réponse comportementale flexible visant à exploiter toute condition environnementale favorable et que le chamois peut donc être considérée comme une espèce cathemérale. D'autres études sur cette espèce et d'autres espèces cathemérales pourraient examiner comment et dans quelle mesure les adaptations comportementales et physiologiques agissent sur la périodicité des rythmes d'activité afin de s'adapter à des facteurs extrinsèques variables. **En fin de compte**, il est actuellement primordial de mieux comprendre comment les espèces cathemérale et sensibles à la chaleur font face aux facteurs de stress thermique : **en effet**, on ne peut exclure que les chamois puissent transférer une partie de leur activité du jour vers la nuit en réponse à des changements environnementaux tels que l'augmentation des températures.

Author contributions

SG, FB and MA originally formulated the idea. FF and FT conducted fieldwork. FB, SG, and CB collaborated in imaging analysis. FB, SG, FE and CB performed statistical analyses. SG wrote the manuscript and other authors provided editorial advice.

Acknowledgements

We would like to thank all the park rangers of the Swiss National Park who captured, marked and monitored the chamois. This project was supported by the Italian Ministry of Education, University and Research (PRIN 2010–2011, 20108 TZKHC, J81J12000790001). SG had the support of the fund P.O.R.-F.S.E: 2007-2013. The English version was edited by G. Falceri.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at doi:https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.06.003.

References

Apollonio, M., Andersen, R., Putman, R., 2010. European Ungulates and Their Management in the 21st Century. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Barton, K., 45–45 2013. Package "MuMIn: Multi-Model Inference" for R. R Package Version 195.

Belovsky, G.E., 1984a. Summer diet optimization by beaver. Am. Midl. Nat. 111, 209–222.

Belovsky, G.E., 1984b. Moose and snowshoe hare competition and a mechanistic explanation from foraging theory. Oecologia 61, 150–159.

Belovsky, G.E., Slade, J.B., 1986. Time budgets of grassland herbivores: body size similarities. Oecologia 70, 53–62.

Bennie, J.J., Duffy, J.P., Inger, R., Gaston, K.J., 2014. Biogeography of time partitioning in mammals. Proc. Natl. Acad. Sci. 111, 13727–13732.

Breiman, L., 2001. Random forests. Mach. Learn. 45, 5–32.

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. Behav. Ecol. Sociobiol. 70, 1291–1304.

Brivio, F., Grignolio, S., Brogi, R., Benazzi, M., Bertolucci, C., Apollonio, M., 2017. An analysis of intrinsic and extrinsic factors affecting the activity of a nocturnal species: the wild boar. Mamm. Biol. - Z. Für Säugetierkd. 84, 73–81.

Caley, P., 1997. Movements, activity patterns and habitat use of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical habitat. Wildl. Res. 24, 77–87.

Carnevali, L., Lovari, S., Monaco, A., Mori, E., 2016. Nocturnal activity of a "diurnal" species, the Northern chamois, in a predator-free Alpine area. Behav. Process. 126.

Chappell, M.A., 1983. Thermal limitations to escape responses in desert grasshoppers. Anim. Behav. 31, 1088–1093.

Crompton, A.W., Taylor, C.R., Jagger, J.A., 1978. Evolution of homeothermy in mammals. Nature 272, 333–336.

Curtis, D.J., Rasmussen, M.A., 2006. The evolution of cathemerality in primates and other mammals: a comparative and chronoecological approach. Folia Primatol. (Basel) 77, 178–193.

Darmon, G., Bourgoin, G., Marchand, P., Garel, M., Dubray, D., Jullien, J.-M., Loison, A., 2014. Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in the presence of mouflon: daily activities and behavioural interference. Biol. J. Linn. Soc. 111, 621–626.

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 and body condition of an arid-zone bird. Glob. Change Biol. 18, 3063–3070.

Enggist-Düblin, P., Ingold, P., 2003. Modelling the impact of different forms of wildlife harassment, exemplified by a quantitative comparison of the effects of hikers and paragliders on feeding and space use of chamois *Rupicapra rupicapra*. Wildl. Biol. 9, 37–45.

Heesy, C.P., Hall, M.I., 2010. The nocturnal bottleneck and the evolution of mammalian vision. Brain Behav. Evol. 75, 195–203.

Hetem, R.S., Strauss, W.M., Fick, L.G., Maloney, S.K., Meyer, L.C.R., Shobrak, M., Fuller, A., Mitchell, D., 2012. Activity re-assignment and microclimate selection of free-living Arabian oryx: responses that could minimise the effects of climate change on homeostasis? Zoology 115, 411–416.

Ingold, P., Pfister, U., Baechler, E., Enggist-Dueblin, P., 1998. Pattern and rhyzm of activity in alpine chamois (*Rupicapra r. rupicapra*) during winter. Z. Für Säugetierkd. 63, 183–185.

Jetz, W., Steffen, J., Linsenmair, K.E., 2003. Effects of light and prey availability on nocturnal, lunar and seasonal activity of tropical nightjars. Oikos 103, 627–639.

Keuling, O., Stier, N., Roth, M., 2008. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa L.*? Eur. J. Wildl. Res. 54, 729–737.

Kilpatrick, A.M., 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.

Long, R.A., Bowyer, R.T., Porter, W.P., Mathewson, P., Monteith, K.L., Kie, J.G., 2014. Behavior and nutritional condition buffer a large-bodied endotherm against direct and indirect effects of climate. Ecol. Monogr. 84, 513–532.

Mason, T.H.E., Stephens, P.A., Apollonio, M., Willis, S.G., 2014. Predicting potential responses to future climate in an Alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. Glob. Change Biol. 20, 3872–3882.

Mason, T.H.E., Brivio, F., Stephens, P.A., Apollonio, M., Grignolio, S., 2017. The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. Behav. Ecol. 28, 908–918.

Menaker, M., Moreira, L.F., Tosini, G., 1997. Evolution of circadian organization in vertebrates. Braz. J. Med. Biol. Res. Rev. Bras. Pesqui. Medicas E Biol. 30, 305–313.

Oberosler, V., Groff, C., Iemma, A., Pedrini, P., Rovero, F., 2017. The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping. Mamm. Biol. - Z. Für Säugetierkd. 87, 50–61.

Ohashi, H., Saito, M., Horie, R., Tsunoda, H., Noba, H., Ishii, H., Kuwabara, T., Hiroshige, Y., Koike, S., Hoshino, Y., Toda, H., Kaji, K., 2013. Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. Eur. J. Wildl. Res. 59, 167–177.

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.

Pachlatko, T., Nievergelt, B., 1985. Time budgeting, range use pattern and relationships within groups of individually marked chamois. In: Lovari, S. (Ed.), The Biology and Management on Mountain Ungulates. Croom Helm, Beckenham and London, UK, pp. 93–101.

Parker, M.A., 1982. Thermoregulation by diurnal movement in the barberpole grasshopper (*Dactylotum bicolor*). Am. Midl. Nat. 107, 228–237.

Podgórski, T., Baś, G., Jędrzejewska, B., Sönnichsen, L., Śnieżko, S., Jędrzejewski, W., Okarma, H., 2013. Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. J. Mammal. 94, 109–119.

Prendergast, B.J., Nelson, R.J., Zucker, I., 2002. Mammalian seasonal rhythms. In: Hormones, Brain and Behavior. Elsevier, pp. 93–156.

Prugh, L.R., Golden, C.D., 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. J. Anim. Ecol. 83, 504–514.

R Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Raveh, S., Dongen, W.F.D., van, Grimm, C., Ingold, P., 2012. Cone opsins and response of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) to differently coloured raincoats. Eur. J. Wildl. Res. 58, 811–819.

Richards, S.A., Whittingham, M.J., Stephens, P.A., 2011. Model selection and model averaging in behavioural ecology: the utility of the IT-AIC framework. Behav. Ecol. Sociobiol. 65, 77–89.

Russo, L., Massei, G., Genov, P.V., 1997. Daily home range and activity of wild boar in a Mediterranean area free from hunting. Ethol. Ecol. Evol. 9, 287–294.

Schmid, B., Helfrich-Forster, C., Yoshii, T., 2011. A new ImageJ plug-in "ActogramJ" for chronobiological analyses. J. Biol. Rhythms 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.

Shi, J., Dunbar, R.I.M., Buckland, D., Miller, D., 2003. Daytime activity budgets of feral goats (*Capra hircus*) on the Isle of Rum: influence of season, age, and sex. Can. J. Zool. 81, 803–815.

Shi, J., Dunbar, R.I.M., Li, D., Xiao, W., 2006. Influence of climate and daylength on the activity budgets of feral goats (*Capra hircus*) on the isle of Rum, Scotland. Zool. Res. 27, 561–568.

Sokal, R., Rohlf, F., 1995. Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research/Robert R. Sokal and F. James Rohlf. W.H. Freeman and Company, New York, USA.

Speakman, J.R., Król, E., 2010. Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk: neglected key factors in the ecology of endotherms. J. Anim. Ecol. 79, 726–746.

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? Eur. J. Wildl. Res. 61, 789–794.

Stelzner, J.K., Hausfater, G., 1986. Posture, microclimate, and thermoregulation in yellow baboons. Primates 27, 449–463.

Tattersall, I., 1987. Cathemeral activity in primates: a definition. Folia Primatol. (Basel) 49, 200–202.

Tattersall, I., 2006. The concept of cathemerality: history and definition. Folia Primatol. (Basel) 77, 7–14.

Terrien, J., Perret, M., Aujard, F., 2011. Behavioral thermoregulation in mammals: a review. Front. Biosci. Landmark Ed. 16, 1428–1444.

Von Hardenberg, A., Bassano, B., Peracino, A., Lovari, S., 2000. Male Alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating season. Ethology 106, 617–630.