

Le climat, la concurrence et les conditions météorologiques influencent le déplacement vertical et l'utilisation de l'habitat d'un ongulé alpin dans un paysage à forte relief

Landscape Ecol
<https://doi.org/10.1007/s10980-019-00902-y>

RESEARCH ARTICLE

Climate, competition and weather conditions drive vertical displacement and habitat use of an alpine ungulate in a highly topographic landscape

Ivar Herfindal  · Pia Anderwald · Flurin Filli · Seraina Campell Andri · Thomas Rempfler

Résumé

Contexte : De nombreuses espèces sont confrontées à des changements écosystémiques dus à des modifications climatiques ou à des interactions interspécifiques. L'utilisation optimale des paysages par les animaux implique d'adapter leurs déplacements spatiaux et leur utilisation de l'habitat en fonction des conditions météorologiques ou du climat ; **toutefois**, les interactions compétitives peuvent influencer ces réponses comportementales. Les espèces présentes dans les paysages alpins se trouvent déjà à la limite supérieure de leur aire de répartition altitudinale, ce qui peut limiter leur capacité à s'adapter aux changements écosystémiques.

Objectifs : Nous avons étudié comment l'utilisation de l'habitat et de l'altitude par le bouquetin était influencée par les conditions météorologiques, le climat, ainsi que par la compétition intra- et interspécifique dans un paysage alpin en Suisse.

Méthodes : Nous avons combiné les données issues de bouquetins équipés de colliers GPS avec celles relatives à la température et aux précipitations, à l'habitat et à l'altitude, ainsi qu'aux estimations d'abondance des bouquetins, des chamois et des cerfs élaphe dans la zone d'étude. Nous avons modélisé la manière dont la dynamique temporelle de l'utilisation de l'habitat et de l'altitude par les bouquetins était modifiée par les conditions météorologiques, l'abondance des ongulés et leurs interactions.

Résultats : Les conditions météorologiques à court et à long terme ont influencé l'utilisation du paysage par les bouquetins tout au long de l'année, comme prévu compte tenu de leur écologie, avec des effets particulièrement marqués de la température au printemps et en été. Au printemps et en automne, les bouquetins fréquentaient des altitudes plus élevées et moins de prairies lorsque l'abondance des cerfs élaphe était élevée et celle des bouquetins faibles. **L'influence de la météo et du climat sur l'utilisation du paysage par les bouquetins n'était que faiblement affectée par la compétition interspécifique.**

Conclusions : Nos résultats suggèrent que l'utilisation du paysage par le bouquetin est influencée par les conditions environnementales ainsi que par les interactions intra- et interspécifiques.

Ces facteurs semblent avoir des effets additifs sur le comportement du bouquetin.

Mots-clés : Bouquetin alpin, *Capra ibex*, Chamois, Cerf élaphe, Altitude, Habitat, Interactions entre espèces, Alpes suisses

INTRODUCTION

Dans tous les écosystèmes, les animaux sont confrontés à des variations environnementales dans le temps et/ou dans l'espace, ce qui a des conséquences sur leur aptitude individuelle (van de Pol et al. 2010), les performances de leur population (Sather et al. 2004 ; Lande et al. 2014) et, en fin de compte, la viabilité de leur population (van de Pol et al. 2010). Au cours des dernières décennies, l'environnement a évolué dans de nombreux écosystèmes, notamment en raison du changement climatique (Hansen et al. 2011) ou de la fragmentation des habitats (Dirnböck et al. 2011). Certains de ces changements entraînent également des modifications au sein de la communauté d'espèces. Ces changements écosystémiques rapides ne laissent que peu d'options aux organismes : rester sur place et s'adapter aux changements, ou se déplacer vers des aires de répartition offrant des conditions plus favorables (Travis et al. 2013 ; Büntgen et al. 2017). **Cependant**, de nombreuses populations situées à haute altitude ou à des latitudes élevées ont une capacité limitée à déplacer leur aire de répartition et constituent donc un sujet de préoccupation majeur en matière de conservation face au changement climatique (Dirnböck et al. 2011 ; Luo et al. 2015). Si nous en savons parfois beaucoup sur la manière dont chaque facteur individuel affecte les populations et les espèces dans de tels paysages, les effets combinés, par exemple des changements d'abondance des espèces et des variations environnementales, sont moins bien étudiés.

À la suite de changements environnementaux et de l'extension de l'aire de répartition des espèces, le niveau des interactions interspécifiques au sein d'un écosystème peut être modifié (Wiens et al. 2014 ; Ferretti et al. 2015). Les interactions au sein d'un même niveau trophique (par exemple, la concurrence pour la nourriture et d'autres ressources ; Sinclair et Norton-Griffiths 1982, Ferretti et al. 2011) peuvent entraîner le déplacement du concurrent le moins performant (Anderwald et al. 2015). Ce dernier phénomène peut également affecter la capacité à répondre de manière optimale aux variations environnementales, par exemple en limitant les réponses en termes de déplacement face à des variations temporelles à petite ou grande échelle des conditions environnementales. Les réponses à une échelle temporelle fine sont souvent liées aux conditions météorologiques, par exemple lorsque les animaux cherchent un abri lors de journées aux conditions extrêmement difficiles (Mysterud et Ostbye 1995 ; Melin et al. 2014 ; Marchand et al. 2015b ; Mason et al. 2017). À une échelle temporelle plus large, il a été démontré que les conditions climatiques hivernales et printanières influencent la migration saisonnière et le choix des aires de répartition estivales, en raison du décalage entre le climat et les conditions de recherche de nourriture au printemps et en été (Pettorelli et al. 2005 ; Mysterud et Austheim 2013). De telles réactions peuvent s'avérer particulièrement importantes pour les espèces vivant dans des paysages montagneux, car elles peuvent rencontrer des variations considérables de la qualité et de la quantité de nourriture en effectuant des déplacements altitudinaux relativement courts (Mysterud et al. 2001a ; Rolandsen et al. 2017). **Cependant**, si la variation de l'abondance d'une espèce influence le comportement de déplacement et la variation de la répartition spatiale d'autres espèces, elle est également susceptible d'affecter la capacité à s'adapter de manière optimale aux variations à court et à long terme des conditions météorologiques et climatiques (Herfindal et al. 2017).

Il est important de comprendre ces relations complexes entre les interactions entre espèces, les variations environnementales et le comportement spatial des espèces alpines, compte tenu des changements récents tant au niveau du climat que de l'abondance de nombreuses populations d'ongulés tempérés dans les écosystèmes alpins (Côté et al. 2004 ; Apollonio et al. 2010 ; Ferretti et al. 2015). Le bouquetin alpin (*Capra ibex*) est adapté aux milieux montagneux et se rencontre souvent à haute altitude, au-dessus de la limite forestière. L'espèce avait disparu de la plupart de ses aires de répartition naturelles en Europe, mais après plusieurs opérations de réintroduction réussies, on la retrouve désormais dans la majeure partie des chaînes de haute montagne du centre et du sud de l'Europe (Apollonio et al. 2010).

Les **bouquetins** mâles pèsent environ deux fois plus lourd que les femelles, et une ségrégation spatiale et de l'habitat entre les mâles et les femelles a été observée pendant la majeure partie de l'année. **En général**, les mâles se trouvent à des altitudes plus élevées en été et sont également plus enclins à se déplacer vers les forêts de basse altitude en hiver que les femelles (Nievergelt 1967 ; Abderhalden 2005 ; Herfindal 2013 ; Anderwald et al. 2015 ; Buntgen et al. 2017), **ce qui contribue à réduire la concurrence intraspécifique chez les bouquetins**. Une telle utilisation de l'habitat spécifique au sexe chez les animaux s'explique souvent par le fait que les femelles ayant des petits doivent trouver un compromis entre la recherche de nourriture et le risque de prédation pesant sur leur progéniture (par exemple, Bjørneraas et al. 2011 ; Marchand et al. 2015a, b). **Cependant**, tant pour les mâles que pour les femelles, on considère que les principaux facteurs à l'origine des changements dans l'utilisation de l'habitat et de l'altitude sont liés à la recherche de nourriture et aux conditions d'enneigement, ainsi qu'à la volonté d'éviter des conditions météorologiques difficiles, provoquant par exemple un stress thermique en été (Parrini et al. 2003 ; Abderhalden 2005 ; Mason et al. 2017).

Dans la majeure partie de l'aire de répartition géographique du bouquetin, la seule autre espèce d'ongulé coexistante pendant la majeure partie de l'année est le **chamois** (*Rupicapra rupicapra*), dont la taille, tant chez les mâles que chez les femelles, est similaire à celle des femelles bouquetins. Depuis 1990, les populations de **cerfs élaphe** (*Cervus elaphus*) ont considérablement augmenté dans la majeure partie de l'Europe (Apollonio et al. 2010). Cette abondance croissante s'accompagne d'une expansion de l'aire de répartition et d'une augmentation potentielle des interactions avec les espèces alpines, en particulier pendant les périodes où les conditions sont favorables, comme en été. Le bouquetin, le chamois et le cerf élaphe sont tous considérés comme des brouteurs ou des omnivores (Hofmann 1989 ; Redjadj et al. 2014), et le risque de chevauchement de leurs préférences en matière d'habitat est donc élevé (Anderwald et al. 2015). Les périodes de conditions favorables au cerf élaphe dans les zones alpines devraient se multiplier dans un climat plus chaud. **Par conséquent**, les préoccupations concernant l'avenir du bouquetin face au changement climatique ne doivent pas seulement porter sur les effets climatiques directs, mais aussi sur le rôle des autres ongulés dans l'écosystème. Par exemple, le bouquetin, le chamois et le cerf élaphe ont tous accru leur présence à des altitudes plus élevées dans les zones alpines Européennes au cours des dernières décennies, ce qui est très probablement lié à des conditions plus favorables résultant du changement climatique (Büntgen et al. 2017).

Nous évaluons ici comment la variation temporelle des schémas d'utilisation altitudinale et des habitats chez les bouquetins mâles et femelles dans une vallée du Parc national Suisse est liée aux conditions météorologiques et climatiques, en fonction de niveaux variables d'abondance de deux espèces d'ongulés coexistantes susceptibles d'interactions compétitives, ainsi que de l'abondance des bouquetins influant sur la compétition intraspécifique et la ségrégation sexuelle. **Nous nous attendions à observer d'importantes variations temporelles dans l'altitude et le type d'habitat des localisations des bouquetins, et ce davantage chez les mâles que chez les femelles** (Abderhalden 2005 ; Herfindal 2013). **De plus**, nous nous attendions à ce que ces variations soient liées à la période de l'année, à la météo, au climat et à l'abondance des trois espèces d'ongulés. En ce qui concerne les **réponses** immédiates en matière d'utilisation de l'habitat et de l'altitude aux conditions météorologiques, nous avons prédit que les bouquetins se trouveraient à des altitudes plus basses ou dans des habitats offrant un abri pendant les périodes de conditions difficiles (par exemple, en utilisant la forêt pendant les périodes de fortes précipitations en hiver) ou qu'ils se déplaceraient vers des altitudes plus élevées pour éviter la chaleur extrême en été (Mason et al. 2017). En ce qui concerne les réponses différées aux conditions climatiques (c'est-à-dire les changements survenant par exemple après un hiver très enneigé), nous nous attendions à ce que les bouquetins se trouvent à des altitudes plus élevées au printemps après des hivers peu pluvieux, en raison d'une fonte des neiges plus précoce et du début de la saison de croissance végétale en haute altitude (par exemple, Buntgen et al. 2017). **Cependant**, comme les femelles doivent également tenir compte des coûts liés aux déplacements et du risque de prédation de leurs petits, elles peuvent être plus limitées en matière d'ajustements altitudinaux et d'habitat que les mâles ; **par conséquent**, nous nous attendons à ce que les réactions des femelles aux conditions météorologiques et climatiques soient plus faibles que celles des mâles.

Nous nous attendions à ce que les bouquetins se situent à des altitudes plus élevées les années où l'abondance des autres espèces d'ongulés est élevée, afin de réduire le niveau de compétition interspécifique. **De même**, les prairies et les alpages étant les habitats offrant la plus grande abondance de nourriture de haute qualité dans la région, nous nous attendions à ce qu'un niveau plus élevé de concurrence interspécifique réduise l'utilisation de ces zones par les bouquetins, car le gain net lié à l'exploitation de tels habitats s'en trouverait diminué (cf. la théorie de la distribution libre idéale, Fretwell et Lucas 1969). **Cependant**, étant donné que les mâles se trouvent à des altitudes plus élevées que les femelles pendant une grande partie de l'année (Abderhalden 2005 ; Herfindal 2013), nous nous attendons à ce qu'ils soient confrontés à des niveaux de concurrence interspécifique plus faibles que les femelles bouquetins, dont les aires de répartition chevauchent davantage celles des chamois et des cerfs élaphe. Il en résulterait une relation plus forte entre l'abondance des autres ongulés et l'altitude des femelles bouquetins. **De plus**, les différences d'association avec les habitats entre le cerf élaphe et le chamois pourraient entraîner des réponses différentes chez les bouquetins. La répartition spatiale des chamois, ainsi que leur niche écologique et alimentaire, chevauche davantage celle des bouquetins que celle du cerf élaphe (Redjadj et al. 2014 ; Anderwald et al. 2015 ; Schweiger et al. 2015), ce qui pourrait amener les bouquetins à réagir plus fortement aux variations de l'abondance des chamois qu'à celles du cerf élaphe.

Une réaction comportementale courante face à une densité accrue consiste, pour les animaux, à recourir davantage à des habitats marginaux (van Beest et al. 2016), et nous nous attendons

à ce que ce soit également le cas pour les bouquetins. **En conséquence**, nous pouvons prédire qu'une densité accrue contraint les individus à recourir davantage à des altitudes très élevées et à des zones à végétation clairsemée. **Cependant**, les bouquetins se trouvent peut-être déjà à la limite supérieure de leur aire de répartition, et la seule possibilité d'extension de leur aire de répartition réside dans des altitudes plus basses, où ils sont confrontés à une concurrence plus forte de la part des chamois et des cerfs élaphe.

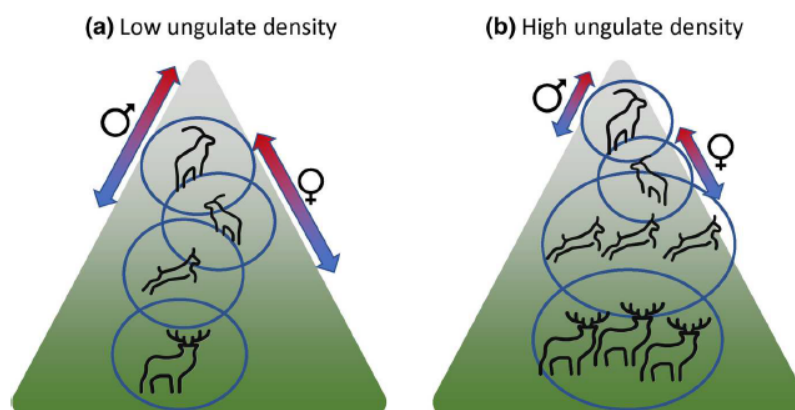


Fig. 1. Modèle conceptuel illustrant comment l'utilisation du paysage alpin par le bouquetin et sa réaction aux conditions météorologiques ou climatiques peuvent être influencées par l'abondance d'autres ongulés. Les icônes représentant les ongulés indiquent, de haut en bas : bouquetin mâle, bouquetin femelle, chamois et cerf élaphe ; l'exemple porte sur l'utilisation de l'altitude par le bouquetin. Des hypothèses similaires peuvent être formulées concernant l'utilisation des prairies ouvertes. Dans le panneau a, les ongulés sont présents en faible nombre. Le cerf élaphe occupe les altitudes les plus basses disponibles. Les chamois et les bouquetins femelles se chevauchent largement aux altitudes intermédiaires, tandis que les bouquetins mâles occupent les altitudes les plus élevées. Les bouquetins mâles et femelles effectuent tous deux des déplacements altitudinaux en réponse aux variations météorologiques ou climatiques (flèches colorées). Le panneau b illustre une situation caractérisée par une forte abondance de cerfs élaphe et de chamois. Cela élargit les aires de répartition des cerfs élaphe et des chamois, ce qui repousse les bouquetins vers les altitudes plus élevées, les femelles davantage que les mâles, car les femelles bouquetins ont un chevauchement plus important avec les autres ongulés. La réduction de l'aire de répartition des bouquetins entraîne des réponses plus faibles en termes d'utilisation de l'habitat face aux variations météorologiques ou climatiques (flèches plus courtes). Icônes d'animaux par Andrea Severgnini (CC-BY)

Enfin, nous avons évalué dans quelle mesure les réponses immédiates en matière d'utilisation de l'habitat et de l'altitude aux conditions météorologiques, ainsi que les réponses différées correspondantes au climat, étaient modifiées par l'abondance des chamois et des cerfs élaphe. Nous avons effectué cette analyse uniquement pour le printemps et l'été, c'est-à-dire la saison dont il a été démontré qu'elle influence considérablement les caractères liés à la valeur sélective chez les ongulés tempérés en raison de l'importance des conditions d'alimentation (par exemple, Herfindal et al. 2006), et également la saison durant laquelle les trois espèces d'ongulés étaient présentes à des niveaux d'abondance significatifs dans la zone d'étude (Anderwald et al. 2015). **De manière générale**, nous nous attendions à une réponse altitudinale plus faible de la part des bouquetins aux conditions météorologiques et climatiques lors des années où l'abondance des cerfs élaphe et des chamois était élevée. Cette hypothèse reposait sur l'idée que, lorsque l'abondance des cerfs élaphe ou des chamois est élevée, les bouquetins se déplacent vers des altitudes plus élevées afin de réduire le chevauchement des aires de répartition et la compétition interspécifique. **En conséquence**, le manque d'habitat à haute altitude pourrait limiter les réactions aux conditions environnementales qui favoriseraient une ascension plus poussée, l'effet le plus marqué se

faisant sentir chez les mâles qui occupent les altitudes les plus élevées (voir Fig. 1). D'autre part, la descente vers des altitudes plus basses est limitée par une concurrence interspécifique plus forte à ces niveaux. Dans ce dernier cas, les femelles seront davantage restreintes que les mâles, comme c'est déjà le cas aux altitudes plus basses où la concurrence est plus intense.

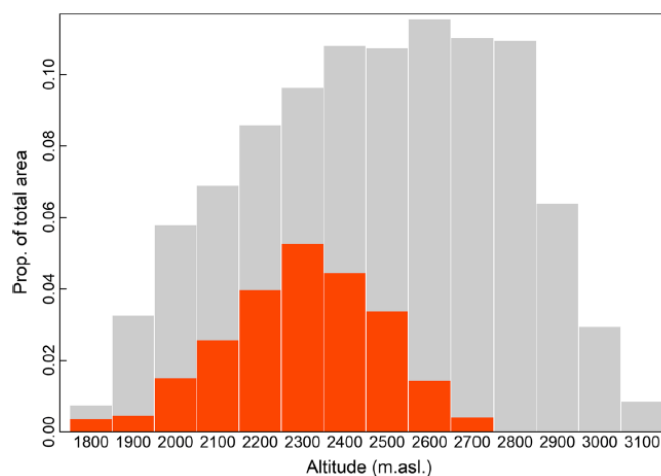


Fig. 2. Répartition altitudinale de la zone d'étude (barres grises) et des prairies (barres rouges), exprimée en proportion de la superficie totale par tranches altitudinales de 100 m. (Figure en couleur disponible en ligne)

METHODES

Zone d'étude

La vallée de Val Trupchun est située dans le Parc national Suisse, dans les Alpes centrales (46°40'N, 10°17'E). La zone d'étude s'étend sur environ 22 km², avec des altitudes comprises entre 1 800 et 3 100 m au-dessus du niveau de la mer, et se caractérise par un **climat continental** (Filli et Suter 2006). Au cours de la période d'étude (2006-2017), la température moyenne hivernale (décembre-mars) et les précipitations quotidiennes étaient respectivement de -7,45°C et 1,22 mm ; les valeurs correspondantes étaient de 3,13°C et 2,19 mm pour le printemps (avril-mai), 10,47°C et 3,49 mm pour l'été (juin-août), et 2,10°C et 2,15 mm pour l'automne (septembre-novembre), mesurées à la station météorologique de Buffalora, située à 1 968 m d'altitude et à environ 13 km du centre de la zone d'étude (MeteoSwiss 2016). Le manteau neigeux persiste généralement de début novembre à mi-avril, mais avec une forte variation selon les microsites. On a observé une faible augmentation non significative de la température hivernale au cours de la période étudiée (0,20°C par an, $P = 0,105$), mais aucune tendance claire pour la température estivale (0,046°C par an, $P = 0,469$). Les tendances en matière de précipitations étaient également faibles et non significatives (augmentation des précipitations quotidiennes (mm) en été = 0,096 par an, $P = 0,170$; en hiver = 0,026, $P = 0,413$). L'habitat de la vallée se compose principalement d'éboulis et de rochers, de prairies et de pâturages alpins et subalpins, ainsi que de forêts de conifères (Zoller 1995). La plus grande proportion de prairies se trouve aux altitudes basses à moyennes, tandis que les altitudes plus élevées, qui constituent une grande partie de la zone d'étude, présentent une moindre abondance de prairies (Fig. 2). La saison de végétation s'étend de la mi-mai à la mi-septembre.

Les espèces d'ongulés présentes dans la vallée comprennent le bouquetin, le chamois, le cerf élaphe et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) ; toutefois, le chevreuil n'est présent qu'en petit

nombre (environ 3% de la population totale d'ongulés, Anderwald et al. 2015). **Les grands prédateurs mammifères sont absents du parc.** La chasse est interdite à l'intérieur des limites du Parc national Suisse, et les animaux sont en outre protégés contre les perturbations par l'interdiction stricte faite aux visiteurs de quitter les sentiers balisés ou d'introduire des chiens dans le parc ; il n'y a par ailleurs aucune activité agricole telle que le pâturage du bétail (Filli et Suter 2006). Les bouquetins et les chamois sont principalement présents dans la vallée tout au long de l'année, tandis que la plupart des cerfs élaphe **migrent** hors de la zone d'étude vers des altitudes plus basses pendant l'hiver, où ils font l'objet d'un programme d'abattage ciblé (Anderwald et al. 2015).

Collecte des données sur les animaux

Les animaux ont été capturés à l'aide de cages-pièges ou endormis à l'aide d'un pistolet tranquilisant en vue de leur marquage individuel. Les femelles de bouquetin et les chamois des deux sexes n'ont pas été endormis avant le marquage. Les bouquetins mâles et tous les cerfs élaphe ont reçu une injection de 1 à 3 ml de Hellabrunner Mischung (125 mg de xylazine + 100 mg de kétamine par ml), en fonction de leur poids corporel. 1 à 3 ml d'atipamézole ont été administrés comme antidote après 30 minutes de manipulation. Tous les animaux ont été marqués à l'aide de marques auriculaires colorées et numérotées. Les bouquetins et les chamois ont été équipés de colliers GPS (Vectronic Aerospace GmbH, Berlin, Allemagne ; bouquetins : n = 43 ; chamois : n = 30). Certains colliers GPS n'ont pas réussi à transmettre les données ; **après exclusion des animaux pour lesquels les séries chronologiques étaient trop courtes, nous avons obtenu un total de 31 bouquetins adultes (14 femelles, 17 mâles) pour lesquels des données GPS étaient disponibles.** Le nombre moyen d'individus par an était de 5,6 (mâles : 2,9 ; femelles : 2,9), et le nombre moyen d'années pour lesquelles des données étaient disponibles par individu était de 2,9. **De plus,** des données GPS étaient disponibles pour 15 chamois femelles et 4 chamois mâles (nombre moyen d'individus par an = 4,2 ; nombre moyen d'années pour lesquelles des données étaient disponibles par individu = 2,3), mais aucun cerf élaphe. Les colliers GPS étaient réglés sur des fréquences de localisation fixes de 2h, 3h ou 4h. La différence d'intervalle d'échantillonnage a été jugée sans grande importance en raison du regroupement des données en moyennes bimestrielles (voir Analyses statistiques). Les animaux ont été capturés et manipulés par des gardes forestiers expérimentés, sous la supervision régulière d'un vétérinaire et avec l'autorisation du canton des Grisons et de l'Office fédéral Suisse de l'environnement. Pour le cerf élaphe, nous avons utilisé les observations d'animaux marqués (10 mâles, 10 femelles) qui ont été consignées par les gardes forestiers sur des formulaires pré-imprimés. Les informations relatives à chaque observation comprenaient l'identifiant de l'animal (ainsi que la couleur et le numéro des marques auriculaires à des fins de vérification), le lieu, la date, le comportement, l'état physique, la composition du groupe et, pour les femelles, la présence ou l'absence d'un faon.

Les observations ont été menées quotidiennement lorsque les conditions météorologiques étaient favorables (nombre moyen de jours d'observation par mois = 7,1). Les gardes forestiers empruntaient des sentiers balisés qui, dans une large mesure, sont situés à basse altitude. **Cependant,** la topographie permet tout de même de repérer des animaux à haute altitude. Les observations de cerfs élaphe étaient concentrées au printemps, en été et au début de l'automne, et n'étaient effectuées que pendant les heures de clarté. Compte tenu de la différence de qualité des données entre le cerf élaphe et les deux autres espèces, les analyses

relatives à l'altitude et à l'utilisation de l'habitat par le cerf élaphe doivent être interprétées avec prudence.

L'altitude de chaque emplacement a été déterminée à partir d'un modèle numérique d'élévation d'une résolution de 4 m × 4 m (Haller 2011). Afin de pallier les variations du protocole d'échantillonnage d'un individu à l'autre, nous avons agrégé les altitudes de chaque individu en valeurs moyennes bimestrielles par an, ce qui signifie que nous avons calculé l'altitude moyenne de chaque individu sur une période de 15 jours. Un individu disposait ainsi d'un maximum de 24 valeurs d'altitude par an.

Les **estimations annuelles d'abondance** pour les trois espèces reposaient sur des comptages annuels effectués aux périodes de densité saisonnière maximale de chaque espèce (bouquetin en avril ; chamois et cerf élaphe en juillet/août) par des gardes forestiers expérimentés depuis 1990. Les comptages ont été effectués à partir de points fixes et, afin de normaliser les relevés, ils ont été réalisés chaque année sur une période de deux semaines, les jours présentant des conditions d'observation optimales (pour plus de détails, voir Sather et al. 2002 ; Abderhalden 2005 ; Haller 2006 ; Anderwald et al. 2015). Ces estimations d'abondance basées sur des comptages au sol comportent une certaine marge d'incertitude, en particulier en ce qui concerne la dynamique des populations à court terme (voir par exemple Garel et al. 2005 ; Largo et al. 2008). **Bien que leur pertinence pour décrire avec précision la dynamique des populations puisse être limitée, elles donnent néanmoins une assez bonne idée des principales variations annuelles de l'abondance de chaque espèce dans la zone d'étude.** Afin de réduire l'impact d'un éventuel biais dans ces données, nous avons classé l'abondance de chaque espèce en deux catégories (« élevée » et « faible »), selon que l'estimation annuelle était supérieure ou inférieure à la valeur moyenne de l'espèce étudiée sur la période d'étude.

Données sur la météo, le climat et l'habitat

La température moyenne quotidienne et les précipitations totales relevées par la station météorologique de Buffalora ont été moyennées sur des périodes de 15 jours, à l'instar des données altitudinales. Le climat hivernal a été défini comme la moyenne des conditions météorologiques de décembre à mars, tandis que le climat printanier a été défini comme la moyenne des conditions météorologiques d'avril à mai.

La température et les précipitations ont été **normalisées** au sein de chaque période bimestrielle, de sorte que, pour chaque période de 15 jours, la température et les précipitations moyennes sur les années d'étude soient égales à 0, avec un écart-type de 1 (c'est-à-dire des scores z). Cette procédure a été adoptée car nous nous intéressions principalement à la réponse immédiate des bouquetins aux conditions météorologiques, et non aux variations temporelles à grande échelle, causées par exemple par d'importantes fluctuations saisonnières de température.

À chaque observation a été attribué un type d'habitat sur la base d'une carte de végétation issue du projet HabitAlp (Lotz 2006). Cette carte présentait une classification assez fine des types d'habitats, que nous avons reclassés en forêt, prairie (principalement des prairies alpines) et terrain nu (en grande partie constitué de rochers, d'éboulis et d'autres zones à végétation clairsemée au-dessus de la limite forestière).

Analyses statistiques

En raison des observations répétées des individus, il existait des interdépendances dans les données. Nous en avons tenu compte en ajoutant l'identité de l'individu comme facteur aléatoire dans tous les modèles (par exemple, Bolker et al. 2009). L'utilisation de l'altitude par les bouquetins a été modélisée avec une structure d'erreur gaussienne, c'est-à-dire qu'aucune transformation n'a été appliquée. L'utilisation des types d'habitat a été modélisée à l'aide de régressions logistiques (fonction de liaison logit), le nombre d'observations d'un individu au sein d'un type d'habitat sur une période de 15 jours étant considéré comme un « succès », et les observations en dehors de celui-ci comme des « échecs ». En raison de la faible fréquentation de la forêt (voir Fig. 3), les analyses des facteurs influençant l'utilisation de l'habitat ont été limitées aux prairies et aux terrains nus uniquement. L'utilisation de l'habitat a été analysée comme une variable dichotomique, les prairies étant considérées comme des « succès » et les terrains nus comme des « échecs », c'est-à-dire en omettant les rares observations en forêt. Il existait une forte variation entre les individus quant au nombre d'observations au cours d'une période d'un jour ; pour en tenir compte, nous avons inclus, en plus de l'identité de l'individu, la combinaison individu-période d'un jour-année comme facteur aléatoire dans toutes les analyses relatives à l'utilisation de l'habitat.

Les estimations de l'incertitude et de la significativité des différences entre les sexes ont été basées sur une méthode de bootstrapping (N = 1 000) des modèles pertinents. Si l'intervalle de crédibilité (IC) à 95% n'incluait pas zéro, la différence était considérée comme significative.

Description de la variation temporelle de l'altitude et de l'utilisation de l'habitat...

Effets des facteurs déterminants sur l'utilisation de l'altitude et de l'habitat par les bouquetins...

Interactions entre les conditions environnementales et l'abondance des ongulés...

RESULTATS

Tendances saisonnières de l'altitude et de l'utilisation de l'habitat

L'altitude et l'utilisation de l'habitat des bouquetins ont connu d'importantes fluctuations au cours de l'année. Les mâles ont présenté une plus **grande variation temporelle** dans leur répartition altitudinale, principalement due à un mouvement descendant plus marqué au printemps (Fig. 3a). Le reste de l'année, l'utilisation altitudinale des bouquetins mâles et femelles se chevauchait largement. Le **chamois** a été observé à des altitudes plus basses que le bouquetin en hiver comme en été et a entamé **plus tôt** sa migration vers les hauteurs au printemps, en particulier par rapport aux bouquetins mâles (Fig. 3a). Le cerf élaphe n'a pas été observé en hiver ni au début du printemps, ce qui confirme que la plupart des cerfs élaphe migrent vers des altitudes plus basses dans la vallée principale, en dehors de la zone d'étude. **Le cerf élaphe a été observé aux altitudes les plus basses des trois espèces pendant l'été.** Cependant, les données altitudinales concernant le cerf élaphe reposent uniquement sur des observations visuelles et doivent donc être interprétées avec prudence.

L'utilisation de la forêt était en général très faible chez le bouquetin et le chamois (Fig. 3b). Le cerf élaphe présentait une forte utilisation de la forêt au printemps, mais pas en été. En

raison de l'utilisation **très faible** de la forêt par les bouquetins, nous n'avons pas approfondi l'analyse de ce type d'habitat. L'utilisation des prairies était la plus élevée au printemps et à l'automne, tant chez les bouquetins mâles que chez les femelles (Fig. 3c). Les bouquetins mâles ont montré une utilisation significativement plus élevée des prairies que les femelles tout au long de l'année. Les cerfs élaphe et les chamois ont également affiché une forte utilisation des prairies, similaire à celle des bouquetins mâles (Fig. 3c). La variation temporelle à court terme de l'utilisation des terrains nus reflétait celle des prairies, avec des pics en hiver et en été-début d'automne. L'utilisation des terrains nus par les femelles bouquetins était significativement plus élevée que celle des mâles et des autres ongulés pendant la majeure partie de l'année (Fig. 3d).

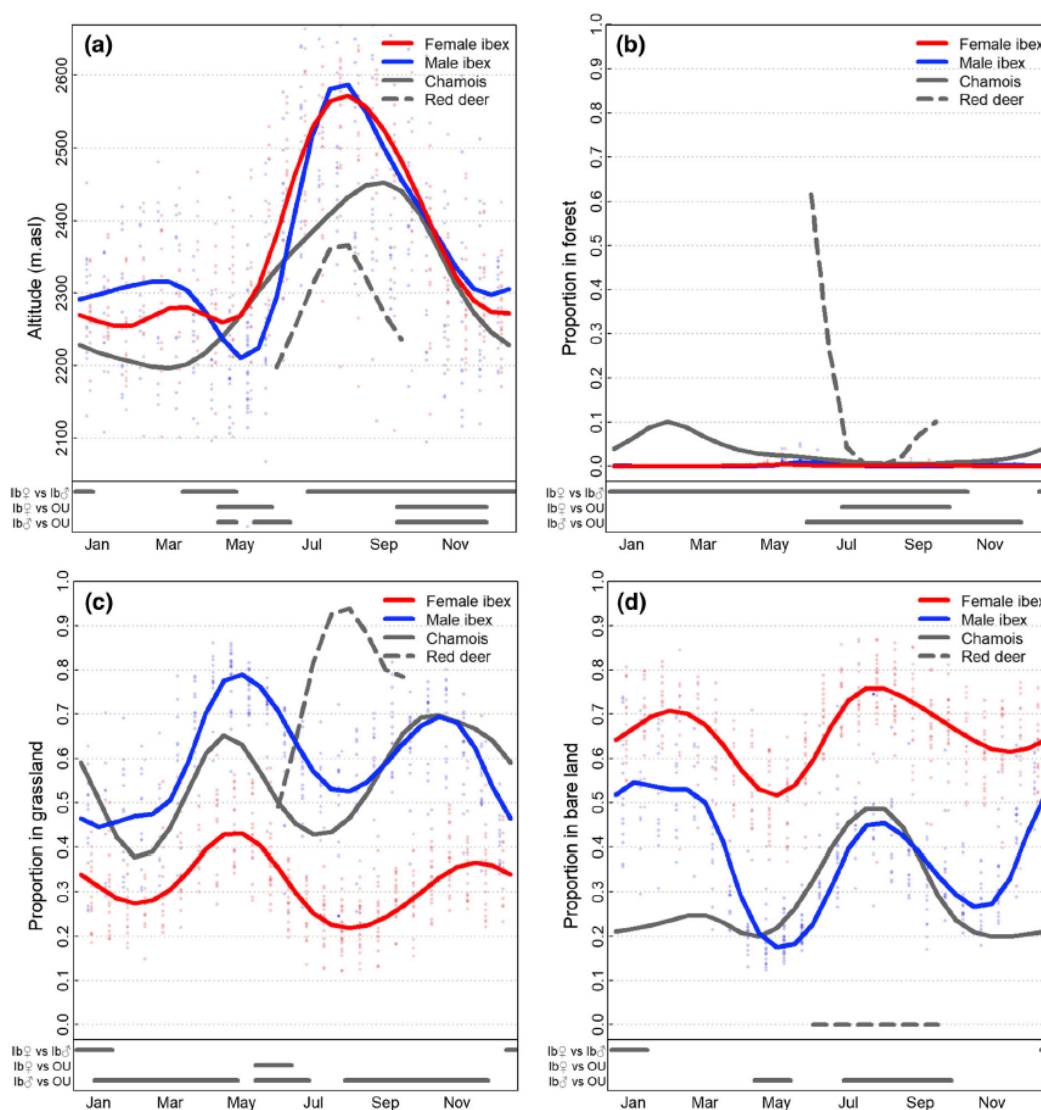


Fig. 3. Répartition par sexe de l'utilisation de l'altitude et des types d'habitats (forêt, prairie et terrain nu) par les bouquetins, et répartition globale de l'utilisation de l'altitude et des types d'habitats par les cerfs élaphe et les chamois, dans le Val Trupchun, en Suisse. Les lignes grises horizontales situées au bas de chaque panneau indiquent les périodes pendant lesquelles la répartition altitudinale des bouquetins mâles et femelles (Ib), des bouquetins femelles et des autres ongulés (OU), ainsi que des bouquetins mâles et des autres ongulés, ne diffère pas de manière significative (l'intervalle de confiance à 95% de la différence ne chevauche pas zéro), c'est-à-dire les périodes où l'utilisation de l'altitude ou des habitats se chevauche. À des fins de comparaison avec d'autres ongulés, les périodes significatives présentent des IC à 95% qui ne chevauchent pas zéro pour le chamois et le cerf élaphe.

Tableau 1 : Classement, basé sur l'AICc, des modèles mixtes additifs généralisés (gamm) expliquant la variation temporelle de l'altitude chez les bouquetins mâles et femelles dans le Val Trupchun, en Suisse

Variable, θ	Model	$\Delta AICc$, altitude		$\Delta AICc$, habitat	
		Male	Female	Male	Female
Weather, temperature	$s(\text{Date} \theta)$	0.00	0.00	0.00	0.00
	$s(\text{Date}) + \theta$	2.21	3.04	6.60	2.63
	$s(\text{Date})$	14.88	21.37	4.97	0.96
Weather, precipitation	$s(\text{Date} \theta)$	0.00	2.00	2.00	2.00
	$s(\text{Date}) + \theta$	0.39	0.00	0.00	0.00
	$s(\text{Date})$	3.90	2.05	0.76	1.81
Winter climate: temperature	$s(\text{Date} \theta)$	3.09	2.32	1.53	0.34
	$s(\text{Date}) + \theta$	1.32	0.96	1.88	0.00
	$s(\text{Date})$	0.00	0.00	0.00	6.20
Winter climate: precipitation	$s(\text{Date} \theta)$	5.06	5.88	2.00	2.00
	$s(\text{Date}) + \theta$	1.98	1.99	0.00	0.00
	$s(\text{Date})$	0.00	0.00	3.31	2.68
Spring climate: temperature	$s(\text{Date} \theta)$	3.47	4.97	4.00	3.68
	$s(\text{Date}) + \theta$	0.15	1.28	2.00	1.68
	$s(\text{Date})$	0.00	0.00	0.00	0.00
Spring climate: precipitation	$s(\text{Date} \theta)$	3.78	0.89	1.18	0.00
	$s(\text{Date}) + \theta$	1.51	0.26	0.52	2.75
	$s(\text{Date})$	0.00	0.00	0.00	2.92
Ungulate abundance: ibex	$s(\text{Date} \theta)$	0.00	0.93	0.00	19.39
	$s(\text{Date}) + \theta$	3.00	0.00	5.61	0.00
	$s(\text{Date})$	8.39	0.35	6.07	18.68
Ungulate abundance: chamois	$s(\text{Date} \theta)$	3.91	2.06	3.90	0.00
	$s(\text{Date}) + \theta$	1.56	1.64	1.99	2.47
	$s(\text{Date})$	0.00	0.00	0.00	0.51
Ungulate abundance: red deer	$s(\text{Date} \theta)$	0.00	3.86	0.00	6.70
	$s(\text{Date}) + \theta$	8.23	0.00	2.03	0.00
	$s(\text{Date})$	8.83	6.14	0.09	2.70

Les valeurs en gras mettent en évidence le modèle le plus parcimonieux pour chaque variable explicative. Le terme temporel est désigné par $s(\text{Date})$ et a toujours été conservé dans le modèle (voir la Figure 3 pour la tendance temporelle globale chez les mâles et les femelles). $s(\text{Date} | \theta)$ indique que la variation temporelle de l'altitude est influencée par la variable θ . $s(\text{Date}) + \theta$ signifie un effet constant de θ tout au long de l'année

L'effet du climat, des conditions météorologiques et de l'abondance des ongulés sur les schémas temporels d'altitude et d'utilisation de l'habitat

La sélection des modèles univariés à l'aide de l'AICc a suggéré que la plupart des variables décrivant les conditions météorologiques, le climat et l'abondance des ongulés pouvaient expliquer les variations de l'altitude et de l'utilisation de l'habitat tant chez les bouquetins mâles que chez les femelles (Tableau 1, Fig. 4). La tendance la plus évidente était que les bouquetins fréquentaient des altitudes plus élevées et utilisaient moins souvent les prairies pendant les périodes chaudes, en particulier au printemps et en été (Fig. 4a, b). Les précipitations ont également amélioré l'ajustement du modèle ; toutefois, leur effet était plus faible que celui de la température, et plus marqué en hiver et au début du printemps (Fig. 4c, d). En ce qui concerne le climat, l'effet des précipitations hivernales et printanières sur l'utilisation des prairies était le plus marqué : les bouquetins réduisaient en effet leur fréquentation des prairies après des hivers ou des printemps secs (Fig. 4h, 1). Les bouquetins mâles se trouvaient à des altitudes plus élevées et étaient moins fréquents dans les prairies au printemps et au début de l'été lorsque l'abondance des bouquetins était élevée, tandis que les

femelles réagissaient principalement par une utilisation accrue des prairies lorsque la densité de bouquetins était élevée (Fig. 4m, n). L'abondance des chamois n'a eu qu'une faible influence sur l'utilisation de l'altitude ou de l'habitat par les bouquetins (Fig. 4o, p). Lorsque la densité de cerfs élaphe était élevée, les bouquetins mâles et femelles se trouvaient à des altitudes plus élevées pendant l'été, tandis que l'influence sur l'utilisation des prairies était faible (Fig. 4q, r).

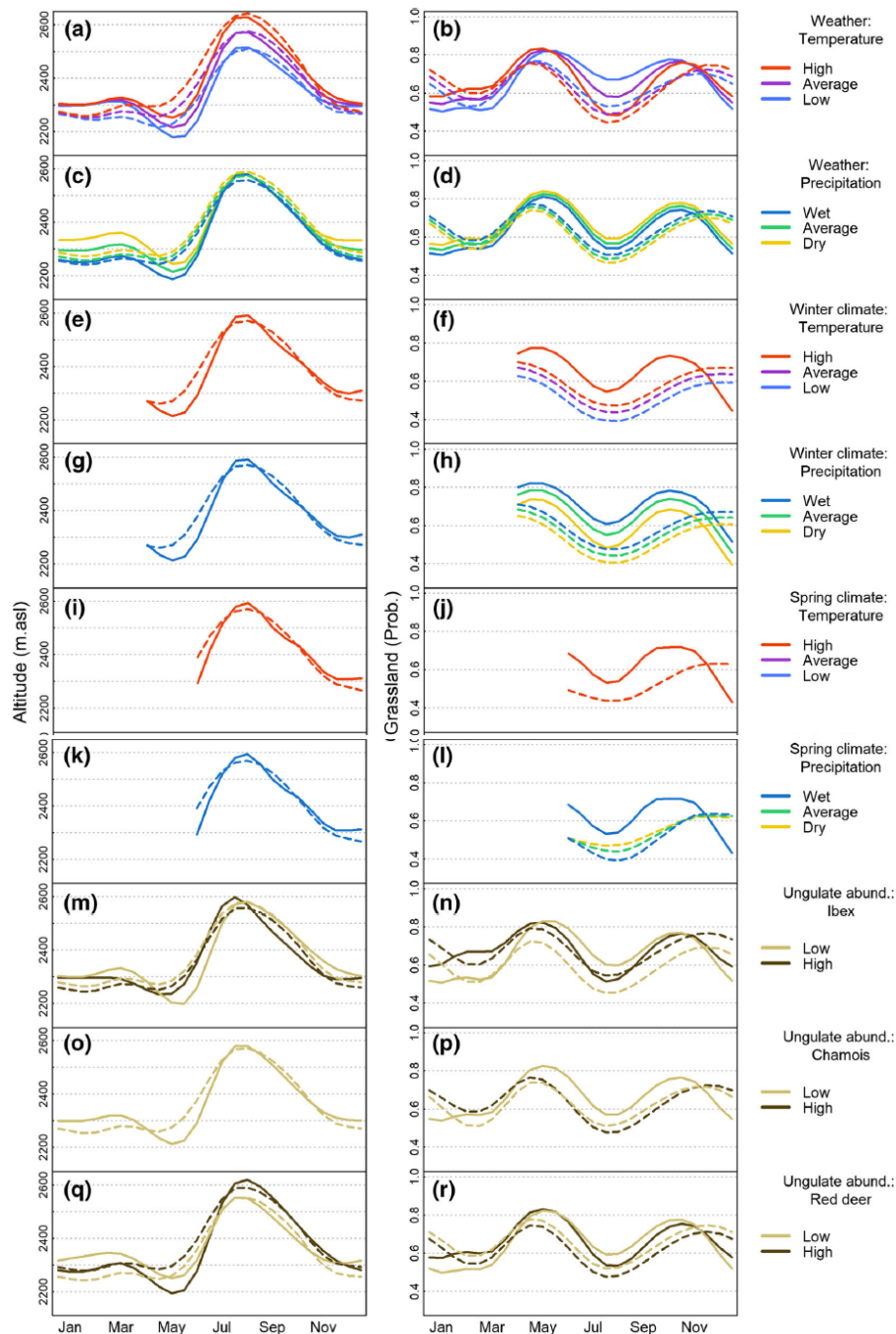


Fig. 4. Variation temporelle de l'altitude (colonne de gauche) et de la « probabilité de fréquenter les prairies plutôt que les terrains nus » (colonne de droite) chez les bouquetins mâles (lignes pleines) et femelles (lignes pointillées) dans la région du Val Trupchun, en Suisse. Les relations prédites sont présentées pour différentes valeurs des paramètres météorologiques, du climat hivernal, du climat printanier et de l'abondance des ongulés, sur la base des modèles les mieux classés du tableau 1. Si une colonne ne comporte qu'une seule ligne pour les mâles ou les femelles, cela signifie que le modèle le mieux classé pour ce sexe n'incluait pas la covariable en question

Effets de l'abondance des ongulés sur la réponse des bouquetins aux conditions météorologiques et climatiques

Les modèles estimant les effets d'interaction entre l'abondance totale des cerfs élaphe et des chamois, d'une part, et les variables environnementales, d'autre part, n'ont apporté **qu'un faible soutien** à l'hypothèse selon laquelle le niveau de compétition interspécifique aurait influencé la manière dont les bouquetins modifiaient leur utilisation du paysage en fonction des conditions météorologiques et climatiques (Fig. 5). Peu de relations significatives ont été observées, ce qui suggère que l'utilisation du paysage par les bouquetins en fonction des conditions météorologiques et climatiques n'est pas fortement influencée par l'abondance totale des autres ongulés dans la zone d'étude. Les femelles bouquetins semblaient adapter leur réponse comportementale au printemps aux précipitations à court terme en fonction de l'abondance des ongulés (c'est-à-dire une réponse plus forte lorsque l'abondance des ongulés était élevée, Fig. 5a, c), et leur utilisation de l'altitude au printemps en fonction de la température hivernale différait également selon que l'abondance des autres espèces était faible ou élevée (Fig. 5a). Au **cours de l'été**, l'utilisation de l'habitat par les bouquetins mâles était plus fortement influencée par le climat hivernal lorsque l'abondance des chamois et des cerfs élaphe était élevée (Fig. 5d). **Toutefois**, le faible nombre d'interactions significatives compte tenu du nombre élevé de tests statistiques suggère que ces résultats doivent être interprétés avec prudence.

DISCUSSION

Conformément à nos attentes, nous avons constaté d'importantes variations dans la répartition altitudinale et l'utilisation de l'habitat par les bouquetins au cours d'une même année (Fig. 3) ainsi qu'entre les années (Fig. 4). **Il y avait étonnamment peu de différences entre les sexes dans l'utilisation de l'altitude, tandis que l'utilisation de l'habitat différait considérablement entre les bouquetins mâles et femelles, tout comme la réponse aux conditions météorologiques, au climat et à l'abondance des ongulés.** Cependant, l'abondance des chamois et des cerfs élaphe ne semblait pas modifier la réponse des bouquetins aux variations environnementales (Fig. 5). Cela indique que les facteurs influençant la manière dont les bouquetins utilisent ce paysage à la topographie très variée agissent de manière additive.

La **migration saisonnière** est courante chez de nombreuses espèces (Milner-Gulland et al. 2011) et s'explique souvent par des variations environnementales spatio-temporelles à grande échelle, telles que la quantité ou la qualité du fourrage en fonction du stade phénologique des plantes (Albon et Langvatn 1992 ; Mysterud et al. 2007 ; Zeng et al. 2010). Dans les paysages à fort relief, ces variations peuvent être suivies par les animaux au moyen de déplacements ascendants ou descendants sur des distances relativement courtes ; en d'autres termes, leur migration s'explique principalement par un déplacement altitudinal (par exemple, Zeng et al. 2010 ; Rolandsen et al. 2017). **Nous avons constaté que la répartition altitudinale et l'utilisation de l'habitat par les bouquetins étaient relativement stables de décembre à mars, suivies d'un déplacement vers le bas et d'une utilisation accrue des prairies au début du printemps, puis d'un déplacement rapide vers le haut en juin pour atteindre les altitudes maximales en juillet-août.** Ce schéma s'explique par les variations de quantité et de qualité de la nourriture, liées aux variations altitudinales de la fonte des neiges et à l'apparition de la végétation fraîche au printemps, ainsi qu'au stade phénologique des plantes, moins avancé à

haute altitude pendant l'été (Parrini et al. 2003 ; Zeng et al. 2010). Les plantes à un stade phénologique précoce sont souvent plus faciles à digérer et présentent une teneur en nutriments plus élevée que celles à des stades phénologiques plus avancés (Deinum 1984 ; Jonasson et al. 1986 ; Marell et al. 2006), ce qui peut avoir des conséquences importantes sur la croissance et la valeur sélective des herbivores (White 1983 ; Langvatn et al. 1996 ; Büntgen et al. 2014). Lorsque le printemps arrive plus tôt (c'est-à-dire lorsque les températures printanières sont plus élevées), la phénologie végétale commence également plus tôt à haute altitude, et les bouquetins semblent anticiper leur ascension lorsque le temps est chaud (Fig. 4a).

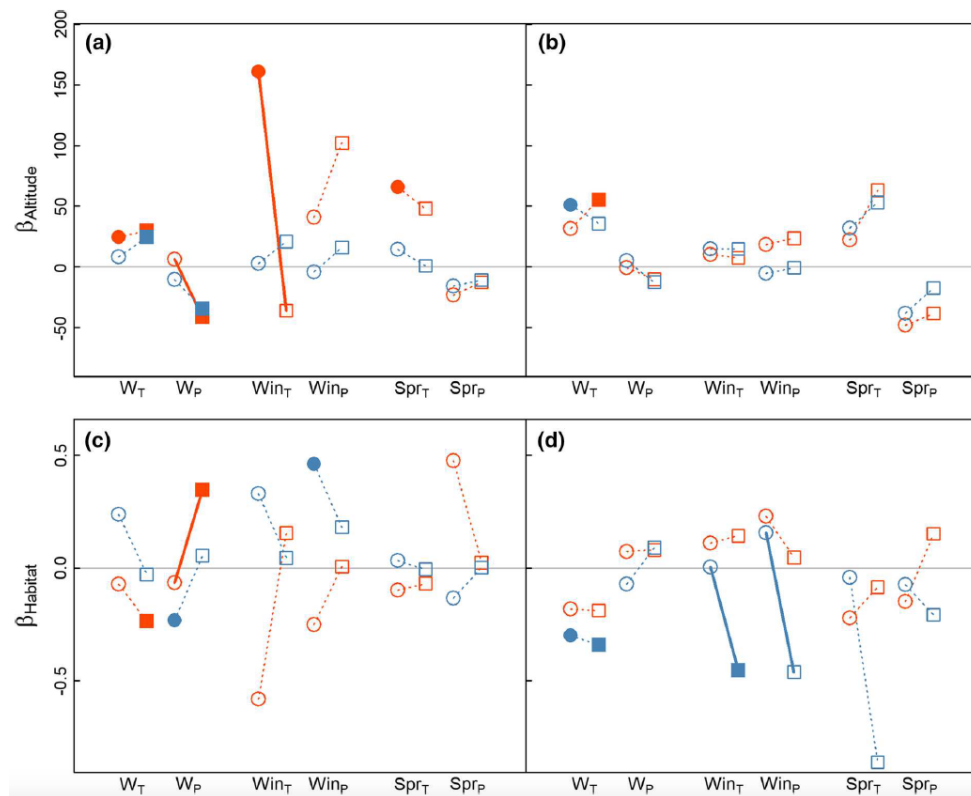


Fig. 5. Relation entre l'abondance des ongulés (abondance totale de chamois et de cerfs élaphe) et l'intensité de la réponse des bouquetins aux conditions météorologiques et climatiques, telle qu'elle se traduit par leur utilisation de l'altitude (β_{Altitude}) et de l'habitat (β_{Habitat}) au printemps (panneaux a et c) et en été (panneaux b et d). Les symboles rouges représentent les bouquetins, tandis que les symboles bleus représentent les boucs. Les cercles et les carrés illustrent la réponse des bouquetins aux conditions météorologiques et climatiques lorsque l'abondance totale des ongulés est faible, puis élevée, respectivement. Les symboles remplis indiquent que l'effet, pour une abondance donnée d'ongulés, est significatif ($P < 0,05$), et les lignes pleines indiquent que l'effet d'interaction entre les conditions météorologiques/climatiques et l'abondance des ongulés est significatif. W_T : température, W_P : précipitations, Win_T : température hivernale, Win_P : précipitations hivernales, Spr_T : température printanière, Spr_P : précipitations printanières. (Figure en couleur disponible en ligne)

La différence entre les sexes dans les schémas temporels d'utilisation de l'altitude suggère un comportement migratoire plus marqué chez les mâles que chez les femelles, ce qui est courant chez de nombreux ongulés (par exemple Bunnefeld et al. 2011 ; Milner-Gulland et al. 2011 ; Debeffe et al. 2019). Cependant, alors que des études antérieures ont fait état d'une ségrégation spatiale liée à l'altitude chez les bouquetins, en particulier pendant l'été (Nievergelt 1967 ; Abderhalden 2005), nous n'avons mis en évidence une ségrégation altitudinale qu'en hiver et au printemps. En revanche, nous avons constaté d'importantes différences dans la manière dont les bouquetins mâles et femelles utilisaient les types

d'habitats : les mâles avaient davantage tendance à fréquenter les prairies, tandis que les femelles privilégiaient les terrains dénudés. La seule exception concernait la fin de l'automne et le début de l'hiver, période qui coïncide avec la saison du rut des bouquetins dans la zone d'étude (Abderhalden 2005). Le fait que les femelles fréquentent des altitudes aussi élevées que les mâles, et qu'elles utilisent également plus fréquemment des zones dénudées, suggère que la ségrégation sexuelle chez les bouquetins n'est pas due à des différences de coûts de déplacements liés au fait que les femelles sont limitées par leurs petits (Ruckstuhl et Neuhaus 2002). **Au contraire**, les différences de besoins énergétiques dues au dimorphisme de taille (les mâles sont plus grands et ont des besoins énergétiques plus élevés, ce qui les conduit à des domaines de répartition plus vastes ; Mysterud et al. 2001*b*), ou le risque de mortalité spécifique au sexe dans les habitats ouverts (une femelle est également confrontée au risque de prédation de sa progéniture plus vulnérable, Ruckstuhl et Neuhaus 2002) peuvent expliquer la ségrégation sexuelle chez les bouquetins. **Alternativement**, cela peut être lié à la fidélité aux zones de mise-bas, un phénomène courant chez les ongulés (par exemple, Schaefer et al. 2000 ; Wiseman et al. 2006 ; Tremblay et al. 2007). Pendant et juste après la mise-bas, l'évitement des prédateurs peut influencer davantage les choix comportementaux que les conditions météorologiques ou d'alimentation (Schaefer et al. 2000 ; Wiseman et al. 2006 ; Marchand et al. 2015*b*).

Les bouquetins, mâles comme femelles, ont montré une réactivité relativement forte dans leur utilisation de l'altitude et de l'habitat en fonction des conditions météorologiques et climatiques, en particulier pendant l'été (Fig. 4). **La température a eu l'effet le plus marqué sur l'utilisation de l'altitude et de l'habitat chez les bouquetins mâles et femelles, le temps chaud entraînant une utilisation d'altitudes plus élevées et une diminution de la fréquentation des prairies** (Fig. 4a, b). Des études antérieures sur les ongulés alpins ont mis en évidence des schémas similaires et expliquent ce phénomène par la recherche de zones plus froides en haute altitude afin d'éviter le stress thermique (Mason et al. 2017). **En revanche**, les précipitations semblent avoir l'effet le plus marqué sur l'altitude d'utilisation en hiver (Fig. 4c). Lors de fortes chutes de neige, les conditions de recherche de nourriture sont généralement plus favorables dans les zones boisées (Mysterud et al. 1997), ce qui pourrait expliquer la relation négative entre les précipitations et l'altitude d'utilisation des bouquetins en hiver. Ces deux explications sont liées à la recherche d'un abri contre des conditions climatiques difficiles ; **cependant**, la mesure dans laquelle ce phénomène est déterminé par la température ou les précipitations varie selon les saisons.

Nous avons également mis en évidence des tendances claires indiquant que le niveau de compétition intra- et interspécifique influençait l'utilisation de l'altitude et de l'habitat par les bouquetins. Ces effets semblaient plus marqués en ce qui concerne l'altitude, et moins évidents pour l'habitat, et semblaient se manifester principalement au printemps (Fig. 4m-r). **Cependant, nous avons utilisé une classification des habitats assez grossière, et il peut exister des variations considérables en termes de qualité (par exemple, digestibilité et teneur en nutriments) et de quantité de la végétation au sein d'un même type d'habitat à différentes altitudes** (Mutanga et al. 2004 ; Marell et al. 2006 ; Anderwald et al. 2016). Il est très probable que la réponse d'un animal en termes de déplacement face aux conditions environnementales ou à la compétition intra- et interspécifique résulte d'une combinaison entre le changement d'habitat et le déplacement vertical (Hansen et al. 2009 ; Herfindal et al. 2017), et dans les

paysages à forte relief, c'est le déplacement vertical qui entraîne les changements les plus importants des conditions environnementales.

Il a été démontré que les interactions intra- et interspécifiques influencent le comportement des ongulés (Ferretti et al. 2011, 2015 ; Mason et al. 2014 ; Herfindal et al. 2017), ce qui se traduit par un recours accru à des plantes de moindre qualité (Wam et Herfindal 2018) et, manifestement, par une réduction de la croissance, de la reproduction ou d'autres composantes de la valeur sélective (Stewart et al. 2005). Avec l'augmentation de l'abondance, on s'attend à ce que les individus d'une espèce soient répartis sur un territoire plus vaste, incluant également des habitats plus marginaux en raison d'une concurrence accrue pour les ressources (Fretwell et Lucas 1969). Dans notre système, cela peut avoir deux implications. **Premièrement**, lorsque l'abondance des bouquetins est élevée, les individus doivent se déplacer vers des zones plus marginales. Ce phénomène se traduit par une utilisation réduite des prairies et, **par conséquent**, une utilisation accrue des terres nues au printemps et en été, ainsi que par la présence, notamment chez les mâles, à des altitudes plus élevées au printemps et au début de l'été, ce qui suggère que le bouquetin n'est actuellement pas limité par la disponibilité des zones de haute altitude. **Deuxièmement**, lorsque l'abondance de l'un ou des deux autres ongulés est élevée, ces espèces sont susceptibles d'opérer des changements similaires à ceux du bouquetin et de se répartir davantage dans des habitats marginaux en haute altitude. Cela entraînerait une concurrence interspécifique accrue pour le bouquetin au sein de son habitat principal et pourrait le chasser de ses habitats centraux. L'hypothèse est que les interactions entre espèces dont les niches écologiques se chevauchent fortement sont plus intenses que celles entre espèces moins similaires (Putman, 1996). **Cependant**, l'écologie des bouquetins mâles et femelles diffère, et l'on peut faire valoir que les femelles sont plus proches du chamois que les mâles. **En conséquence**, nous avons constaté que **l'abondance des chamois** avait un effet plus marqué sur l'utilisation de l'altitude et de l'habitat chez les femelles bouquetins que chez les mâles. **En revanche**, l'utilisation de l'altitude, en particulier au printemps et en automne, était influencée par l'abondance des cerfs élaphe de manière similaire chez les bouquetins mâles et femelles.

Plusieurs facteurs peuvent expliquer pourquoi les bouquetins réagissent différemment aux chamois et aux cerfs élaphe. **Premièrement**, cela peut s'expliquer par le fait que l'histoire de la coexistence des bouquetins avec les cerfs élaphe diffère de celle avec les chamois, tant au niveau local (Anderwald et al. 2015) que régional (Ferretti et al. 2015). De longues périodes de coexistence peuvent réduire le niveau des interactions interspécifiques par le biais d'une divergence subtile au niveau du comportement ou de l'écologie. **En revanche**, des interactions plus récentes, telles que celles entre espèces envahissantes et indigènes (Ferretti et al. 2015), ou entre animaux domestiques et sauvages (Herfindal et al. 2017), entraînent souvent une réaction plus forte de la part des espèces indigènes. **Deuxièmement**, la réaction face au cerf élaphe peut prendre la forme d'un effet en cascade : les bouquetins remontent vers les hauteurs à la fois en raison de l'augmentation de l'abondance des cerfs élaphe et de la présence accrue de chamois à des altitudes plus élevées, les cerfs élaphe affectant également les chamois (Anderwald et al. 2016). **Enfin**, ce phénomène peut être dû à une covariation entre les conditions environnementales et l'abondance du cerf élaphe. **Par exemple**, un climat favorable en hiver et au printemps peut entraîner une migration accrue de cerfs élaphe vers la vallée, tandis que ces mêmes conditions offrent aux bouquetins de bonnes conditions d'alimentation à des altitudes plus élevées. Pour déterminer l'importance

de ces explications potentielles quant à la manière dont les bouquetins réagissent à l'abondance du cerf élaphe, des recherches supplémentaires sont nécessaires ; cela n'a pas été possible avec les données dont nous disposons.

Les interactions interspécifiques peuvent se manifester à la fois par une concurrence directe pour les ressources (Latham 1999 ; Ferretti et al. 2015) et par des interactions indirectes, telles que des changements comportementaux affectant l'utilisation de l'habitat (Stewart et al. 2002 ; Anderwald et al. 2015, 2016 ; Herfindal et al. 2017). Le bénéfice net tiré de l'utilisation d'un type d'habitat peut dépendre du contexte, et l'utilisation optimale du paysage implique la possibilité, par exemple, de passer du pâturage dans les prairies à la recherche d'un abri dans d'autres habitats lorsque les conditions environnementales changent (Melin et al. 2014 ; Marchand et al. 2015a). Une forte concurrence intra- ou interspécifique, conduisant à une utilisation globalement plus importante d'habitats marginaux, peut réduire la possibilité d'ajustements comportementaux face aux variations environnementales ; **par conséquent**, nous avons prédit une réponse environnementale plus faible de la part des bouquetins en cas de niveaux élevés de concurrence intra- et interspécifique. **Nos résultats n'ont pas confirmé sans équivoque cette prédiction (Fig. 5). Bien qu'il y ait eu quelques cas d'interaction significative entre l'abondance des chamois et des cerfs élaphe et la manière dont les bouquetins réagissaient aux conditions météorologiques et climatiques, les tendances observées selon les saisons, les variables environnementales, l'altitude ou l'habitat étaient loin d'être cohérentes.** Compte tenu du nombre élevé de tests statistiques, nous ne pouvons tirer de conclusion quant à un quelconque effet d'interaction à partir de nos résultats. Ceux-ci suggèrent plutôt que les facteurs déterminant l'utilisation du paysage par les bouquetins agissent de manière **additive**, ce qui signifie que si les bouquetins sont confrontés à des changements tant au niveau du climat que de l'abondance des espèces concurrentes, leur utilisation du paysage s'en trouvera davantage modifiée que si un seul de ces facteurs venait à changer. Il est donc important d'étudier les réponses comportementales des animaux en fonction des variations environnementales et du niveau d'interactions intra- et interspécifiques à plusieurs échelles temporelles (Valeix et al. 2009 ; Bjørneraas et al. 2011 ; Marchand et al. 2015a), en particulier face aux changements environnementaux à grande échelle auxquels sont confrontées les populations animales à l'échelle mondiale (Luo et al. 2015).

References

- Abderhalden W (2005) Spatial behaviour and sexual segregation in the Alpine ibex *Capra ibex ibex*. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 92:1–181
- Albon SD, Langvatn R (1992) Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65:502–513
- Anderwald P, Haller RM, Filli F (2016) Heterogeneity in primary productivity influences competitive interactions between red deer and alpine chamois. *PLoS ONE* 11:e0146458
- Anderwald P, Herfindal I, Haller RM, Risch AC, Schütz M, Schweiger AK, Filli F (2015) Influence of migratory ungulate management on competitive interactions with resident species in a protected area. *Ecosphere* 6:228
- Apollonio M, Andersen R, Putman R (2010) European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press, Cambridge

- Bjørneraas K, Solberg EJ, Herfindal I, Rolandsen CM, Tremblay J, Sæther B, Eriksen R, Astrup R (2011) Moose habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildl Biol* 17:44–54
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127–135
- Bunnefeld N, Börger L, van Moorter B, Rolandsen CM, Dettki H, Solberg EJ, Ericsson G (2011) A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *J Anim Ecol* 80:466–476
- Büntgen U, Greuter L, Bollmann K, Jenny H, Liebhold A, Galván JD, Stenseth NC, Andrew C, Mysterud A (2017) Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. *Ecosphere* 8:e01761
- Büntgen U, Liebhold A, Jenny H, Mysterud A, Egli S, Niev-ergelt D, Stenseth NC, Bollmann K (2014) European springtime temperature synchronises ibex horn growth across the eastern Swiss Alps. *Ecol Lett* 17:303–313
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay J, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:113–147
- Debeffe L, Rivrud IM, Meisingset EL, Mysterud A (2019) Sex-specific differences in spring and autumn migration in a northern large herbivore. *Sci Rep* 9:6137
- Deinum B (1984) Chemical composition and nutritive value of herbage in relation to climate. In: Riley H, Skjelvåg AO (eds) The impact of climate on grass production and quality. The Norwegian state agricultural research stations, Norway, pp 338–350
- Dirnböck T, Essl F, Rabitsch W (2011) Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. *Glob Change Biol* 17:990–996
- 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*. *Behav Ecol* 26:550–559
- Ferretti F, Sforzi A, Lovari S (2011) Behavioural interference between ungulate species: roe are not on velvet with fallow deer. *Behav Ecol Sociobiol* 65:875–887
- Filli F, Suter W (eds) (2006) Ungulate research in the Swiss National Park. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 93. Parc Naziunal Svizzer, Zermes, Switzerland
- Fretwell SD, Lucas HL (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor* 19:16–26
- Garel M, Cugnasse J, Gaillard J, Loison A, Santosa Y, Maublan M (2005) Effect of observer experience on the monitoring of a mouflon population. *Acta Theriol* 50:109–114
- Haller R (2006) Spatial distribution of ungulates in the Swiss National Park—evaluation of surveys and analysis methods and comparison with census results. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 93:45–78
- Haller RM (2011) Integratives Geoinformationsmanagement in der Schutzgebietsforschung—Räumliche Genauigkeit als Schlüsselement des Wissenstransfers. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 95:1–281
- Hansen BB, Aanes R, Herfindal I, Kohler J, Sæther B (2011) Climate, icing, and wild arctic reindeer: past relationships and future prospects. *Ecology* 92:1917–1923
- Hansen BB, Aanes R, Herfindal I, Sæther B, Henriksen S (2009) Winter habitat-space use in a large arctic herbivore facing contrasting forage abundance. *Polar Biol* 32:971–984
- Herfindal I (2013) Changes in use of altitudes of male and female Swiss ibex. *Cratschla* 3(13):24–25
- Herfindal I, Lande US, Solberg EJ, Rolandsen CM, Roer O, Wam HK (2017) Weather affects temporal niche partitioning between moose and livestock. *Wildl Biol* 2017:00275
- Herfindal I, Sæther B, Solberg EJ, Andersen R, Høgda KA (2006) Population characteristics predict responses in moose body mass to temporal variation in the environment. *J Anim Ecol* 75:1110–1118
- Hofmann RR (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443–457
- Jonasson S, Bryant JP, Chapin FS III, Andersson M (1986) Plant phenols and nutrients in relation to variations in climate and rodent grazing. *Am Nat* 128:394–408
- Lande US, Herfindal I, Willebrand T, Moa PF, Storaas T (2014) Landscape characteristics explain large-scale variation in demographic traits in forest grouse. *Landscape Ecol* 29:127–139
- Langvatn R, Albon SD, Burke T, Clutton-Brock TH (1996) Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *J Anim Ecol* 65:653–670
- Largo E, Gaillard J, Festa-Bianchet M, Toïgo C, Bassano B, Cortot H, Farny G, Lequette B, Gauthier D, Martinot J (2008) Can ground counts reliably monitor ibex *Capra ibex* populations. *Wildl Biol* 14:489–499
- Latham J (1999) Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *For Ecol Manag* 120:13–21
- Lotz A (ed) (2006) Alpine habitat diversity HABITALP—project report 2002–2006. EU community initiative INTER-REG III B alpine space programme. Nationalpark Berchtesgaden, Berchtesgaden
- Luo Z, Jiang Z, Tang S (2015) Impacts of climate change on distributions and diversity of ungulates on the Tibetan Plateau. *Ecol Appl* 25:24–38
- Marchand P, Garel M, Bourgoïn G, Dubray D, Maillard D, Loison A (2015a) Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Anim Behav* 102:169–187
- Marchand P, Garel M, Bourgoïn G, Dubray D, Maillard D, Loison A (2015b) Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behav Ecol* 26:472–482
- Mårell A, Hofgaard A, Danell K (2006) Nutrient dynamics of reindeer forage species along snowmelt gradients at different ecological scales. *Basic Appl Ecol* 7:13–30
- Mason TH, Brivio F, Stephens PA, Apollonio M, Grignolio S (2017) The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behav Ecol* 28:908–918
- Mason THE, Stephens PA, Apollonio M, Willis SG (2014) Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Glob Change Biol* 20:3872–3882
- Melin M, Matala J, Mehtätalo L, Tiilikainen R, Tikkanen O, 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. *Glob Change Biol* 20:1115–1125
- MeteoSwiss (2016) Data portal for teaching and research. <http://www.meteoschweiz.admin.ch/home/service-und-publikationen/beratung-und-service/datenportal-fuer-lehre-und-forschung.html>. Accessed Sept 2018
- Milner-Gulland EJ, Fryxell JM, Sinclair ARE (eds) (2011) Animal migration. A synthesis. Oxford University Press, Oxford
- Mutanga O, Prins HH, Skidmore AK, Wieren S, Huizing H, Grant R, Peel M, Biggs H (2004) Explaining grass-nutrient patterns in a savanna rangeland of southern Africa. *J Biogeogr* 31:819–829
- Mysterud A, Austrheim G (2013) Lasting effects of snow accumulation on summer performance of large herbivores in alpine ecosystems may not last. *J Anim Ecol* 83:712–719
- Mysterud A, Bjørnsten BH, Østbye E (1997) Effects of snow depth on food and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* along an altitudinal gradient in south-central Norway. *Wildl Biol* 3:27–33
- Mysterud A, Iversen C, Austrheim G (2007) Effects of density, season and weather on use of an altitudinal gradient by sheep. *Appl Anim Behav Sci* 108:104–113
- Mysterud A, Langvatn R, Yoccoz NG, Stenseth NC (2001a) Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *J Anim Ecol* 70:915–923
- Mysterud A, Østbye E (1995) Bed-site selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during winter. *Can J Zool* 73:924–932
- Mysterud A, Pérez-Barbería FJ, Gordon IJ (2001b) The effect of season, sex and feeding style on home range area versus body mass scaling in temperate ruminants. *Oecologia* 127:30–39
- Nievergelt B (1967) Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock. *Z Säugetierkd* 32:129–144
- Parrini F, Grignolio S, Luccarini S, Bassano B, Apollonio M (2003) Spatial behaviour of adult male Alpine ibex *Capra ibex ibex* in the Gran Paradiso National Park, Italy. *Acta Theriol* 48:411–423
- Pettorelli N, Mysterud A, Yoccoz NG, Langvatn R, Stenseth NC (2005) Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes. *Proc R Soc Lond B* 272:2357–2364
- Putman R (1996) Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblages. Chapman & Hall, London
- Redjadj C, Darmon G, Maillard D, Chevrier T, Bastianelli D, Verheyden H, Loison A, Saïd S (2014) Intra- and inter-specific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PLoS ONE* 9:e84756
- Rolandsen CM, Solberg EJ, Sæther B, van Moorter B, Herfindal I, Bjørneraas K (2017) On fitness and partial migration in a large herbivore—migrant females have higher reproductive performance than resident females. *Oikos* 126:547–555
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2002) Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biol Rev* 77:77–96
- radiation on seasonal movement of golden takin in the Qinling Mountains, China. *J Mamm* 91:92–100
- Zoller H (1995) Vegetationskarte des Schweizerischen Nationalparks. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 85:1–108
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York
- Sæther B, Engen S, Filli F, Aanes R, Schröder W, Andersen R (2002) Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the ibex. *Ecology* 83:3457–3465
- Sæther B, Sutherland WJ, Engen S (2004) Climate influences on avian population dynamics. *Adv Ecol Res* 35:185–209
- Schaefer JA, Bergman CM, Luttich SN (2000) Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecol* 15:731–739
- Schweiger AK, Schütz M, Anderwald P, Schaeppman ME, Kneubühler M, Haller R, Risch AC (2015) Foraging ecology of three sympatric ungulate species—Behavioural and resource maps indicate differences between chamois, ibex and red deer. *Mov Ecol* 3:209
- Sinclair ARE, Norton-Griffiths M (1982) Does competition or facilitation regulate migrant ungulate populations in the Serengeti? A test of hypotheses. *Oecologia* 53:364–369
- Stewart KM, Bowyer RT, Dick BL, Johnson BK, Kie JG (2005) Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia* 143:85–93
- Stewart KM, Bowyer RT, Kie JG, Cimon NJ, Johnson BK (2002) Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement. *J Mamm* 83:229–244
- Travis MJJ, Delgado M, Bocedi G, Baguette M, Barton K, Bonte D, Boulangeat I, Hodgson JA, Kubisch A, Penteriani V, Saastamoinen M, Stevens VM, Bullock JM (2013) Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* 112:1532–1540
- Tremblay J, Solberg EJ, Sæther B, Heim M (2007) Fidelity to calving areas in moose (*Alces alces*) in the absence of natural predators. *Can J Zool* 85:902–908
- Valeix M, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H, Macdonald DW (2009) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90:23–30
- van Beest FM, McLoughlin PD, Mysterud A, Brook RK (2016) Functional responses in habitat selection are density dependent in a large herbivore. *Ecography* 39:515–523
- van de Pol M, Vindenes Y, Sæther B, Engen S, Ens BJ, Oosterbeek K, Tinbergen JM (2010) Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology* 91:1192–1204
- Wam HK, Herfindal I (2018) Subtle foodscape displacement of a native ungulate by free-ranging livestock in a forest agroecosystem. *Ecosphere* 9:e02280
- White RG (1983) Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos* 40:377–384
- Wiens JD, Anthony RG, Forsman ED (2014) Competitive interactions and resource partitioning between northern spotted owls and barred owls in western Oregon. *Wildl Monogr* 185:1–50
- Wiseman PA, Carling MD, Byers JA (2006) Frequency and correlates of birth-site fidelity in pronghorns (*Antilocapra americana*). *J Mamm* 87:312–317
- Wood SN (2006) Generalized additive models: an introduction with R. Chapman and Hall/CRC, New York
- Zeng Z, Beck PSA, Wang T, Skidmore AK, Song Y, Gong H, Prins HHT (2010) Effects of plant phenology and solar

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.