

Chèvres et chaleur : impact différentiel des températures estivales sur le choix de l'habitat et les schémas d'activité chez les chèvres de montagne de différents écotypes

Oecologia

<https://doi.org/10.1007/s00442-024-05633-9>

ORIGINAL RESEARCH

Of goats and heat, the differential impact of summer temperature on habitat selection and activity patterns in mountain goats of different ecotypes

Albert Michaud¹ · Kevin S. White^{2,3,4} · Sandra Hamel¹ · Julien H. Richard¹ · Steeve D. Côté¹ 

Received: 28 March 2024 / Accepted: 20 October 2024

© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2024

Résumé

Le changement climatique touche de manière disproportionnée les milieux nordiques et alpins, où les taux de réchauffement sont supérieurs à la moyenne mondiale. Les espèces alpines et nordiques étant particulièrement bien adaptées aux températures fraîches, la plupart d'entre elles doivent modifier leur comportement lorsque les températures dépassent un seuil critique. Il est donc essentiel d'évaluer comment les hausses de température affectent les espèces vivant dans les milieux nordiques et alpins afin de comprendre les effets du changement climatique prévu sur ces écosystèmes. Nous avons analysé l'influence de la température sur les schémas d'activité et la sélection de l'habitat de quatre populations d'une espèce spécialisée des montagnes et adaptée au froid, la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*). Nous avons collecté des données de localisation GPS et de capteurs d'activité entre 2010 et 2019 auprès de 223 chèvres de montagne issues de **deux écotypes** distincts : côtier et continental. **À l'aide d'une approche de modélisation de la sélection des ressources, nous avons déterminé que les chèvres de montagne des deux écotypes réduisaient leur sélection des prairies alpines lorsque les températures augmentaient.** Cette réduction de la sélection d'habitats ouverts et riches en fourrage était associée à une sélection accrue d'habitats dominés par des plaques de neige ou de glace dans les zones côtières, et par des forêts dans les sites continentaux. **Les chèvres de montagne des milieux continentaux ne choisissaient des habitats situés à plus haute altitude que lorsque la température augmentait, tandis que celles des milieux côtiers optaient pour ces habitats quelles que soient les températures.** Les chèvres de montagne des deux écotypes **réduisaient** la proportion de temps passé en activité lorsque les températures augmentaient en milieu de journée. Notre étude révèle que les chèvres de montagne utilisent diverses stratégies pour atténuer le stress thermique, et que ces stratégies varient selon les écotypes, soulignant la nécessité de prendre en compte l'adaptation à des environnements spécifiques au sein d'une même espèce lors de l'évaluation des impacts du changement climatique sur les populations.

INTRODUCTION

Chaque espèce dispose d'une **plage de températures optimale**, pour laquelle les coûts de thermorégulation sont minimales chez les endothermes ou qui permet aux ectothermes de maintenir une température corporelle idéale (Huey et Tewksbury 2009). Cette **plage de températures idéale** est l'un des principaux facteurs limitant l'aire de répartition biogéographique adaptée aux animaux (Du Plessis et al. 2012). Le changement climatique, qui entraîne un réchauffement global, modifie la répartition des **plages de températures idéales**, contraignant les espèces à adapter en conséquence leur aire de répartition et leur phénologie (Parmesan 2006 ; Chen et al. 2011). Des déplacements vers des altitudes plus élevées, induits par les hausses de température, ont été observés chez de nombreuses espèces montagnardes ; **cependant**, dans de nombreux cas, ces déplacements sont en retard par rapport au changement climatique (Chen et al. 2011). Le déplacement vers des altitudes plus élevées chez les espèces montagnardes ne constitue pas une stratégie viable à long terme pour éviter le stress thermique dans un monde en réchauffement. L'occupation d'altitudes plus élevées permet de réduire la température subie par les animaux (Minder et al. 2010), mais l'habitat disponible devient plus fragmenté et plus rare, tandis que sa qualité diminue généralement avec l'altitude (Cannone et al. 2007 ; Dirnböck et al. 2011 ; White et al. 2018). Notre compréhension des déplacements altitudinaux à long terme reste limitée et peut être améliorée en examinant les réponses à petite échelle des espèces et des populations aux signaux environnementaux.

Les animaux peuvent recourir à plusieurs stratégies alternatives pour éviter le stress thermique, ce qui peut permettre à certaines espèces de rester dans une **plage de températures idéale** sans changement altitudinal de leur aire de répartition. Par exemple, réduire la proportion de temps passé en activité pendant les périodes chaudes ou décaler le moment de l'activité vers l'aube et le crépuscule sont des stratégies utilisées par plusieurs taxons pour diminuer le stress thermique (Korstjens et al. 2010 ; Bourgoïn et al. 2011 ; McLellan et McLellan 2015 ; Thel et al. 2024). Des **migrations altitudinales diurnes** peuvent également se produire chez les ongulés alpins afin d'éviter le stress thermique pendant les périodes les plus chaudes de la journée (Aublet et al. 2009 ; Bourgoïn et al. 2011). On sait, par exemple, que le bouquetin (*Capra ibex*) modifie son aire d'altitude de près de 600 m entre les journées chaudes et les journées fraîches (Bourgoïn et al. 2011). Le recours à des zones ombragées, telles que les forêts à canopée dense, a été observé chez de nombreux ongulés sensibles à la chaleur (Van Beest et al. 2012 ; Melin et al. 2014 ; Thompson et al. 2021). Des stratégies physiologiques, telles que l'accélération de la respiration et du rythme cardiaque, peuvent également être mises en œuvre pour atténuer les effets du stress thermique (Sarmiento et al. 2019 ; Thompson et al. 2020, 2021). D'autres stratégies plus spécifiques d'évitement de la chaleur, telles que l'utilisation de plaques de neige pérennes comme lieux de repos, ont également été observées chez les ongulés alpins (Sarmiento et al. 2019). Ces stratégies peuvent en outre présenter l'avantage supplémentaire de réduire le harcèlement par les insectes (Hayes et Berger 2023).

La **plasticité comportementale** a le potentiel d'atténuer et d'amortir les effets du changement climatique, mais elle pourrait ne constituer qu'une mesure provisoire. Les

stratégies d'évitement de la chaleur peuvent représenter un compromis qui conduit les individus à réduire le temps consacré à la recherche de nourriture, à mener d'autres activités vitales, ou à chercher leur nourriture dans des zones moins productives ou plus risquées (Korstjens et al. 2010). **Ainsi**, ces adaptations comportementales ont probablement des limites et ne sont viables que dans une certaine fourchette de réchauffement. La plasticité comportementale et physiologique ne peut atténuer les effets des températures élevées que dans une certaine mesure et ne suffit pas à éviter le stress thermique ni les coûts énergétiques, physiologiques et, en fin de compte, de fitness importants lorsque la température dépasse un certain seuil (Cunningham et al. 2021). Bien que des stratégies et des tendances générales puissent être observées chez plusieurs taxons, chaque espèce présente une tolérance et une réponse différentes face au réchauffement. **De plus**, la réponse d'une espèce au stress thermique n'est pas toujours uniforme à l'échelle de son aire de répartition biogéographique, en particulier aux marges de celle-ci où l'on s'attend à des températures plus proches de la limite de tolérance de l'espèce (Lowe et al. 2010).

Dans le contexte actuel du changement climatique, il est devenu essentiel de comprendre comment les espèces réagissent à la hausse des températures à une échelle temporelle et spatiale fine, quelles stratégies elles emploient pour atténuer le stress thermique, et comment la sélection de l'habitat et les schémas d'activité varient au sein de leur aire de répartition. Notre étude vise donc à évaluer comment les conditions météorologiques estivales influencent la sélection de l'habitat à petite échelle et les budgets d'activité des chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*). Les chèvres de montagne sont une espèce endémique des montagnes côtières et intérieures du nord-ouest de l'Amérique du Nord ; elles occupent des milieux alpins et subalpins s'étendant du Colorado, au sud, jusqu'au sud de l'Alaska, au nord. Bien qu'elles ne soient pas actuellement menacées, des déclin de population ont été observés dans de vastes parties de leur aire de répartition (Côté et Hamel 2018), et le changement climatique devrait avoir un impact négatif sur leur dynamique de population (White et al. 2018). L'aire de répartition biogéographique des chèvres de montagne englobe à la fois les régions climatiques côtières et intérieures, ce qui a conduit à l'émergence de deux écotypes distincts (Hebert et Turnbull 1977). **L'écotype côtier** de la chèvre de montagne est présent dans des zones caractérisées par des températures relativement modérées tout au long de l'année et des précipitations abondantes, tandis que les chèvres de montagne de **l'écotype continental** vivent dans des environnements relativement secs, plus froids en hiver et plus chauds en été (Hebert et Turnbull 1977). **Ainsi**, les chèvres de montagne de ces deux régions climatiques sont confrontées à des conditions environnementales très différentes et adoptent des stratégies d'utilisation de l'habitat distinctes pendant l'hiver : les chèvres côtières se déplacent vers des forêts de basse altitude, tandis que les chèvres continentales restent en altitude sur les crêtes et les versants exposés au vent (Taylor et al. 2006 ; Taylor et Brunt 2007 ; Poole et al. 2009). Les différences dans l'écologie estivale de l'habitat de ces deux écotypes sont moins bien comprises et, à notre connaissance, n'ont pas fait l'objet d'examen formels à l'aide d'analyses comparatives directes.

Nous avons émis **l'hypothèse** que les chèvres de montagne atténueraient le stress thermique en évitant l'exposition aux températures élevées, ce qui laisse présager une utilisation accrue des parties les plus fraîches de leur aire de répartition, telles que les zones de haute altitude, les habitats forestiers et les versants ombragés, lorsque les températures estivales augmentent. Nous avons également émis **l'hypothèse** que les chèvres de montagne minimiseraient le

stress thermique en réduisant leur niveau d'activité lorsque les températures augmentent. **Par conséquent**, nous avons prédit que la proportion de temps passé en activité resterait stable jusqu'à ce qu'un seuil critique supérieur soit atteint, après quoi elle diminuerait en réponse au stress thermique. Nous nous attendions à ce que ce seuil se situe entre environ 14 et 20°C, car ce seuil de température provoque un stress thermique chez l'orignal (*Alces alces*), une autre espèce boréale sensible à la chaleur (Renecker & Hudson 1986). Nous avons également prédit que, lors des journées chaudes, la proportion de temps consacré à l'activité augmenterait pendant les pics d'activité crépusculaires prévus chez les chèvres de montagne, afin de compenser la baisse des niveaux d'activité en milieu de journée. Un décalage similaire dans le rythme d'activité lors des journées chaudes a été observé chez un autre ongulé alpin (Brivio et al. 2024). Nous avons également prédit que les chèvres de montagne des zones côtières pourraient présenter une tolérance à la chaleur plus faible, car elles sont nettement plus grandes (c'est-à-dire en raison d'un rapport surface/volume plus faible) que leurs congénères continentales (Annexe 7 des ressources en ligne). Nous avons également émis l'hypothèse qu'en raison des différences de paysages et de conditions climatiques auxquelles elles sont confrontées, les chèvres de montagne des régions côtières et continentales recourraient à des stratégies différentes pour se protéger de la chaleur. En raison des différences d'altitude maximale des montagnes et de la présence de neige et de glace persistantes, les chèvres de montagne des zones côtières occupent en été des altitudes plus basses par rapport aux sommets les plus élevés disponibles, contrairement aux sites continentaux où les animaux occupent les sommets de montagnes relativement plus petites (White et al. 2012 ; DeVoe et al., 2015). Nous avons donc prédit que les chèvres de montagne des zones côtières utiliseraient des altitudes plus élevées pour compenser la hausse des températures, tandis que celles des zones continentales continueraient à fréquenter des altitudes similaires, mais recourraient davantage aux zones boisées et aux versants ombragés lorsque les températures augmenteraient.

MATERIEL et METHODES

Sites d'étude

Nous avons étudié les chèvres de montagne dans **quatre** zones d'étude (Fig. 1) situées par paires à chaque extrémité d'un gradient continental-côtier dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord. Deux sites situés à l'intérieur des Rocheuses se trouvaient à Caw Ridge et à Jasper (Alberta), et deux sites fortement influencés par les conditions maritimes dans le sud-est de l'Alaska, à savoir l'île Baranof et le canal Lynn. Caw Ridge (54° N, 119° O) est une zone de 28 km² située dans les contreforts orientaux des Rocheuses et composée de toundra alpine et de forêt subalpine clairsemée entre 1 750 m et 2 170 m d'altitude, la limite forestière se situant à environ 1 900 m. Le climat est de type arctique-subarctique, avec des précipitations annuelles moyennes de 742 mm et une température moyenne en juillet de 9,1°C (Mesinger et al. 2006 ; Festa-Bianchet et Côté 2008). La zone d'étude du parc national de Jasper (53° N, 118° O) couvre une superficie de 125 km² dont l'altitude varie entre 1 000 et 3 000 m. Le site se situe dans une zone de transition entre un climat subarctique sec et un climat continental humide, avec des précipitations annuelles moyennes de 1 064 mm et une température moyenne en juillet de 8,5°C (Mesinger et al. 2006 ; Richard et Côté 2016). Le canal Lynn (59° N, 135° O) est une zone de 600 km² s'étendant du niveau de la mer à 1 920 m d'altitude et caractérisée par un climat côtier, avec des étés frais et humides et des hivers enneigés (limite forestière : 900-1 000 m). À l'altitude moyenne fréquentée par les chèvres de

montagne (1 000 m), les précipitations annuelles s'élèvent en moyenne à 1 844 mm et la température moyenne en juillet est de 9,0°C (Mesinger et al. 2006 ; White et Gregovich 2018). La zone d'étude de l'île Baranof (57° N, 135° O) est constituée de 1 360 km² de montagnes côtières, dont les altitudes varient du niveau de la mer à 1 610 m et qui subissent une forte influence maritime. La zone d'étude de Baranof se caractérise par un climat côtier avec des précipitations annuelles moyennes de 1 912 mm et des températures moyennes en juillet de 8,2°C (Mesinger et al. 2006). Bien que les sites côtiers soient situés 3 à 4° plus au nord, ils se trouvent également à environ 1 000 m d'altitude en dessous, ce qui explique pourquoi les températures estivales sont globalement similaires.

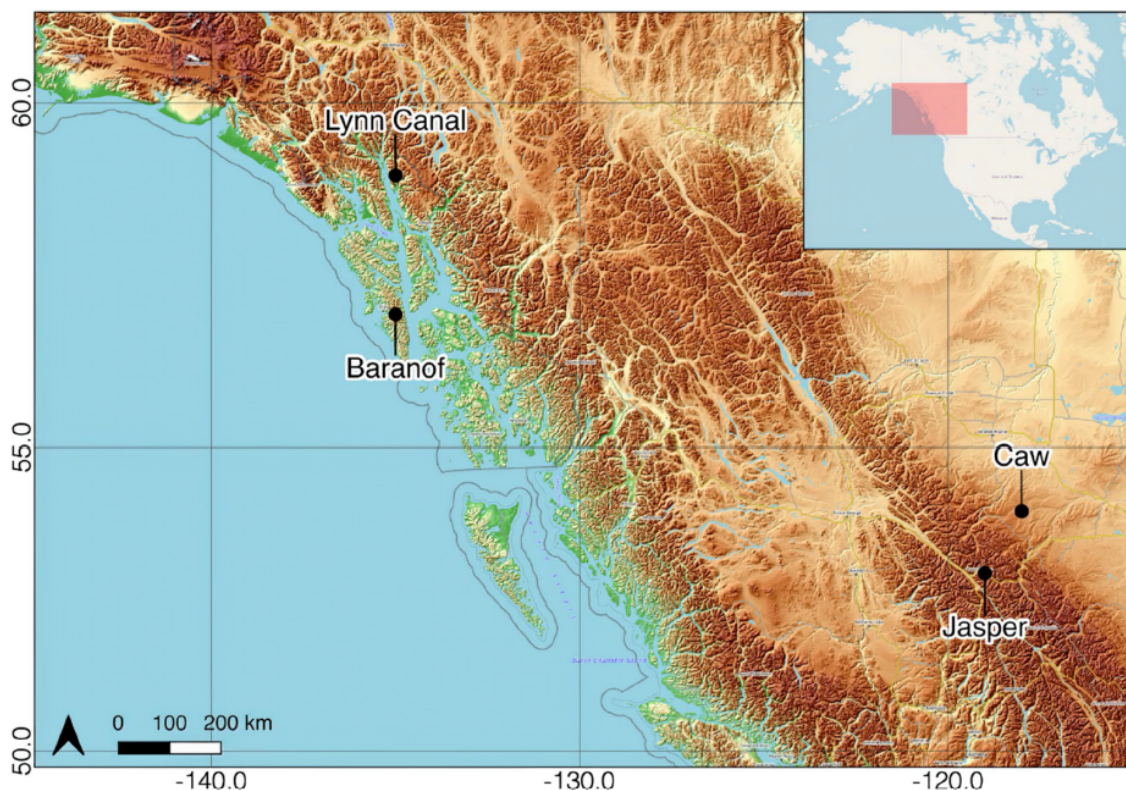


Fig. 1. Les quatre zones d'étude consacrées aux chèvres de montagne : Lynn Canal et l'île Baranof en Alaska, ainsi que Caw Ridge et Jasper en Alberta, situées aux deux extrémités du gradient côtier-continental de la répartition des chèvres de montagne dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord

La composition des communautés d'espèces de prédateurs et d'autres grands ongulés varie d'un site à l'autre. Sur les deux sites continentaux, les grizzlis (*Ursus arctos*), les loups (*Canis lupus*), les couguars (*Puma concolor*) et les ours noirs (*Ursus americanus*) constituent les principaux prédateurs des chèvres de montagne. Plusieurs autres grands ongulés partagent également une partie de l'aire de répartition des chèvres de montagne continentales, tels que le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), l'orignal, le caribou (*Rangifer tarandus*), le wapiti (*Cervus canadensis*) et le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) (Festa-Bianchet et Côté 2008). Dans la zone d'étude du canal Lynn, les ours bruns, les ours noirs et les loups constituent les principaux prédateurs, tandis que l'orignal est le seul autre grand ongulé à partager l'aire de répartition des chèvres de montagne. Dans la zone d'étude de l'île Baranof, les ours bruns sont les seuls prédateurs potentiels, et le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus*) est le seul autre grand ongulé (MacDonald et Cook 2007).

Dans tous les habitats, les chèvres de montagne sont étroitement associées à des terrains propices à la fuite, principalement utilisés pour échapper à la prédation (Poole et Heard 2003 ; Festa-Bianchet et Côté 2008 ; White et Gregovich 2018). Comme la prédation est régulièrement documentée au sein de ces populations (Festa-Bianchet et Côté 2008 ; Dulude-de Broin et al. 2020 ; White et al. 2024), cela suggère que le risque de prédation joue un rôle clé dans la sélection de l'habitat des chèvres de montagne, quelle que soit la composition de la communauté de prédateurs.

Activité et localisation des chèvres de montagne

Dans la zone d'étude de Caw Ridge, nous avons capturé 15 chèvres (quatre femelles et 11 mâles) à l'aide de pièges-caisses entre 2011 et 2019 (voir Côté et al. (1998) pour les détails de la capture). Dans la zone d'étude de Jasper, nous avons capturé 10 chèvres (5 mâles et 5 femelles) à l'aide de pièges-caisses entre 2011 et 2013 (voir Richard et al. (2014) pour les détails des captures). Nous avons équipé les chèvres de ces deux sites de colliers GPS (colliers GPS PLUS Iridium ; VECTRONIC Aerospace GmbH, Berlin, Allemagne). Les colliers ont enregistré des données de localisation, d'activité et de température toutes les 3 heures, pendant une période de 1 à 6 ans. Dans les zones d'étude du canal Lynn et de l'île Baranof, nous avons utilisé des techniques de capture par fléchette depuis un hélicoptère (White et al. 2021) pour capturer respectivement 157 chèvres (85 mâles et 72 femelles) entre 2005 et 2019, et 61 chèvres (39 mâles et 22 femelles) entre 2010 et 2018. Nous avons équipé les chèvres du canal Lynn et de l'île Baranof de colliers GPS par satellite Telonics TGW-3590, TGW-4500 et TGW-4590 (Telonics, Inc., Mesa, AZ). Les colliers enregistraient des données de localisation, d'activité et de température à des intervalles de 3 h ($N = 42$) ou de 6 h ($N = 162$), et sont restés actifs entre 6 mois et 5 ans. Nous connaissions l'âge de certains animaux qui avaient été précédemment marqués alors qu'ils étaient âgés d'un an ; dans les autres cas, nous avons déterminé l'âge des chèvres au moment de leur capture à partir des anneaux des cornes (Stevens et Houston 1989). **De plus**, nous avons utilisé les schémas d'éruption des incisives (pour les animaux âgés de moins de 4 ans) et/ou l'analyse des anneaux de ciment (lorsque les dents provenaient d'animaux morts de mort naturelle) pour évaluer l'âge des individus. L'âge des chèvres de montagne au moment de la capture variait de 1 à 15 ans, avec une moyenne de 7 ans. Bien que la masse de chaque individu ait été enregistrée lors de la capture, de nombreux individus ont fait l'objet d'un suivi pendant une période pouvant aller jusqu'à 6 ans. **Ainsi**, la masse au moment de la capture ne constituait pas un indicateur fiable de l'état d'un individu plusieurs années après sa capture. Cette limite était particulièrement marquée pour les individus capturés avant l'âge de 6 ans, car ceux-ci continuaient à prendre de la masse chaque année (Festa-Bianchet et Côté 2008).

Les **mesures d'activité** ont été enregistrées par tous les colliers sur une période de 15 minutes suivant chaque tentative d'acquisition de position GPS. L'activité a été mesurée comme le nombre de changements d'état de l'accéléromètre, un changement étant possible toutes les secondes (min = 0, max = 900). Un sous-ensemble de 75 colliers installés entre 2011 et 2019 [côtiers ($n = 66$), continentaux ($n = 9$) ; femelles ($n = 30$), mâles ($n = 45$)] a enregistré l'activité en continu tout au long de la journée, fournissant ainsi une mesure de l'activité synthétisée à des intervalles de 15 minutes. Ce sous-ensemble de colliers offrait un potentiel de 96 relevés d'activité par jour et a permis de quantifier l'activité quotidienne totale. Nous avons calibré les données d'activité afin de définir les périodes actives ou inactives à l'aide d'observations ciblées de chèvres équipées de colliers dans le canal de Lynn et de

moutons domestiques portant certains des colliers précédemment déployés sur les sites d'étude continentaux (Annexe 1 de la ressource en ligne). Nous avons analysé les données de calibrage à l'aide de régressions logistiques pour estimer la probabilité d'être actif au cours de chaque période de 15 minutes et avons classé les enregistrements comme actifs ou inactifs (annexe 1 de la ressource en ligne). Nous avons exclu de toutes les analyses ultérieures les valeurs d'activité présentant une probabilité d'activité comprise entre 15 et 85% ($N = 3\,214$ sur un total de 73 787 relevés) afin d'éviter d'introduire du bruit (c'est-à-dire des mesures où les animaux étaient à la fois actifs et inactifs pendant la période d'évaluation) dans les analyses (Annexe 1 de la ressource en ligne).

Nous n'avons utilisé que les données collectées au cours des mois de **juin, juillet et août** pour évaluer l'utilisation de l'habitat et les schémas d'activité estivaux, afin d'exclure les saisons intermédiaires (printemps et automne) durant lesquelles le comportement et l'utilisation de l'espace par les chèvres de montagne changent (par exemple, en raison de la migration altitudinale ; White et al. 2012).

Conditions météorologiques

Afin de caractériser les conditions météorologiques dans chaque zone d'étude, nous avons extrait les données météorologiques de la base de données raster North American Regional Reanalysis (NARR), qui couvre l'ensemble de l'Amérique du Nord avec une résolution temporelle de 3 heures et une résolution spatiale de 32 km (Mesinger et al. 2006). Afin de compléter les relevés de température provenant des colliers des chèvres de montagne, nous avons extrait la température de l'air, les précipitations quotidiennes et la vitesse du vent pour l'altitude médiane enregistrée par les colliers à chaque site (1 000 m pour Lynn Canal et l'île Baranof, 1 900 m pour Caw Ridge et 2 200 m pour Jasper). Nous avons associé les positions GPS et les mesures d'activité à la mesure temporelle NARR la plus proche disponible, avec un écart maximal d'une heure entre les mesures GPS et NARR. La précision altitudinale de l'interpolation NARR pour les régions montagneuses s'est avérée fiable et représentative des conditions in situ ($r^2 = 0,82$ dans Trubilowicz et al. (2016) et $r^2 = 0,67$ lors de nos propres tests (voir l'Annexe 2 des ressources en ligne). La vitesse du vent a également montré un bon niveau de concordance entre les relevés in situ et le NARR, avec des valeurs de R^2 comprises entre 0,33 et 0,88 selon le site utilisé (Trubilowicz et al. 2016).

Les données de température ont également été enregistrées à l'aide d'un enregistreur de température intégré au collier et étalonnées à l'aide d'enregistreurs de température ambiante installés dans l'ensemble des zones d'étude (annexe 3 de la ressource en ligne). Nous avons utilisé la température enregistrée par le collier GPS pour l'analyse des schémas d'activité, car il a été démontré que la température mesurée par le collier constitue l'estimation la plus précise de la température ambiante à laquelle sont exposés les individus, puisqu'elle tient compte de l'exposition au soleil et au vent, ainsi que du choix général de l'habitat (Allred et al. 2013). Les températures enregistrées par les colliers, combinées à la vitesse du vent et aux précipitations quotidiennes issues du NARR, ont donc été utilisées pour l'analyse des schémas d'activité, tandis que les températures du NARR ont été utilisées pour l'analyse de la fonction de sélection des ressources (RSF) (voir ci-dessous), car les relevés de température des colliers des chèvres de montagne sont influencés par la sélection de l'habitat de ces animaux et ajouteraient du bruit aux résultats. Nous avons besoin d'une mesure de température indépendante de la sélection d'habitat des chèvres de montagne, et les

températures du NARR constituait la meilleure option, car elles étaient normalisées sur l'ensemble des sites. Pour chacun des quatre sites d'étude, nous avons sélectionné un pixel (32 km × 32 km) issu de la grille du NARR et un niveau d'altitude situé au centre du site, afin de l'utiliser comme mesure de température spatialement statique pour l'ensemble de l'analyse.

Caractéristiques de l'habitat

Nous avons dérivé des variables explicatives liées au paysage dans un système d'information géographique à l'aide du logiciel R (R Core Team 2020) et de QGIS 3.10 (QGIS Development Team 2021) (Tableau 1). Nous avons utilisé les modèles numériques d'élévation (MNE) les plus précis disponibles pour chaque site : un MNE à résolution de 5 m pour les sites côtiers (Carswell 2013) et un MNE à résolution de 13,5 m pour les sites continentaux (NRCAN 2013). Nous avons normalisé tous les MNT des zones d'étude à une résolution de 10 m en sous-échantillonnant (à l'aide de la fonction « aggregate » du package « raster » (Hijmans et Etten 2012) dans R) les rasters côtiers et en rééchantillonnant (à l'aide de la fonction « resample » dans QGIS) les rasters continentaux. Nous avons créé des rasters de pente à partir des MNT normalisés à l'aide de la fonction « terrain » du package « raster ». Nous avons ensuite créé des rasters de terrain d'échappement en sélectionnant les pentes > 40° (White et Gregovich 2018). Nous avons utilisé la fonction « apply » du package « rgeos » (Bivand et Rundel 2020) pour calculer la distance jusqu'au terrain d'échappement, tant pour les emplacements utilisés que pour les emplacements disponibles. Nous avons également créé des rasters topographiques d'ombrage solaire pour chaque heure de chaque jour sur chaque site. Nous avons calculé la position du soleil à l'aide du package « suncalc » (Thieurmél et Elmarhraoui 2019). Les positions du soleil ont été projetées sur les MNT à l'aide du package « insol » dans R (Corripio 2019).

Tableau 1 : Descriptions et sources des données relatives aux caractéristiques du relief et aux catégories d'habitat liées à la couverture végétale utilisées pour prédire l'utilisation de l'habitat par les chèvres de montagne pour les écotypes continentaux (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011-2019) et côtiers (île Baranof et canal Lynn, Alaska, États-Unis, 2005-2019)

	Variables	Description	Data source
Terrain	Elevation	Elevation (m)	Carswell (2013), NRCAN (2013)
	Distance to escape terrain	Distance to a slope ≥ 40°	
	Topographical shade	Shade index (yes or no) based on the topography and the position of the sun	
Landcover	Forest	Forests of all stand types	Commission for Environmental Cooperation (2020)
	Alpine meadow	Shrubland, grasslands and mosslands	
	Barren meadow	Area covered by at least 50% rock. Used as the reference category in analyses	
	Snow/Ice	Snow and ice	

Nous avons utilisé une grille de couverture du sol à une résolution de 30 m issue de l'étude « Land Cover of North America » de 2010 (Commission de coopération environnementale 2020) pour déterminer la couverture du sol à chaque emplacement. La matrice originale comprenait 19 types de couverture du sol, que nous avons reclassés en quatre types écologiquement pertinents en nous appuyant sur notre compréhension de l'écologie de la chèvre de montagne : prairies alpines (tous les arbustaies, prairies et mousseraies), prairies arides (tous les habitats présentant une couverture rocheuse >50%), les forêts (forêts claires et fermées de tous types de peuplements) et les zones de neige/glace (glaciers, névés pérennes et plaques de neige persistantes tout au long de l'été). Les plans d'eau et l'océan ont été exclus, car les chèvres de montagne ne fréquentent ni les lacs, ni les rivières, ni les océans.

Analyse de la sélection de l'habitat

Afin de caractériser la sélection de l'habitat par la chèvre de montagne en fonction des conditions météorologiques et de l'écotype, nous avons développé un modèle RSF pour chaque écotype à l'aide de la fonction « glmer » (famille : binomiale, lien : logit) du package lme4 (Bates et al. 2015), conformément aux méthodes et recommandations décrites par Fieberg et al. (2021). Nous avons également utilisé un poids de 1 pour les points utilisés et de 5 000 pour les points disponibles, comme recommandé par Fieberg et al. (2021). **Plus précisément**, nous avons estimé la sélection des ressources de troisième ordre, définie comme le rapport entre l'utilisation et la disponibilité au sein des domaines de vie individuels (Johnson 1980). Nous avons utilisé un rapport entre les emplacements utilisés et les emplacements disponibles de 1:5. Les emplacements disponibles ont été répartis de manière aléatoire au sein du domaine vital estival de chaque chèvre de montagne à l'aide de la fonction « random_points » du package « adehabitatHR » (Calenge 2006). Nous avons exclu des emplacements disponibles les zones ne constituant pas un habitat, telles que les lacs, les rivières et l'océan, car les chèvres n'utilisent pas ces habitats. Nous avons estimé les aires de répartition à l'aide de la méthode du polygone convexe minimal (MCP) à 95%, avec la fonction « mcp » du package « adehabitatHR ». Afin de garantir une délimitation précise des aires de répartition estivales et la disponibilité ultérieure des caractéristiques de l'habitat pour chaque chèvre, nous n'avons inclus dans l'analyse que les individus comptant plus de 35 emplacements utilisés (seuil de taille de l'échantillon déterminé par des analyses de simulation préliminaires). Par conséquent, le nombre moyen de sites fréquentés par chèvre était respectivement de 332 (minimum = 35, maximum = 1 359) pour les chèvres côtières et de 796 (minimum = 80, maximum = 1 674) pour les chèvres continentales. Nous avons extrait les covariables d'habitat des sites tant fréquentés que disponibles à l'aide de la fonction « extract » du package « raster » du logiciel R.

Pour les analyses RSF, nous n'avons utilisé que les emplacements situés entre 9h et 18h, période durant laquelle l'heure de la journée devrait avoir un impact limité sur la sélection de l'habitat. Nous avons dû limiter notre analyse à cette période afin de minimiser la corrélation de confusion entre la température et l'heure de la journée sur une période de 24 heures. Nous disposons au total de 17 511 emplacements utilisés par 22 chèvres pour la RSF continentale et de 64 080 emplacements utilisés par 193 chèvres pour la RSF côtière. Pour les deux écotypes, nous avons utilisé l'effet de la distance par rapport au terrain de refuge comme covariable et évalué l'effet de la température en incluant son interaction avec l'altitude, le type de couverture végétale et l'ombrage topographique. Nous avons utilisé les prairies arides comme habitat de référence, car il s'agissait du type de couverture végétale présentant la plus faible variation entre les zones fréquentées et les zones disponibles pour les deux écotypes (Annexe 4 de la ressource en ligne). Nous avons inclus l'identité individuelle et l'année en tant qu'interceptes aléatoires. Pour le modèle côtier, cependant, l'intercepte aléatoire de l'année présentait une variance estimée à zéro. **De plus**, nous avons évalué un effet polynomial du deuxième degré potentiel de l'altitude, car la sélection de l'altitude par les chèvres pourrait ne pas être linéaire et celles-ci pourraient privilégier des altitudes intermédiaires plutôt que des altitudes élevées ou basses. Le modèle polynomial du deuxième degré a été retenu dans le modèle côtier en raison d'une valeur plus faible du critère d'information d'Akaike (AIC), avec un $\Delta AIC > 10$ (Burnham et Anderson 2002). Pour le

modèle continental, nous n'avons pas pu évaluer de polynôme du deuxième degré, car le modèle incluant cet effet ne convergeait pas.

Il n'a pas été possible d'ajouter la date, l'âge ou le sexe à nos modèles, car cela aurait créé plusieurs interactions à trois facteurs difficiles à interpréter (Fieberg et al. 2021). L'âge et le sexe étaient équilibrés dans notre analyse et leur exclusion n'était pas susceptible d'entraîner de biais. Afin de limiter l'effet de la date dans les analyses, nous n'avons utilisé que les données collectées en juin, juillet et août, périodes durant lesquelles les conditions et l'utilisation de l'habitat estival par la chèvre de montagne sont relativement similaires (Rice 2008). Néanmoins, la température a varié considérablement tout au long de la période d'étude.

Pour évaluer le risque de confusion entre la date et la température, nous avons testé des régressions linéaires et quadratiques entre la température et la date julienne pour les deux écotypes (Annexe 5 de la ressource en ligne). Une faible relation quadratique a été observée entre la température et la date pour les deux écotypes, l'influence de la date expliquant moins de 14% de la variabilité de la température, et la température présentant une grande variation à chaque date (Annexe 5 de la ressource en ligne). Nous en concluons que le risque de confusion entre la température et la date est faible et que le fait de ne pas tenir compte de l'influence de la date ne devrait pas introduire de biais important dans l'estimation et l'interprétation de l'effet de la température sur la sélection de l'habitat.

Une fois les modèles RSF ajustés, nous avons normalisé les résultats en divisant la force relative de la sélection par la disponibilité relative du type d'habitat afin de tenir compte de la disponibilité des différentes catégories, et d'éviter ainsi de surestimer la sélection des catégories très courantes (Fieberg et al. 2021). Les hypothèses requises pour les régressions logistiques étaient remplies, la dépendance entre les observations a été prise en compte à l'aide du modèle mixte, la colinéarité entre les variables était faible [le facteur d'inflation de variance généralisé le plus élevé (Fox et Monette 1992) était de 2,79 après ajustement pour tenir compte des degrés de liberté], il n'y avait pas de valeurs aberrantes, et toutes les covariables étaient linéaires par rapport au logit de la variable de réponse « utilisée » par rapport à la variable de réponse « disponible ».

Analyse des schémas d'activité

Afin d'évaluer comment les schémas d'activité des chèvres de montagne variaient en fonction des changements des conditions environnementales, nous avons modélisé les mesures d'activité (0 : inactif, 1 : actif) à l'aide d'un modèle mixte additif généralisé (GAM) avec une erreur binomiale et un lien logit, en utilisant la fonction « bam » du package R « mgcv » (Wood 2011). Nous avons inclus l'identité individuelle, la population et l'année imbriquée dans la population en tant qu'interceptes aléatoires afin de tenir compte des mesures répétées sur les individus au sein d'une même population chaque année. Nous avons utilisé un total de 70 573 relevés d'activité provenant de 170 chèvres de montagne individuelles. Nous avons utilisé le jour julien, l'âge et le sexe de la chèvre comme covariables et évalué l'influence de la température du collier, de la vitesse du vent, des précipitations quotidiennes, de l'heure locale et de l'écotype sur les schémas d'activité des chèvres. Les colliers GPS ayant été portés par les chèvres de montagne pendant une durée pouvant aller jusqu'à 6 ans, la masse au moment de la capture ne constituait pas une mesure fiable de leur état tout au long de la période de suivi. Par conséquent, nous avons utilisé l'âge comme indicateur de la masse des animaux,

car on sait que la masse est corrélée à l'âge chez les chèvres de montagne (Festa-Bianchet et Côté 2008) et qu'elle influence la réponse à la température chez d'autres espèces (Aublet et al. 2009). Le sexe a également été pris en compte, car les mâles et les femelles présentent des profils d'activité différents chez plusieurs ongulés (Ruckstuhl et Neuhaus 2000, 2002 ; Li et Jiang 2008).

Afin d'examiner les interactions entre les conditions météorologiques et les caractéristiques individuelles des chèvres de montagne sur l'activité, nous avons inclus des interactions lissées à deux facteurs (**Tableau 2**) entre la température et la vitesse du vent, les précipitations, l'écotype, l'âge et le sexe. Nous avons également inclus une interaction lissée entre l'heure de la journée et le jour julien afin de tenir compte de la variation de la durée du jour tout au long de la saison. Nous avons utilisé une interaction à trois facteurs entre le jour julien, l'heure de la journée et l'écotype pour prendre en compte les différences de durée du jour entre les deux écotypes. **Enfin**, nous avons ajouté une interaction lissée à trois variables entre la température, l'heure de la journée et l'écotype afin d'évaluer l'effet de la température sur l'activité au cours des différentes périodes de la journée pour les chèvres des deux écotypes. L'heure de la journée a été modélisée sous forme de spline cyclique afin de tenir compte de la continuité temporelle des données. Nous avons sélectionné des valeurs de K pour chaque courbe lissée, en spécifiant le nombre de nœuds à ajuster sur la courbe lissée : nous avons commencé par la plus petite valeur de K et l'avons augmentée progressivement pour chaque variable jusqu'à ce que la valeur de chaque courbe lissée ne soit plus significative dans la fonction « gam.check » du package « mgev », comme décrit par (Wood 2017). Toutes les hypothèses du modèle ont été respectées.

Nous avons également étudié l'effet de la température sur le pourcentage quotidien de temps passé en activité en calculant ce pourcentage sur une période de 24 heures. Nous n'avons retenu que les jours pour lesquels nous disposions d'au moins 93 des 96 relevés d'activité possibles afin de garantir la précision des proportions de temps passé en activité. Nous avons utilisé un total de 11 447 relevés quotidiens moyens d'activité provenant de 73 chèvres de montagne individuelles. Nous avons ensuite utilisé les températures enregistrées par les colliers des chèvres de montagne pour calculer les températures moyennes et maximales pour chaque période de 24 heures. Nous avons utilisé à la fois les températures moyennes et maximales pour étudier respectivement l'effet des températures élevées prolongées sur les chèvres de montagne ainsi que celui des pics de température élevés de plus courte durée. Bien que les colliers GPS soient assez précis pour évaluer les températures locales (annexe 1 de la ressource en ligne), un rayonnement solaire intense peut augmenter les températures enregistrées par les colliers.

Ces relevés ne représentent pas la température de l'air réelle ressentie par la chèvre, mais ils indiquent que celle-ci est exposée à des températures plus élevées que lorsque le rayonnement solaire est plus faible. **Ainsi**, nous avons réalisé deux modèles GAMM, l'un pour la température moyenne et l'autre pour la température maximale, en utilisant la même structure de modèle à effets aléatoires que celle décrite pour l'analyse des schémas d'activité. Nous avons inclus une interaction lissée entre la température et les covariables suivantes : jour julien, écotype, âge et sexe de la chèvre. Nous présentons l'effet prédit de la variable d'intérêt sur les schémas d'activité (c'est-à-dire la température ou l'heure de la journée) en maintenant constantes les autres variables indépendantes incluses dans le modèle (c'est-à-dire l'âge, la

température, la date, la vitesse du vent et les précipitations), et ce en utilisant leur valeur médiane (Fig. 5, 6 et 7).

Tableau 2 : Estimations et intervalles de confiance (IC) à 95% pour les variables incluses dans les fonctions de sélection des ressources des écotypes de chèvres de montagne côtiers (île de Baranof et canal de Lynn, Alaska, États-Unis, 2005-2019) et continentaux (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011-2019) de la chèvre de montagne, pour la période diurne (9 h 00-18 h 00) durant l’été (1er juin-31 août)

Fixed effects	Estimate	Lower CI	Upper CI
Coastal			
Temperature	0.18	0.15	0.20
Elevation	1.14	1.12	1.15
Elevation ²	−0.66	−0.67	−0.65
Escape terrain	−0.67	−0.68	−0.65
Alpine meadow	0.75	0.73	0.77
Forest	0.38	0.34	0.42
Snow/ice	−0.58	−0.61	−0.54
Shade	−0.36	−0.38	−0.34
Temperature * elevation	0.13	0.12	0.15
Temperature * elevation ²	−0.01	−0.02	0.01
Temperature * alpine meadow	−0.29	−0.31	−0.27
Temperature * forest	−0.21	−0.25	−0.17
Temperature * snow/ice	0.14	0.11	0.17
Temperature * shade	−0.17	−0.19	−0.15
Random intercepts			Standard deviation
Individual			0.30
Year			0
Continental			
Temperature	−0.23	−0.27	−0.18
Elevation	0.32	0.30	0.35
Escape terrain	−1.56	−1.61	−1.51
Alpine meadow	−1.01	−1.07	−0.94
Forest	−0.22	−0.27	−0.17
Snow/ice	−0.73	−0.82	−0.63
Shade	0.34	0.28	0.39
Temperature * elevation	0.22	0.20	0.24
Temperature * alpine meadow	0.07	0.01	0.13
Temperature * forest	0.30	0.25	0.35
Temperature * snow/ice	0.25	0.15	0.35
Temperature * Shade	0.09	0.04	0.14
Random intercepts			Standard deviation
Individual			0.35
Year			0.20

Pour le modèle côtier, nous avons utilisé 64 080 positions provenant de 193 chèvres de montagne, et pour le modèle continental, nous avons utilisé 17 511 positions provenant de 22 chèvres de montagne. Le pseudo-*R*² a été calculé à l’aide de la fonction « summ » du package « jtools » (Long 2020)

RESULTATS

Tant pour les chèvres continentales que pour les chèvres côtières, le choix de l’habitat était influencé par la température en interaction avec l’altitude, l’ombrage topographique et les catégories d’habitat (Tableau 2). Afin d’illustrer visuellement et d’interpréter l’interaction entre la température et l’altitude, nous avons examiné la sélection relative pour deux catégories d’altitude de référence (haute et basse altitude, représentant respectivement les 85^{ème} et 15^{ème} centile d’altitude pour chaque site). Pour l’**écosystème côtier**, les altitudes élevées étaient toujours préférées aux altitudes basses, mais l’intensité de cette préférence augmentait avec la température (Fig. 2). Quant à l’**écosystème continental**, les individus manifestaient une préférence plus marquée pour les altitudes basses que pour les altitudes élevées lorsque les

températures étaient basses, tandis qu'à des températures élevées, les altitudes élevées étaient préférées aux altitudes basses (Tableau 2 ; Fig. 2). L'augmentation des températures a également modifié la sélection des catégories d'habitats (Tableau 2 ; Fig. 3).

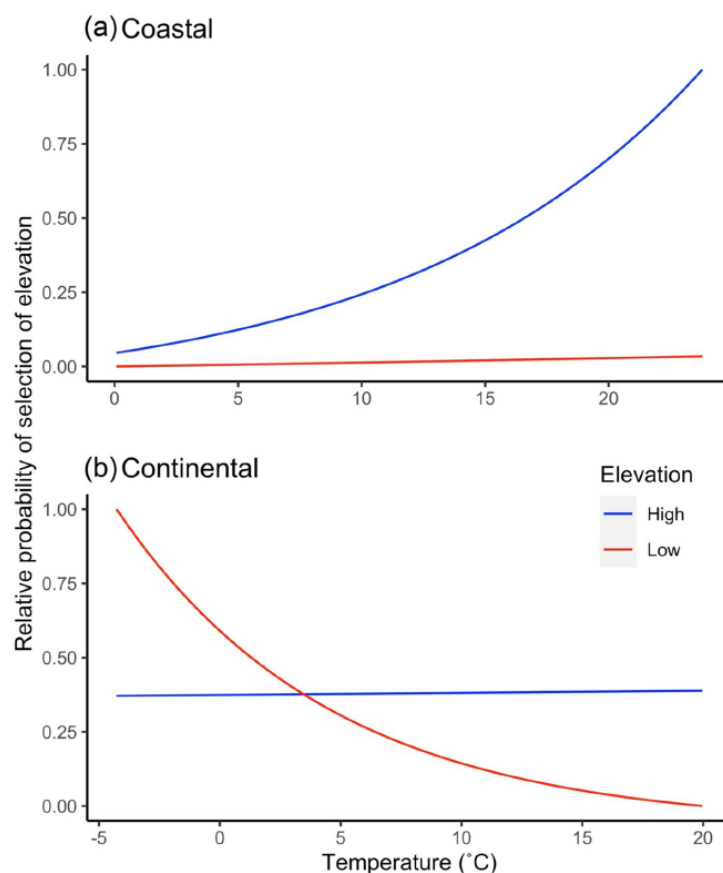


Fig. 2. Probabilité relative de sélection d'altitudes faibles (15e centile) et élevées (85e centile) par les chèvres de montagne en fonction de la température, pour les écotypes côtiers de l'île Baranof et du canal Lynn, en Alaska (États-Unis), 2005-2019) et b continental (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011-2019), pour la période diurne (9h00-18h00) pendant l'été (1^{er} juin-31 août). Les courbes représentent les prévisions pour l'habitat de prairie aride à la distance moyenne par rapport au terrain d'échappement (68 m pour l'écotype côtier et 131 m pour l'écotype continental), et dans les zones non ombragées

Pour l'**écotype côtier**, l'augmentation des températures a réduit l'intensité de la sélection en faveur des prairies alpines et accru celle en faveur des plaques de neige/glace, tandis que pour l'écotype continental, la sélection en faveur des zones boisées a augmenté et celle en faveur des prairies alpines a diminué avec l'augmentation des températures par rapport à la catégorie de référence, à savoir les prairies dénudées (Tableau 2 ; Fig. 3). **En général**, les chèvres des écotypes côtiers et continentaux ont montré une forte préférence pour les zones non ombragées à toutes les températures (Tableau 2 ; Fig. 4), mais la préférence pour les zones ombragées a augmenté avec la température chez l'écotype continental, les chèvres présentant une préférence relative relativement similaire pour les zones ombragées et non ombragées lorsque les températures dépassaient environ 18°C (Tableau 2 ; Fig. 4).

Les schémas d'activité étaient largement influencés par la température, l'heure de la journée et les écotypes (Tableau 3). Les chèvres de montagne des écotypes côtiers et continentaux présentaient un schéma d'activité quotidien différent à mesure que les températures augmentaient (Fig. 5). Pour l'écotype côtier, la proportion de temps que les chèvres passaient

en activité diminuait de manière quasi linéaire à mesure que les températures augmentaient, tandis que le profil d'activité des chèvres de l'écotype continental présentait une courbe en cloche avec l'augmentation des températures, avec un pic d'activité vers 15°C (Fig. 5). Ces profils d'activité étaient similaires à toutes les heures de la journée. Les intervalles de confiance à 4h et 20h sont larges et englobent l'hypothèse nulle d'un niveau d'activité constant, ce qui suggère que la réponse des chèvres de montagne à la température était la plus marquée à midi (Fig. 5).

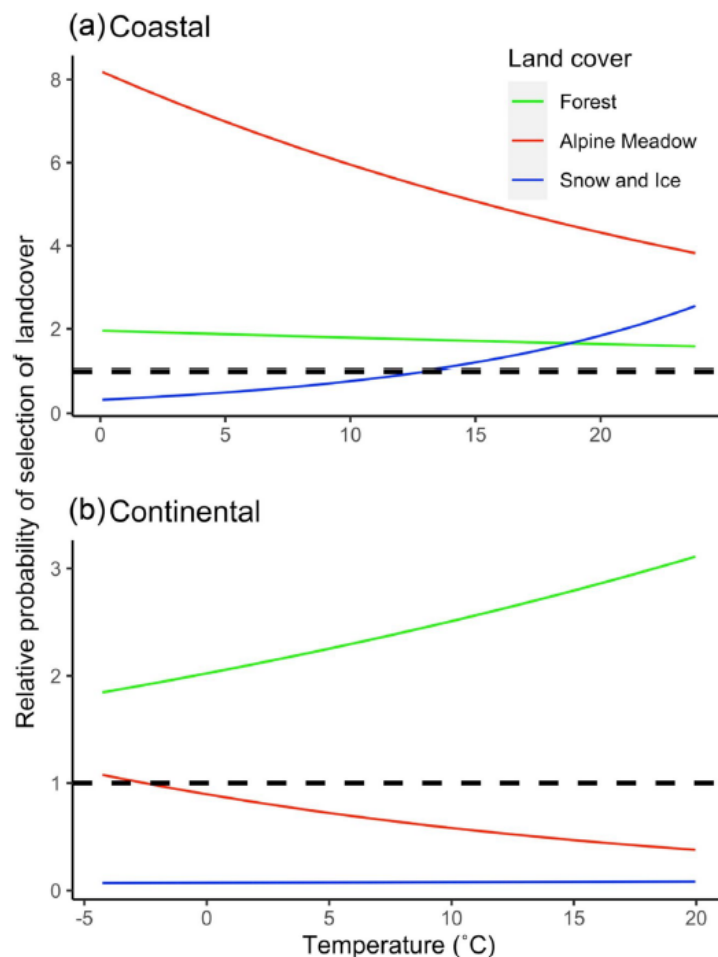


Fig. 3. Probabilité relative de sélection des types de végétation principale et de couverture par les chèvres de montagne en fonction de la température, pour les écotypes a) côtiers (île de Baranof et canal de Lynn, Alaska, États-Unis, 2005-2019) et b) continental (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011-2019), pour la période diurne (9h00-18h00) pendant l'été (1^{er} juin-31 août). Les lignes pointillées noires représentent la catégorie de référence (prairie aride) utilisée pour évaluer la probabilité relative de sélection des autres types de couverture végétale. Chaque ligne correspond à la distance moyenne par rapport au terrain d'échappement (68 m pour les zones côtières et continentales, et dans les zones non ombrées)

Les profils d'activité quotidiens différaient selon les écotypes (Fig. 6). Lors de la projection des résultats à une température (15°C), une date et des conditions météorologiques données (afin de tenir compte des interactions), deux pics d'activité ont été observés chez les chèvres côtières : l'un à l'aube (vers 4h) et l'autre au crépuscule (vers 20h), avec une activité plus faible en milieu de journée et la plus faible pendant la nuit (Fig. 6). Les chèvres continentales ne présentaient qu'un seul pic d'activité au crépuscule (vers 20h), tandis que leur activité était plus faible tout au long du reste de la journée et de la nuit (Fig. 6). Le vent, les précipitations, l'âge et le sexe, ainsi que leurs interactions avec la température, n'ont eu que des effets

mineurs sur les schémas d'activité des chèvres (Annexe 6 de la ressource en ligne). Les chèvres côtières ont montré une légère tendance à réduire leur activité lorsqu'elles étaient exposées à des températures et à un rayonnement élevé, tandis que les chèvres continentales ont affiché une tendance à une légère augmentation (Fig. 7, tableaux 4 et 5). Néanmoins, la proportion quotidienne de temps passé en activité en fonction de l'augmentation des températures moyennes et maximales quotidiennes présentait de larges intervalles de confiance pour les deux écotypes (Fig. 7), ce qui suggère que le temps passé en activité n'est pratiquement pas influencé par les températures quotidiennes.

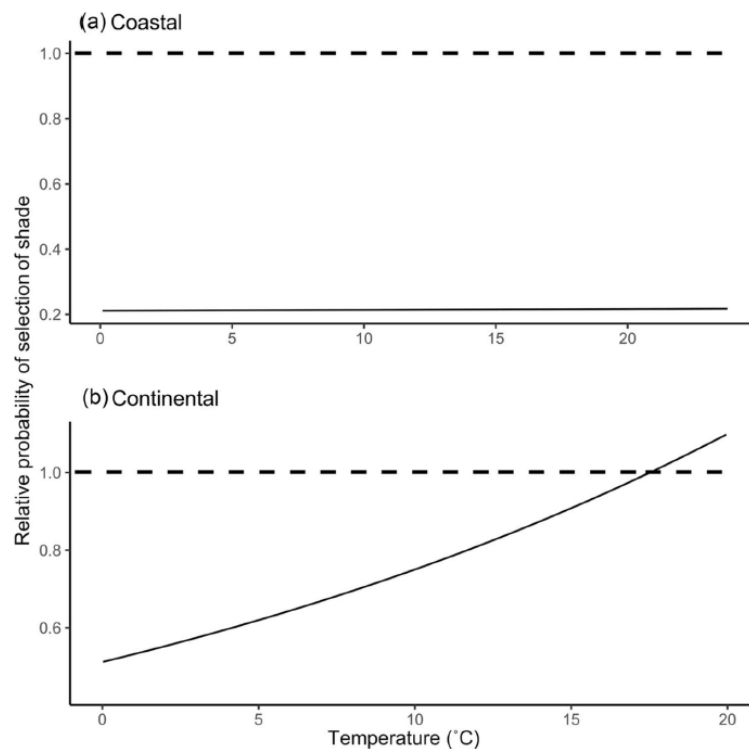


Fig. 4. Probabilité relative de sélection d'une zone d'ombre topographique par les chèvres de montagne en fonction de la température, pour les écotypes a) côtiers (île Baranof et canal Lynn, Alaska, États-Unis, 2005–2019) et b) continental (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011–2019), pour la période diurne (9h00–18h00) pendant l'été (1^{er} juin–31 août). Les lignes pointillées noires représentent la catégorie de référence (zones non ombragées) qui a été utilisée pour évaluer la probabilité relative de sélection des zones ombragées. Chaque courbe correspond à une prévision pour la prairie aride, à une distance moyenne du terrain d'échappement (68 m pour l'écotype côtier et 131 m pour l'écotype continental), et dans les zones non ombragées.

DISCUSSION

Nous avons observé que les chèvres de montagne **modifiaient** leur utilisation et leur sélection d'habitat, ainsi que leur niveau d'activité, à mesure que la température augmentait pendant l'été. **Premièrement**, les chèvres de montagne ont adapté leur sélection d'habitat en fonction de la température ambiante, en recourant davantage à **des refuges thermiques** potentiels, tels que les hauteurs, les plaques de neige ou de glace, les zones forestières et les zones ombragées, lorsque les températures augmentaient. **Deuxièmement**, nous avons observé que les chèvres **réduisaient leur activité**, en particulier à midi par rapport à l'aube et au crépuscule, lorsque les températures augmentaient. **Troisièmement**, les chèvres de montagne issues des deux écotypes présentaient des différences tant au niveau de la sélection

de l'habitat que de la réponse en termes d'activité, ce qui suggère que les chèvres de différents écotypes adoptent des stratégies différentes pour se protéger de la chaleur.

Tableau 3 : Estimations (erreurs-types) et degrés de liberté estimés (EDF) pour les variables décrivant les schémas d'activité des chèvres de montagne des écotypes continentaux (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011-2019) et côtiers (île Baranof et Lynn Canal, Alaska, États-Unis, 2005-2019) pendant l'été (du 1^{er} juin au 31 août). D'après 70 573 relevés d'activité provenant de 170 chèvres de montagne

Variables	Estimates	Statistics	P
Parametric terms	Estimate $\pm$ standard error	Z	
Intercept (F, coastal)	0.08 $\pm$ 0.12	0.67	0.51
Sex (M)	-0.32 $\pm$ 0.10	-3.29	0.001
Ecotype (continental)	-0.33 $\pm$ 0.22	-1.48	0.14
Smooth terms	EDF	χ^2	
Temperature	1.00	10.77	0.001
Wind	4.98	29.40	<0.001
Precipitation	5.69	77.61	<0.001
Time of day	5.17	19.51	<0.001
Julian day	4.45	28.49	<0.001
Age	6.43	29.05	<0.001
Temperature * wind	3.24	3.96	0.53
Temperature * precipitation	2.83	6.70	0.11
Temperature * sex (F)	2.86	8.49	0.08
Temperature * sex (M)	0.98	0.65	0.52
Temperature * age	5.20	27.64	<0.001
Temperature * ecotype (coastal)	0.0002	0	0.50
Temperature * ecotype (continental)	3.72	55.42	<0.001
Julian day * ecotype (coastal)	2.33	9.21	0.03
Julian day * ecotype (continental)	1.00	0.04	0.85
Time of day * ecotype (coastal)	4.54	12.84	<0.001
Time of day * ecotype (continental)	4.14	9.99	<0.001
Temperature * time of day * ecotype (coastal)	15.07	71.62	<0.001
Temperature * time of day * ecotype (continental)	18.88	83.35	<0.001
Julian day * time of day * ecotype (coastal)	28.58	1507.35	<0.001
Julian day * time of day * ecotype (continental)	21.65	136.78	<0.001
Random intercepts			
Goat ID	151.17	5515.18	<0.001
Study area	0.95	453.70	0.14
Year (Baranof island)	6.30	4337.31	<0.001
Year (Caw ridge)	2.53	57.55	0.05
Year (Jasper)	2.69	219.41	0.006
Year (Lynn canal)	6.13	274.07	0.13

Bien que nous ayons prévu que seules les chèvres côtières privilégieraient davantage les zones de haute altitude par rapport à celles de basse altitude lorsque les températures augmentaient, les deux écotypes ont affiché ce schéma de sélection. Le recours à des altitudes plus élevées lorsque les températures augmentent a également été observé chez d'autres ongulés alpins, tels que le mouflon (*Ovis gmelini* ; Bourgoïn et al. 2011) et le bouquetin des Alpes (Aublet et al. 2009 ; Herfindal et al. 2019), ainsi que dans une étude antérieure sur les chèvres de montagne en Alaska (Fox 1978). Si le recours à des altitudes plus élevées offre l'avantage de réduire la température ambiante, il peut également permettre d'obtenir un fourrage de meilleure qualité pendant certaines périodes de l'été, car le verdissement survient plus tardivement à haute altitude (Mysterud et al. 2001 ; John et al. 2023). Cependant, comme la saison de croissance est plus courte, les sols sont moins développés en haute altitude et la superficie disponible pour la croissance végétale est réduite au-delà d'une certaine altitude ; on peut donc s'attendre à une disponibilité globale du fourrage plus faible (Whittaker et Niering 1975 ; Cannone et al. 2007). Ainsi, à court terme, une utilisation accrue des hautes

altitudes peut constituer un moyen efficace de réduire le stress thermique en permettant aux chèvres de montagne d'éviter les zones où les températures sont les plus élevées. Comme l'ont toutefois suggéré White et al. (2018), un déplacement altitudinal de l'aire de répartition ne constitue pas une solution viable à long terme en raison de la diminution de la superficie totale utilisable disponible à mesure que l'altitude augmente. **À ce titre, on prévoit que l'aire de répartition estivale des populations de chèvres de montagne diminuera de 17 à 86% d'ici 2100 (White et al. 2018) dans le sud-est de l'Alaska.** De plus, certaines populations de chèvres de montagne, en particulier dans la partie sud de leur aire de répartition, occupent déjà les habitats les plus élevés disponibles dans les conditions actuelles (De Voe et al. 2015), ce qui limite leur capacité à s'adapter à la hausse des températures en déplaçant leur aire de répartition vers des altitudes plus élevées.

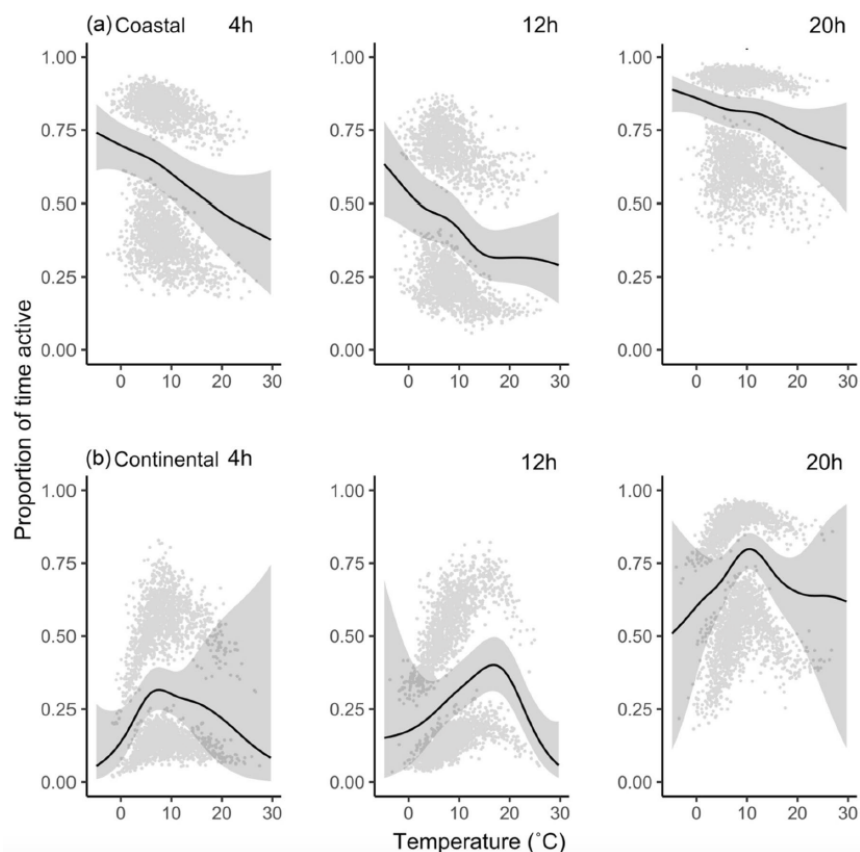


Fig. 5. Proportion de temps passé en activité en fonction de la température et de l'heure de la journée pour les écotypes **a)** côtiers (île Baranof et canal Lynn, Alaska, États-Unis, 2005-2019) et **b)** continentaux (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011-2019) de la chèvre de montagne, pendant l'été (du 1^{er} juin au 31 août). Les lignes noires représentent les prévisions en maintenant les autres variables indépendantes à leur valeur médiane (un bouc de montagne mâle âgé de 7 ans au 1^{er} juillet, avec une vitesse du vent de 5 m s⁻¹ et 1 mm de précipitations quotidiennes) dans notre jeu de données. Les zones ombrées en gris représentent les intervalles de confiance à 95% des prévisions, et les points gris clair les résidus partiels

Dans ces conditions restrictives, les chèvres de montagne devraient être confrontées à un stress thermique accru dès que les températures aux altitudes les plus élevées dépasseront leur seuil de tolérance à la chaleur. À notre connaissance, l'impact des variations de température sur l'utilisation de l'espace ou le niveau d'activité des chèvres de montagne n'a pas été évalué dans d'autres parties de l'aire de répartition de l'espèce. On sait toutefois que l'altitude occupée par les chèvres de montagne diminue de l'extrémité sud à l'extrémité nord de leur aire de répartition (Nowak et al. 2020). **Ainsi, comme les chèvres situées à la limite**

sud de l'aire de répartition occupent généralement des altitudes plus élevées (~4 000 m) et ont peu de possibilités de se déplacer vers des terrains plus élevés, elles devraient opter pour des stratégies similaires à celles des écotypes continentaux, c'est-à-dire privilégier les zones boisées et ombragées lorsque la température augmente. À l'inverse, comme les chèvres situées à la limite nord de l'aire de répartition occupent des altitudes plus basses (<2 000 m), elles sont susceptibles de suivre des schémas similaires à ceux des populations côtières, c'est-à-dire d'effectuer des migrations altitudinales et d'utiliser davantage les zones de neige et de glace.

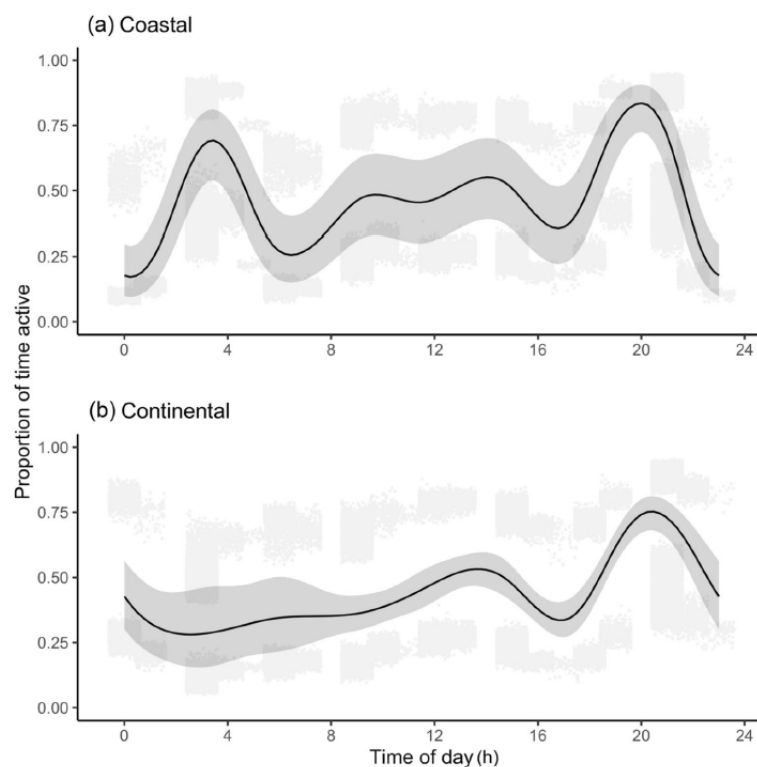


Fig. 6. Proportion de temps passé en activité en fonction de l'heure de la journée pour les écotypes a) côtiers (île Baranof et canal Lynn, Alaska, États-Unis, 2005–2019) et b) continentaux (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011–2019) de la chèvre de montagne, pendant l'été (du 1^{er} juin au 31 août). Les lignes noires représentent les prévisions obtenues en maintenant les autres variables indépendantes à leur valeur médiane (un bouquetin mâle âgé de 7 ans au 1^{er} juillet, à 15°C, avec une vitesse du vent de 5 m·s⁻¹ et 1 mm de précipitations quotidiennes) dans notre ensemble de données. Les zones ombrées en gris représentent les intervalles de confiance à 95% des prévisions, et les points gris clair les résidus partiels.

Nous avons étudié des chèvres de montagne appartenant à deux écotypes différents, qui ont présenté des schémas de sélection différents en matière de couverture végétale, quelle que soit la température. Ce résultat découle probablement des compositions différentes de la couverture végétale disponibles dans les aires de répartition respectives des écotypes côtiers et continentaux (Bjorneraas et al. 2012 ; Uzal et al. 2013). **En général**, les chèvres de montagne des deux écotypes ont privilégié les types de couverture végétale les plus disponibles au sein de leurs aires de répartition. Les chèvres côtières ont montré la préférence la plus marquée pour les prairies alpines à toutes les températures, une catégorie d'habitat représentant plus de 50% de la couverture végétale disponible (Annexe 4 des ressources en ligne). Les **chèvres continentales**, en revanche, ont montré une préférence plus marquée pour les prairies arides et les zones boisées, qui représentent respectivement 20% et 50% de la couverture végétale disponible (Annexe 4 des ressources en ligne). **Ainsi**, les différences

dans les caractéristiques de composition du paysage entre les écotypes ont probablement conduit les chèvres de montagne à adopter des stratégies de sélection d'habitat et des réponses différentes pour faire face au réchauffement des températures (Reiner et al. 2021). Les plaques de neige et de glace, par exemple, sont totalement absentes d'un site continental et ne représentent que 3% de la couverture terrestre disponible dans l'autre site continental, alors qu'elles représentent 22% de la couverture terrestre disponible pour les sites côtiers (Annexe 4 de la ressource en ligne). Cette rareté implique que les chèvres de montagne continentales seraient contraintes d'effectuer de longs déplacements, difficilement tenables, pour accéder à ce type d'habitat, ce qui exclut l'utilisation des plaques de neige et de glace comme stratégie fiable pour échapper à la chaleur. Nos analyses étaient toutefois relativement générales : elles ne portaient que sur les champs de neige pérennes et les glaciers, et ne tenaient pas compte des plaques de neige saisonnières et temporaires (Commission de coopération environnementale 2020). De futures analyses s'appuyant sur des données de télédétection collectées à des résolutions temporelles et spatiales plus fines pourraient apporter des éclaircissements supplémentaires sur la dynamique d'utilisation des plaques de neige et de glace (cf. Reinking et al. 2022), car des études à plus petite échelle ont montré que les chèvres de montagne continentales peuvent, dans certains cas, privilégier les plaques de neige et de glace comme refuges thermiques (Sarmiento et al. 2019).

Selon l'écotype, les températures plus élevées ont conduit les chèvres à recourir à différents types de refuges thermiques. **En effet, les deux écotypes ont privilégié les altitudes plus élevées par rapport aux altitudes plus basses, mais les chèvres côtières ont également privilégié les plaques de neige et de glace, tandis que les chèvres continentales ont privilégié les habitats forestiers et les zones ombragées.** Ainsi, selon l'écotype, les chèvres de montagne utilisent **différentes stratégies** pour échapper à la chaleur sur l'ensemble de leur aire de répartition, un résultat qui suggère que les impacts du changement climatique peuvent également varier géographiquement à travers leur aire de répartition. Nos résultats indiquent également que les refuges thermiques peuvent prendre plusieurs formes différentes et que la définition d'un **habitat clé** peut varier à travers l'aire de répartition des chèvres de montagne. Bien que ces deux stratégies de sélection d'habitat permettent de réduire le stress thermique, elles peuvent également limiter l'accès au fourrage par rapport aux habitats choisis à des températures plus basses (Whittaker et Niering 1975 ; Festa-Bianchet 1988). Les hautes altitudes sont généralement associées à une disponibilité globale plus faible en fourrage, et les plaques de neige ou de glace n'en offrent aucun. **Même si le fourrage est absent des plaques de neige ou de glace, les habitats bordant les champs de neige peuvent fournir un fourrage de meilleure qualité tout au long de l'été** (Fox 1991 ; Apple et al. 2022). À mesure que la neige recule, les plantes nouvellement émergentes peuvent fournir un fourrage de meilleure qualité que les plantes situées plus loin, qui se trouvent à des stades plus avancés de leur développement phénologique (Fox 1991 ; Apple et al. 2022). Les chèvres peuvent donc perdre des opportunités de pâturage lorsqu'elles se trouvent sur les plaques de neige ou de glace, mais elles peuvent compenser cette perte en exploitant le fourrage de meilleure qualité présent dans les habitats de prairie bordant ces plaques, qui fournissent des plantes nouvellement émergentes, à un stade phénologique précoce (Whittaker et Niering 1975 ; John et al. 2024). La superficie de l'habitat en bordure des champs de neige diminue rapidement à mesure que ceux-ci fondent et rétrécissent, ce qui limite en fin de compte l'accès à cet habitat de pâturage de haute qualité mais éphémère (Apple et al. 2022). Les zones boisées offrent probablement une meilleure qualité de fourrage que les prairies alpines pour

les ongulés alpins (Zweifel-Schielly et al. 2009), mais l'abondance des types de végétation sélectionnés par les chèvres de montagne peut y être moindre. Par exemple, des gains de masse corporelle plus lents ont été observés chez les mouflons d'Amérique utilisant des zones boisées de basse altitude plutôt que des prairies alpines (Festa-Bianchet 1988).

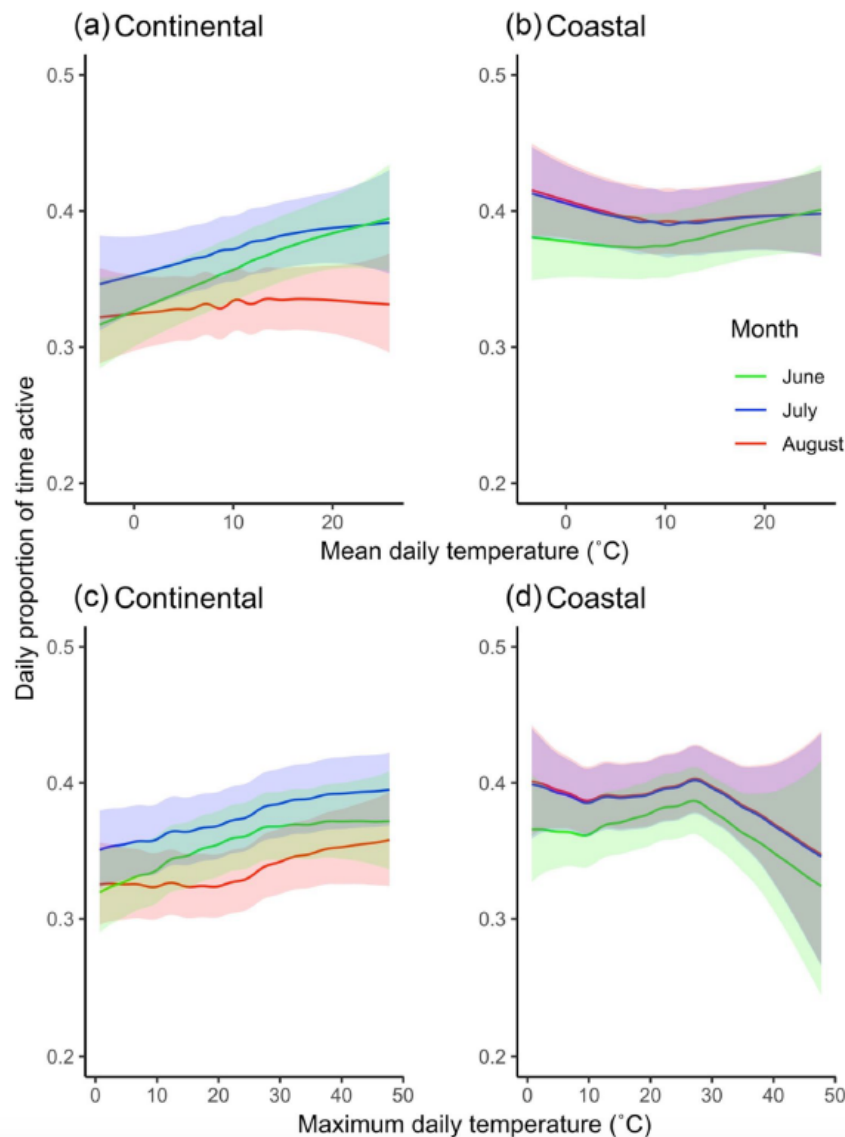


Fig. 7. Proportion du temps quotidien consacré à l'activité physique en fonction de la température quotidienne moyenne (a, b) et maximale (c, d) en été, pour les 15 juin, 15 juillet et 15 août, pour les écotypes de chèvres de montagne côtiers (b, d) (île Baranof et canal Lynn, Alaska, États-Unis, 2005-2019) et continentaux (a, c) (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011-2019). Les courbes représentent les prévisions pour un bouquetin mâle âgé de 6 ans, valeur médiane de cet ensemble de données. Les zones ombrées représentent les intervalles de confiance à 95% des prévisions

L'utilisation de la forêt peut également accroître le risque de prédation. Les habitats forestiers offrent une couverture visuelle, ce qui réduit la capacité des ongulés s'orientant par la vue, tels que les chèvres de montagne, à détecter les prédateurs, contrairement aux habitats alpins ouverts, et peut entraîner un risque de prédation plus élevé (Bednekoff et Blumstein 2009 ; Déry 2020). Festa-Bianchet et al. (1994) ont rapporté que la majorité des cas de prédation sur les chèvres de montagne se produisaient dans des habitats forestiers, car les principaux prédateurs de leur zone d'étude dans les Rocheuses étaient principalement des chasseurs à l'embuscade qui tiraient parti du couvert offert par les forêts. En raison de ce risque accru de

prédation, les chèvres de montagne passaient une plus grande partie de leur temps à rester vigilantes et moins de temps à se nourrir dans les habitats forestiers, par rapport à d'autres zones (Déry 2020). Un risque de prédation plus élevé augmente les niveaux de stress physiologique et peut réduire les taux de reproduction chez les chèvres de montagne (Dulude-de Broin et al. 2020), une relation qui apporte un éclairage supplémentaire sur les conséquences des déplacements, induits par la température, vers des habitats forestiers à risque.

Tableau 4 : Estimations (erreurs-types) et degrés de liberté estimés (EDF) pour les variables décrivant les schémas d'activité quotidienne des chèvres de montagne des écotypes continentaux (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011–2019) et côtiers (île Baranof et Lynn Canal, Alaska, États-Unis, 2005-2019) pendant la période estivale (du 1^{er} juin au 31 août), en fonction de la température quotidienne moyenne

Variables	Estimates	Statistics	P
Parametric terms	Estimate $\pm$ standard error	t	
Intercept (F, coastal)	-0.34 $\pm$ 0.05	-6.20	< 0.001
Age	-0.001 $\pm$ 0.005	-0.27	0.79
Sex (M)	-0.08 $\pm$ 0.04	-1.89	0.06
Ecotype (continental)	-0.06 $\pm$ 0.09	-0.67	0.50
Smooth terms	EDF	F	
Mean daily temperature	1.00	0.68	0.41
Julian day	15.61	52.25	< 0.001
Mean daily temperature * sex (F)	1.00	5.29	0.02
Mean daily temperature * sex (M)	1.15	0.56	0.44
Mean daily temperature * age	4.11	0.15	0.17
Mean daily temperature * ecotype (coastal)	1.06	0.57	0.44
Mean daily temperature * ecotype (continental)	2.02	3.83	0.01
Mean daily temperature * Julian Day	2.01	15.17	< 0.001
Random intercepts	EDF	F	
Goat ID	65.86	136.37	< 0.001
Study area	0.88	1990.42	0.07
Year (Baranof Island)	6.05	828.20	< 0.001
Year (Caw Ridge)	4.84	220.33	< 0.001
Year (Jasper)	6.00	274.91	< 0.001
Year (Lynn Canal)	4.83	194.62	0.003

Based on 11,447 days of monitoring from 73 mountain goats

L'exposition accrue à la prédation chez les chèvres continentales, résultant d'une utilisation plus importante des zones boisées, pourrait expliquer en partie les différences observées dans les schémas d'activité entre les deux écotypes. **Les populations côtières ont présenté les pics diurnes d'activité attendus à l'aube et au crépuscule, avec une faible activité pendant la nuit, un schéma observé chez la plupart des ongulés nordiques** (Bourgoin et al. 2011 ; Ensing et al. 2014 ; Borowik et al. 2020). **Les chèvres de montagne continentales, en revanche, n'ont présenté qu'un seul pic d'activité en soirée et une activité plus faible tout au long du reste de la journée et de la nuit.** Il a été démontré que la chasse et la prédation modifient les schémas d'activité diurnes chez d'autres espèces, forçant les proies à être actives à des moments où leurs prédateurs ne le sont pas (Espinosa et Salvador 2017 ; Gaynor et al. 2018). **Par conséquent,** la différence observée dans le schéma d'activité général entre les populations côtières et continentales pourrait être due à une pression de prédation plus élevée sur les chèvres continentales, résultant d'une utilisation accrue d'habitats forestiers à haut risque pendant les périodes de temps chaud. **Toutefois,** une analyse plus approfondie de la relation entre les schémas d'activité et la densité des prédateurs serait nécessaire pour répondre à cette question.

Tableau 5 : Estimations (erreurs-types) et degrés de liberté estimés (EDF) pour les variables décrivant les schémas d'activité quotidienne des chèvres de montagne des écotypes continentaux (Jasper et Caw Ridge, Alberta, Canada, 2011–2019) et côtiers (île Baranof et Lynn Canal, Alaska, États-Unis, 2005-2019) pendant la période estivale (du 1^{er} juin au 31 août), en fonction de la température quotidienne maximale

Variables	Estimates	Statistics	P
Parametric terms	Estimate ± standard error	t	
Intercept (F, coastal)	−0.34 ± 0.06	−6.16	< 0.001
Age	−0.002 ± 0.005	−0.35	0.73
Sex (M)	−0.08 ± 0.04	−1.84	0.07
Ecotype (continental)	−0.10 ± 0.09	−1.18	0.24
Smooth terms	EDF	F	
Maximum daily temperature	1.00	0.59	0.44
Julian day	15.78	53.02	< 0.001
Maximum daily temperature * sex (F)	1.00	17.03	< 0.001
Maximum daily temperature * sex (M)	0.0003	0.04	1
Maximum daily temperature * age	13.47	0.72	0.003
Maximum daily temperature * ecotype (coastal)	4.31	2.06	0.05
Maximum daily temperature * ecotype (continental)	1.00	1.23	0.27
Maximum daily temperature * Julian day	3.32	6.53	< 0.001
Random intercepts	EDF	F	
Goat ID	65.83	118.83	< 0.001
Study area	0.92	1101.09	0.07
Year (Baranof Island)	6.01	578.07	< 0.001
Year (Caw Ridge)	4.85	240.01	< 0.001
Year (Jasper)	5.96	255.50	< 0.001
Year (Lynn Canal)	4.85	204.70	< 0.001

Based on 11,447 days of monitoring from 73 mountain goats

Nos résultats suggèrent que les chèvres de montagne issues de différents écotypes utilisent différents **refuges thermiques** présumés pour éviter le stress thermique. Bien que nous ne puissions pas estimer l'efficacité de ces refuges thermiques présumés, d'autres études ont indiqué que la forêt (Bowyer & Kie 2009 ; Borowik et al. 2020), **l'ombre topographique** et les altitudes plus élevées (Frederick 2015) peuvent offrir des températures plus basses que les habitats ouverts et de basse altitude. D'autres études comparant les avantages offerts par ces différents refuges thermiques seraient nécessaires pour évaluer leur efficacité.

La **réponse globale** de l'activité à la température diffèrait également entre les deux écotypes. Nous avons émis l'hypothèse que les différences de taille corporelle entre les deux écotypes pourraient expliquer la variation des réponses à la température. Les boucs de montagne d'Alaska comptent parmi les plus lourds de toute l'aire de répartition et sont environ 25% plus lourds que ceux de nos sites continentaux situés en Alberta (Annexe 7 de la ressource en ligne). Les femelles d'Alaska sont également plus grandes que celles de l'Alberta, bien que les différences soient moins marquées que chez les mâles (Annexe 7 de la ressource en ligne). **Le rapport surface/volume plus élevé chez les chèvres continentales indique qu'elles devraient être plus tolérantes à la chaleur que les chèvres côtières, car leur masse corporelle plus faible permet une meilleure dissipation de la chaleur par unité de surface, ce qui suggère qu'elles pourraient être capables de tolérer une activité plus intense à des températures plus élevées** (Phillips et Heath 1995. Par exemple, il a été démontré que les différences morphologiques entre les populations d'une même espèce influencent les **réponses individuelles** à des conditions environnementales similaires, corroborant ainsi nos hypothèses (Aublet et al. 2009 ; Parker et Robbins 2018).

Cette hypothèse ne peut toutefois pas expliquer pourquoi les mâles et les femelles qui occupent les mêmes sites, tout en présentant des différences de masse bien plus importantes qu'entre les écotypes, affichent la même réponse générale à la température dans notre modèle (Annexe 6 de la ressource en ligne). **Ainsi, la masse à elle seule ne semble pas suffire à expliquer les différents schémas d'activité, et un processus plus complexe est probablement à l'œuvre.**

Les différences de phénologie de la mue, de sélection de l'habitat et d'autres facteurs peuvent également expliquer les différences de schémas d'activité, en plus des différences de masse. **Par exemple, on sait que les boucs muent plus tôt que les chèvres (Déry et al. 2019 ; Nowak et al. 2020), ce qui pourrait expliquer pourquoi, bien qu'ils soient plus lourds, les mâles ont généralement montré une réponse à la chaleur similaire à celle des femelles.** La perte plus précoce de leur pelage d'hiver pourrait leur permettre de maintenir leur niveau d'activité malgré la plus grande sensibilité à la chaleur suggérée par leur masse corporelle plus élevée. **De plus,** les chèvres de montagne continentales fréquentent davantage les zones boisées que les chèvres côtières. Cette fréquentation accrue des forêts permet aux chèvres de montagne de rester à l'ombre, ce qui peut réduire la température perçue par rapport à la même température dans des zones non ombragées. Le recours plus important aux zones boisées et ombragées de leur aire de répartition par les chèvres de montagne continentales, par rapport aux chèvres côtières, pourrait agir comme un tampon face à la hausse des températures et leur permettre de maintenir des niveaux d'activité stables dans une certaine fourchette de réchauffement. **Le seuil à partir duquel l'activité commence à diminuer chez les chèvres de montagne continentales (~15°C) reste supérieur d'environ 6°C à la température moyenne du mois de juillet sur nos sites d'étude, ce qui indique qu'elles disposent d'une certaine marge de manœuvre que les chèvres côtières n'ont pas démontrée.** Il a également été démontré que la forêt agit comme un tampon contre le changement climatique pour un autre ongulé alpin. **Reiner et al. (2021) ont montré que les chamois (*Rupicapra rupicapra*) vivant dans des zones boisées ne suivaient pas la même tendance de diminution de la masse corporelle liée au réchauffement observée chez d'autres populations de chamois.** La capacité de la forêt à agir comme un tampon contre le réchauffement pour les chèvres de montagne continentales pourrait avoir des implications importantes sur leur capacité à faire face au réchauffement futur.

Notre analyse de l'impact de la température sur l'activité quotidienne moyenne suggère que les chèvres de montagne peuvent **compenser** la baisse d'activité liée aux températures élevées de midi en augmentant leur activité aux moments plus frais de la journée, comme l'ont observé Thel et al. (2024) et Brivio et al. (2024). Cette compensation de l'activité peut avoir des conséquences écologiques, car on s'attend à ce que les changements d'activité soient directement liés au temps consacré à la recherche de nourriture et à l'apport nutritionnel (Hamel & Côté, 2009). **Néanmoins,** les chèvres de montagne côtières ont tendance à réduire leur activité quotidienne lorsque les températures maximales sont élevées, ce qui suggère qu'elles pourraient ne pas être en mesure de faire face à des variations de température plus importantes. Ce compromis potentiel semble peu probable chez les chèvres continentales, car celles-ci ont montré une tendance à une légère augmentation de leur activité quotidienne moyenne à mesure que les températures augmentaient.

D'autres facteurs environnementaux, tels que le vent, les précipitations ou le harcèlement par les insectes, peuvent également influencer les comportements et les schémas d'activité (Fox 1978 ; Hayes et Berger 2023). Bien que nous n'ayons pas pu évaluer le harcèlement par les insectes dans notre analyse basée sur la télédétection, nos mesures du vent et des précipitations n'ont eu aucun impact sur les schémas d'activité des chèvres de montagne et ne semblaient pas atténuer l'effet des températures élevées. Par rapport à la température, le vent et les précipitations sont plus difficiles à prédire à partir de modèles climatiques (Trubilowicz et al. 2016) et à estimer avec précision à un lieu et à un moment donné. En particulier, le vent peut varier considérablement sur une distance de quelques mètres seulement (Ngo et Letchford 2008).

Bien que nous ayons pu distinguer les journées venteuses des journées calmes grâce aux mesures de vent utilisées, nous n'avons pas pu identifier avec précision les conditions de vent réellement rencontrées par les chèvres de montagne. Comme le refroidissement éolien devrait réduire les températures ressenties, le vent pourrait tout de même avoir une influence sur l'activité ; toutefois, des modèles plus complexes tenant compte de la localisation dans le paysage et de la topographie seraient nécessaires pour détecter de tels effets.

La question de savoir si un écotype s'en sortira mieux qu'un autre face au changement climatique prévu n'est pas encore entièrement tranchée, mais nos résultats apportent des avancées importantes dans notre compréhension et indiquent que la variabilité des écotypes a plusieurs implications. Notre étude met en évidence les impacts potentiels du changement climatique et, plus spécifiquement, le rôle de la hausse des températures sur la sélection de l'habitat et les schémas d'activité des chèvres de montagne issues de populations situées aux extrémités opposées de leur aire de répartition, ainsi que la manière dont leur environnement local influence cette réponse. Bien que des études antérieures aient évalué les interactions entre les variables environnementales et les réponses au changement climatique chez les grands mammifères (Lowe et al. 2010 ; Reiner et al. 2021), notre étude permet de mieux comprendre les impacts potentiels du changement climatique sur une espèce à l'échelle de l'ensemble de son aire de répartition. De telles études sont essentielles pour approfondir notre compréhension et, éventuellement, prédire les effets à moyen et long terme du changement climatique sur des populations spécifiques. Les individus de certaines populations pourraient être capables d'adopter des stratégies leur permettant de s'adapter au changement climatique en cours, voire de prospérer dans ces nouvelles conditions, tandis que d'autres pourraient être exposés à une disparition locale. Des études telles que la nôtre peuvent également aider à identifier les habitats essentiels à la capacité d'une espèce à s'adapter au changement climatique, et montrer que les refuges thermiques peuvent être spécifiques à un contexte et varier au sein de l'aire de répartition d'une espèce. La comparaison des réponses comportementales à des facteurs de stress climatiques similaires sur l'ensemble de l'aire de répartition d'une espèce constitue une approche efficace pour comprendre comment le changement climatique peut affecter différemment les populations d'une même espèce.

References

- Allred BW, Fuhlendorf SD, Hovick TJ, Dwayne Elmore R, Engle DM, Joern A (2013) Conservation implications of native and introduced ungulates in a changing climate. *Glob Change Biol* 19:1875–1883. <https://doi.org/10.1111/gcb.12183>
- Apple ME, Ricketts MK, Martin AC, Moritz DJ (2022) Distance from retreating snowfields influences alpine plant functional traits at Glacier National Park, Montana. In: Schickhoff U, Singh RB, Mal S (eds) *Mountain landscapes in transition: effects of land use and climate change*. Springer, Cham, pp 331–348
- Aublet JF, Festa-Bianchet M, Bergero D, Bassano B (2009) Temperature constraints on foraging behaviour of male alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* 159:237–247. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4>
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bednekoff PA, Blumstein DT (2009) Peripheral obstructions influence marmot vigilance: integrating observational and experimental results. *Behav Ecol* 20:1111–1117. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp104>
- Bivand R, Rundel C (2020) rgeos: Interface to geometry engine — open source ('GEOS'). R package version 0.5–5. <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>. Accessed 14 Jun 2020
- Björneraas K, Herfindal I, Solberg EJ, Saether BE, van Moorter B, Rolandsen CM (2012) Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia* 168:231–243. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2072-3>
- Borowik T, Ratkiewicz M, Maślanko W, Duda N, Kowalczyk R (2020) Too hot to handle: summer space use shift in a cold-adapted ungulate at the edge of its range. *Landsc Ecol* 35:1341–1351. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01018-4>
- Bourgoin G, Garel M, Blanchard P, Dubray D, Maillard D, Gaillard JM (2011) Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis sp.*) activity to summer climatic conditions. *Can J Zool* 89:765–773. <https://doi.org/10.1139/z11-046>
- Bowyer RT, Kie JG (2009) Thermal landscapes and resource selection by black-tailed deer: implications for large herbivores. *Cal Fish Game* 95:128–139
- Brivio F, Apollonio M, Anderwald P, Filli F, Bassano B, Bertolucci C, Grignolio S (2024) Seeking temporal refugia to heat stress: increasing nocturnal activity despite predation risk. *Pro R Soc* 291:20231587. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1587>
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer, New York
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Model* 197:516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Cannone N, Sgorbati S, Guglielmin M (2007) Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation. *Front Ecol Environ* 5:360–364. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[360:UOCCO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[360:UOCCO]2.0.CO;2)
- Carswell Jr WJ (2013) The 3D elevation program: Summary for Alaska. *Geol surv fact sheet* 2013–3083. <https://pubs.usgs.gov/fs/2013/3083>. Accessed 21 May 2020
- Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333:1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Commission for Environmental Cooperation (2020) 2010 Land Cover of North America at 30 meters. North American Land Change Monitoring System. Canada Centre for Remote Sensing, U.S. Geological Survey, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional Forestal, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Ed. 2.0. Raster digital data [30-m]. <http://www.cec.org/north-american-environmental-atlas/land-cover-2010-landsat-30m/>. Accessed 15 Jul 2020
- Corripio JG (2019) insol: Solar radiation. R package version 1.2.1. <https://CRAN.R-project.org/package=insol>. Accessed 2 Jun 2020
- Côté SD, Hamel S (2018) Population dynamics and harvest potential of mountain goat herds in Alberta: a re-evaluation report to alberta environment & parks. Edmonton, Alberta
- stress-induced breeding suppression in a wild ungulate. *Funct Ecol* 34:1003–1014. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13514>
- Ensing EP, Ciuti S, de Wijs FA, Lentferink DH, Ten Hoedt A, Boyce MS, Hut RA (2014) GPS based daily activity patterns in European red deer and North American elk (*Cervus elaphus*): indication for a weak circadian clock in ungulates. *PLoS ONE* 9:e106997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106997>
- Espinosa S, Salvador J (2017) Hunters' landscape accessibility and daily activity of ungulates in Yasuni Biosphere Reserve, Ecuador. *Therya* 8:45–52. <https://doi.org/10.1293/therya-17-444>
- Festa-Bianchet M (1988) Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia* 75:580–586. <https://doi.org/10.1007/BF00776423>
- Festa-Bianchet M, Côté SD (2008) *Mountain goats: ecology, behavior, and conservation of an alpine ungulate*. Island Press, Washington
- Festa-Bianchet M, Urquhart M, Smith KG (1994) Mountain goat recruitment: kid production and survival to breeding age. *Can J Zool* 72:22–27. <https://doi.org/10.1139/z94-004>
- Fieberg J, Signer J, Smith B, Avgar T (2021) A 'How to' guide for interpreting parameters in habitat-selection analyses. *J Anim Ecol* 90:1027–1043. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13441>
- Fox JL (1991) Forage quality of *Carex macrochaeta* emerging from Alaskan alpine snowbanks through the summer. *Am Midl Nat* 126:287–293. <https://doi.org/10.2307/2426104>
- Fox J, Monette G (1992) Generalized collinearity diagnostics. *J Am Stat Assoc* 87:178–183. <https://doi.org/10.1080/01621459.1992.10475190>
- Fox JL (1978) Weather as a determinant factor in summer mountain goat activity and habitat use. Master thesis, Biology and wildlife department, University of Alaska, Fairbanks, Alaska, USA
- Frederick JH (2015). Alpine thermal dynamics and associated constraints on the behavior of mountain goats in Southeast Alaska. Master thesis, Biology and wildlife department, University of Alaska, Fairbanks, Alaska, USA
- Gaynor KM, Hohnowski CE, Carter NH, Brashares JS (2018) The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science* 360:1232–1235. <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>

- Côté SD, Festa-Bianchet M, Fournier F (1998) Life-history effects of chemical immobilization and radiocollars on mountain goats. *J Wildl Manage* 62:745–752. <https://doi.org/10.2307/3802351>
- Cunningham SJ, Gardner JL, Martin RO (2021) Opportunity costs and the response of birds and mammals to climate warming. *Front Ecol Environ* 19:300–307. <https://doi.org/10.1002/fee.2324>
- Déry F, Hamel S, Côté SD (2019) Getting ready for the winter: timing and determinants of molt in an alpine ungulate. *Ecol and Evol* 9:2920–2932. <https://doi.org/10.1002/ece3.4970>
- Déry F (2020) Déterminants intrinsèques et extrinsèques du comportement de vigilance et ses conséquences sur la valeur adaptative des femelles de la chèvre de montagne. Master thesis, Biology department, Université Laval, Québec, Québec, Canada
- DeVoe JD, Garrett RA, Rotella JJ, Challender SR, White PJ, O'Reilly M, Butler CJ (2015) Summer range occupancy modelling of non-native mountain goats in the greater Yellowstone area. *Ecosphere* 6:217. <https://doi.org/10.1890/es15-00273.1>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x>
- Du Plessis KL, Martin RO, Hockey PAR, Cunningham SJ, Ridley AR (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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02778.x>
- Dulude-de Broin F, Hamel S, Mastromonaco GF, Côté SD (2020) Predation risk and mountain goat reproduction: evidence for variation during migration in a temperate alpine ungulate. *Sci Rep* 14:15068. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-65948-8>
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71. <https://doi.org/10.2307/1937156>
- Korstjens AH, Lehmann J, Dunbar RIM (2010) Resting time as an ecological constraint on primate biogeography. *Anim Behav* 79:361–374. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.012>
- Li Z, Jiang Z (2008) Sexual segregation in Tibetan gazelle: a test of the activity budget hypothesis. *J Zool* 274:327–331. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00388.x>
- Long J (2020) jtools: Analysis and presentation of social scientific data. R package version 2.1.0. <https://cloud.r-project.org/web/packages/jtools/index.html>. Accessed 4 Jan 2021
- Lowe SJ, Patterson BR, Schaefer JA (2010) Lack of behavioral responses of moose (*Alces alces*) to high ambient temperatures near the southern periphery of their range. *Can J Zool* 88:1032–1041. <https://doi.org/10.1139/z10-071>
- MacDonald SO, Cook JA (2007) Mammals and amphibians of Southeast Alaska. Special publication 8, Museum of Southwestern biology, University of New Mexico, Albuquerque
- McLellan ML, McLellan BN (2015) Effect of season and high ambient temperature on activity levels and patterns of grizzly bears (*Ursus arctos*). *PLoS ONE* 10:e0117734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117734>
- Melin M, Matala J, Mehtatalo L, Tiilikainen R, Tikkanen OP, 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. <https://doi.org/10.1111/gcb.12405>
- Mesinger F, DiMego G, Kalnay E, Mitchell K, Shafran PC, Ebisuzaki W, Jović D, Woollen J, Rogers E, Berbery EH, Ek MB, Fan Y, Grumbine R, Higgins W, Li H, Lin Y, Manikin G, Parrish D, Shi W (2006) North American regional reanalysis. *B Am Meteorol Soc* 87:343–360. <https://doi.org/10.1175/bams-87-3-343>
- Minder JR, Mote PW, Lundquist JD (2010) Surface temperature lapse rates over complex terrain: lessons from the Cascade Mountains. *J Geophys Res* 115:D14122. <https://doi.org/10.1029/2009jd013493>
- Hamel S, Côté SD (2009) Foraging decisions in a capital breeder: trade-offs between mass gain and lactation. *Oecologia* 161:421–432. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1377-y>
- Hayes FP, Berger J (2023) Snow patch refugia benefits for species of periglacial zones—Evidence from a high-elevation obligate. *PNAS Nexus*. <https://doi.org/10.1093/pnasnexus/pgad339>
- Hebert DM, Turnbull WG (1977) A description of southern interior and coastal mountain goat ecotypes in British Columbia. In: Samuel W, MacGregor WG (eds) 1st international mountain goat symposium. Kalispell, Montana, USA, pp 126–146
- Herfindal I, Anderwald P, Filli F, Campell Andri S, Rempfler T (2019) Climate, competition and weather conditions drive vertical displacement and habitat use of an alpine ungulate in a highly topographic landscape. *Landsc Ecol* 34:2523–2539. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00902-y>
- Hijmans RJ, Etten JV (2012) raster: Geographic analysis and modelling with raster data. R package version 2.0-1. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>. Accessed 30 May 2020
- Huey RB, Tewksbury JJ (2009) Can behavior douse the fire of climate warming? *Proc Natl Acad Sci USA* 106:3647–3648. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900934106>
- John C, Kerby JT, Stephenson TR, Post E (2023) Fine-scale landscape phenology revealed through time-lapse imagery: implications for conservation and management of an endangered migratory herbivore. *Remote Sens Ecol Conserv* 9:628–640. <https://doi.org/10.1002/rse2.231>
- John C, Avgar T, Rittger K, Smith JA, Stephenson LW, Stephenson TR, Post E (2024) Pursuit and escape drive fine-scale movement Columbia. *Can Field-Nat* 117:565–576. <https://doi.org/10.22621/cfn.v117i4.825>
- Poole KG, Stuart-Smith K, Teske IE (2009) Wintering strategies by mountain goats in interior mountains. *Can J Zool* 87:273–283. <https://doi.org/10.1139/z09-009>
- QGIS Development Team (2021) QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project <https://www.qgis.org/>. Accessed 3 Apr 2021
- R Core Team (2020) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing <https://www.r-project.org/>. Accessed 6 Nov 2020
- Reiner R, Zedrosser A, Zeiler H, Hacklander K, Corlatti L (2021) Forests buffer the climate-induced decline of body mass in a mountain herbivore. *Glob Change Biol* 27:3741–3752. <https://doi.org/10.1111/gcb.15711>
- Reinking AK, Pedersen SH, Elder K, Boelman NT, Glass TW, Oates BA, Bergen S, Roberts S, Prugh LR, Brinkman TJ, Coughenour MB, Feltner JA, Barker KJ, Bentzen TW, Pedersen ÅØ, Schmidt NM, Liston G (2022) Collaborative wildlife–snow science: integrating wildlife and snow expertise to improve research and management. *Ecosphere* 13:e4094. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4094>
- Renecker LA, Hudson RJ (1986) Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Can J Zool* 64:322–327. <https://doi.org/10.1139/z86-052>
- Rice CG (2008) Seasonal altitudinal movements of mountain goats. *J Wildl Manage* 72:1706–1716. <https://doi.org/10.2193/2007-584>
- Richard JH, Côté SD (2016) Space use analyses suggest avoidance of a ski area by mountain goats. *J Wildl Manage* 80:387–395. <https://doi.org/10.1002/jwmg.1028>
- Richard JH, Wilmschurst J, Côté SD (2014) The effect of snow on space use of an alpine ungulate: recently fallen snow tells more than cumulative snow depth. *Can J Zool* 92:1067–1074. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0118>
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2000) Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137:361–377. <https://doi.org/10.1163/156853900502123>
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2002) Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biol Rev* 77:77–96. <https://doi.org/10.1017/S1464793101005814>

- Mysterud A, Langvatn R, Yoccoz NG, Stenseth NC (2001) 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. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00559.x>
- Ngo T, Letchford C (2008) A comparison of topographic effects on gust wind speed. *J Wind Eng Ind Aerodyn* 96:2273–2293. <https://doi.org/10.1016/j.jweia.2008.01.002>
- Nowak K, Berger J, Panikowski A, Reid DG, Jacob AL, Newman G, Young NE, Beckmann J, Richards SA (2020) Using community photography to investigate phenology: a case study of coat molt in the mountain goat (*Oreamnos americanus*) with missing data. *Ecol Evol* 10:13488–13499
- NRCAN (2013) Canadian digital elevation model. Edition 1.1, Natural Resources Canada. <https://open.canada.ca/data/en/dataset/768570f8-5761-498a-bd6a-315eb6cc023d>. Accessed 13 Nov 2020
- Parker K, Robbins C (2018) Thermoregulation in ungulates. In: Hudson RJ, White RG (eds) *Bioenergetics of wild herbivores*, 1st edn. CRC Press, Boca Raton, pp 161–182
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Syst* 37:637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Phillips PK, Heath JE (1995) Dependency of surface temperature regulation on body size in terrestrial mammals. *J Therm Biol* 20:281–289. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(94\)00061-M](https://doi.org/10.1016/0306-4565(94)00061-M)
- Poole KG, Heard DC (2003) Seasonal habitat use and movements of mountain goats, *Oreamnos americanus*, in east-central British environmental conditions. *J Therm Biol* 90:102581. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102581>
- Thompson DP, Crouse JA, Barboza PS, Spathelf MO, Herberg AM, Parker SD, Morris MA (2021) Behaviour influences thermoregulation of boreal moose during the warm season. *Conserv Physiol*. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa130>
- Trubilowicz JW, Shea JM, Jost G, Moore RD (2016) Suitability of North American Regional Reanalysis (NARR) output for hydrologic modelling and analysis in mountainous terrain. *Hydrol Process* 30:2332–2347. <https://doi.org/10.1002/hyp.10795>
- Uzal A, Walls S, Stillman RA, Diaz A (2013) Sika deer distribution and habitat selection: the influence of the availability and distribution of food, cover, and threats. *Eur J Wildl Res* 59:563–572. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0705-z>
- Van Beest FM, Van Moorter B, Milner JM (2012) Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Anim Behav* 84:723–735. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.032>
- White KS, Gregovich DP, Levi T (2018) Projecting the future of an alpine ungulate under climate change scenarios. *Glob Change Biol* 24:1136–1149. <https://doi.org/10.1111/gcb.13919>
- White KS, Watts DE, Beckmen KB (2021) Helicopter-based chemical immobilization of mountain goats in coastal Alaska. *Wildl Soc Bull* 45:670–681. <https://doi.org/10.1002/wsb.1229>
- White KS, Hood E, Wolken GJ, Peitzsch EH, Bühler Y, Wikstrom Jones K, Darimont CT (2024) Snow avalanches are a primary climate-linked driver of mountain ungulate populations. *Commun Biol* 7:423. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06073-0>
- White KS, Gregovich D (2018) Mountain goat resource selection in the Haines-Skagway area: implications for helicopter skiing
- Sarmiento W, Biel M, Berger J (2019) Seeking snow and breathing hard—behavioral tactics in high elevation mammals to combat warming temperatures. *PLoS ONE* 14:e0225456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225456>
- Sikes RS (2016) 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *J Mamm* 97:663–688. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>
- Stevens V, Houston DB (1989) Reliability of age determination of mountain goats. *Wildl Soc Bull* 17:72–74
- Taylor S, Brunt K (2007) Winter habitat use by mountain goats in the Kingcome River drainage of coastal British Columbia. *J Ecosyst Manage* 8:32–49. <https://doi.org/10.22230/jem.2007v8n1a361>
- Taylor S, Wall W, Kulis Y (2006) Habitat selection by mountain goats in south coastal British Columbia. In: Wishart B, Pybus M (eds) *Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, vol 15. Kananaskis, Alberta, pp 141–157
- Thel L, Garel M, Marchand P, Bourgoin G, Loison A (2024) Too hot or too disturbed? Temperatures more than hikers affect circadian activity of females in northern chamois. *Anim Behav* 210:347–367. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2024.01.010>
- Thieurmel B, Elmarhraoui A (2019) suncalc: Compute Sun position, sunlight phases, Moon position and Lunar phase. R package version 0.5.0. <https://CRAN.R-project.org/package=suncalc>, <https://CRAN.R-project.org/package=suncalc>. Accessed 21 Feb 2020
- Thompson DP, Crouse JA, Jaques S, Barboza PS (2020) Redefining physiological responses of moose (*Alces alces*) to warm management. Wildlife research report, Alaska Department of Fish and Game, Juneau, AK, USA
- White, KS, Gregovich DP, Pendleton GW, Barten NL, Crupi A, Scott R, Larsen DL (2012) Modeling resource selection of mountain goats in southeastern Alaska: applications for population management and highway development planning. In: Wilson S, Gordon S, Wood M (eds) *Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, vol. 18, Kamloops, British Columbia, pp 32–42
- Whittaker RH, Niering WA (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology* 56:771–790. <https://doi.org/10.2307/1936291>
- Wood SN (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J R Stat Soc* 73:3–36. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x>
- Wood SN (2017) *Generalized additive models: an introduction with R*, 2nd edn. CRC Press, New York
- Zweifel-Schielly B, Kreuzer M, Ewald KC, Suter W (2009) Habitat selection by an alpine ungulate: the significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography* 32:103–113. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05178.x>

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.