

Les compromis liés au cycle de vie et la variabilité environnementale influencent la démographie reproductive d'un ongulé de montagne

Received: 7 April 2025 | Accepted: 20 August 2025
DOI: 10.1111/1365-2656.70137

RESEARCH ARTICLE

 Journal of Animal Ecology

Life-history trade-offs and environmental variability shape reproductive demography in a mountain ungulate

Kevin S. White^{1,2,3}  | Taal Levi⁴ | Eran Hood² | Chris T. Darimont¹

Résumé

1. Les écosystèmes alpins évoluent rapidement, ce qui a des répercussions sur la démographie des organismes alpins. Dans le cadre de cette étude, nous avons porté notre attention sur une espèce sentinelle des milieux montagneux – la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*) – afin d'examiner des hypothèses concernant les facteurs intrinsèques et extrinsèques influant sur la démographie reproductive, à l'aide de données à long terme recueillies auprès d'animaux marqués individuellement, sur une vaste étendue spatio-temporelle ($n = 180$ femelles, 3 zones d'étude, 17 ans) sur la côte de l'Alaska.

2. Nos analyses ont mis en évidence l'importance des **compromis** liés au cycle de vie et de la variabilité environnementale sur les performances reproductives. Le **coût de la reproduction**, défini comme l'impact de la reproduction de l'année précédente sur la probabilité de mise bas l'année en cours, était élevé, en particulier chez les jeunes femelles, pour la plupart primipares (réduction de 13% à 32%), et chez les individus âgés en phase de sénescence (réduction de 27% à 43%) ; la mise-bas des individus en âge de procréer n'était quant à elle que relativement peu affectée (réduction de 2%).

3. **L'accumulation de neige en hiver**, qui modifie la dépense énergétique et la disponibilité de la nourriture, a eu de **forts effets négatifs** sur la reproduction (réduction de 20% à 35%, selon l'âge). La relation entre la température pendant la saison de croissance de l'été précédent et la reproduction était également négative, bien que plus faible et plus variable (réduction de 10% à 15%). La modélisation démographique a indiqué que la neige exerçait des effets plus marqués sur la croissance de la population que la température estivale, en partie en raison d'une plus grande variabilité de la neige par rapport à la température d'une année à l'autre.

4. Nos analyses ont en outre révélé que les performances reproductives n'affectaient pas la survie ultérieure des mères ou de leur progéniture, ce qui suggère que les chèvres de montagne adoptent une « stratégie reproductive prudente et sensible au risque, qui privilégie la survie plutôt que la reproduction ».

5. Dans l'ensemble, ces résultats comblent une lacune importante dans les connaissances en apportant un éclairage nouveau sur l'interaction entre les compromis liés au cycle de vie et les variations environnementales, ainsi que sur la manière dont ceux-ci façonnent la démographie reproductive des espèces sauvages sensibles au climat.

Mots clés : climat, cycle de vie, chèvre de montagne, *Oreamnos americanus*, écologie des populations, reproduction

INTRODUCTION

La **reproduction** et la **survie** constituent les principaux facteurs déterminants de la dynamique des populations (Gaillard et al., 2000). Alors que la survie exerce généralement une influence plus forte sur la croissance des populations, la reproduction est souvent plus **variable** (Gaillard et al., 2000) et peut, dans certains contextes, l'emporter sur les contributions liées à la survie (Dulude-de Broin et al., 2020). Ces composantes démographiques de la valeur sélective peuvent être influencées par divers facteurs, notamment les maladies, la prédation, la malnutrition et les impacts anthropiques (Collins & Kays, 2011 ; Hill et al., 2019). Les effets liés au climat s'exercent généralement par le biais de voies écologiques liées à la nutrition et à l'énergie (LaSharr, Dwinnell, et al., 2023 ; Stephenson et al., 2020), bien que des processus physiques directs, tels que les avalanches de neige, puissent également avoir des impacts démographiques marqués (White, Hood, et al., 2024). Les conditions météorologiques estivales jouent également un rôle important et peuvent, par exemple, influencer la qualité et la disponibilité du fourrage (Bo & Hjeljord, 1991 ; John et al., 2023 ; Lenart et al., 2002), le stress thermique (Mason et al., 2017 ; Thompson et al., 2020) et le harcèlement par les insectes (Hayes & Berger, 2023). Ces processus peuvent à leur tour influencer négativement l'accumulation des réserves énergétiques endogènes nécessaires à la survie pendant l'hiver (Parker et al., 2009), la neige hivernale jouant un rôle majeur en affectant l'apport nutritionnel par l'enfouissement des fourrages et en augmentant les coûts énergétiques liés à la locomotion (Dailey & Hobbs, 1989 ; White et al., 2009). **Ainsi, par le biais de ces mécanismes, on s'attend à ce que la variation des conditions météorologiques saisonnières exerce des effets marqués sur l'état nutritionnel, la reproduction et, en fin de compte, les performances des populations.**

Dans les écosystèmes de montagne et de hautes latitudes, la météo et le climat peuvent jouer un rôle central dans la démographie (Berger et al., 2018 ; Desforges et al., 2021 ; Harris et al., 2024 ; White et al., 2011). Les organismes vivant dans des environnements extrêmes sont particulièrement sensibles aux changements des conditions environnementales (Berger, 2018 ; Hardie & Hutchings, 2010). Le climat évolue plus rapidement dans les régions de montagne que dans les plaines environnantes (Pepin et al., 2022), ce qui pose des défis urgents en matière de conservation (Lynas et al., 2021 ; Schmeller et al., 2022). **Par conséquent**, il est nécessaire d'approfondir nos connaissances pour comprendre les impacts potentiels sur ces environnements sensibles. Dans les écosystèmes alpins, une diversité d'espèces adaptées au froid a développé des traits leur permettant d'occuper des niches biophysiques étroites, ce qui les rend particulièrement sensibles aux conditions s'écartant des normes d'adaptation (Rahbek et al., 2019 ; Scridel et al., 2018 ; White, Cadsand et al., 2024). La manière dont les variations météorologiques et climatiques modifient les processus démographiques a des implications importantes pour la persistance et la viabilité des espèces spécialisées des milieux alpins, dont beaucoup font déjà l'objet de préoccupations en matière de conservation (Fisher et al., 2022 ; Jackson et al., 2015 ; Ray et al., 2013 ; White et al., 2018).

Les ongulés de montagne sont confrontés à des conditions environnementales souvent rigoureuses et qui évoluent désormais rapidement, ce qui soulève des questions quant à leur viabilité face à de tels défis physiques. L'étude de la théorie du cycle de vie et des compromis

peut apporter des éclairages importants. La théorie du cycle de vie fournit un cadre permettant d'examiner comment les individus équilibrent leur développement physiologique, leur reproduction et leur survie afin d'optimiser leur aptitude adaptative (Hutchings, 2021 ; Stearns, 1998). Les stratégies de cycle de vie caractérisent la manière dont ces composantes s'expriment sous l'effet des contraintes imposées par les limitations physiques et les compromis liés à l'allocation des ressources nutritionnelles (Stearns, 1989). Le coût de la reproduction est un élément central de la théorie du cycle de vie et concerne la manière dont un individu alloue ses ressources à la reproduction actuelle par rapport à la garantie de sa survie (Williams, 1966). Les espèces à longue durée de vie et itéropares adoptent souvent une stratégie conservatrice qui privilégie la survie et la possibilité de reproduction future qui y est associée, plutôt que l'investissement dans la reproduction actuelle (Festa-Bianchet & Côté, 2008 ; Gaillard et al., 2000 ; Hamel, Côté & Festa-Bianchet, 2010).

Une telle **stratégie conservatrice** devrait s'avérer particulièrement bénéfique dans des environnements saisonniers caractérisés par une stochasticité environnementale importante. **Plus précisément**, l'allocation des réserves protéiques et énergétiques devrait être « sensible au risque » (Bârdsen et al., 2008 ; LaSharr, Jakopak, et al., 2023 ; Monteith et al., 2013) et varier en fonction de l'état nutritionnel de l'individu, par rapport à des seuils saisonniers (Renecker & Samuel, 1991 ; Stephenson et al., 2020). **Au niveau individuel**, l'allocation des ressources peut être ajustée en fonction des conditions environnementales. Par exemple, dans des conditions environnementales difficiles ou imprévisibles, un individu en mauvaise condition physique peut limiter l'allocation de ses réserves de graisses et de protéines à la reproduction et, à la place, conserver ces réserves pour assurer sa survie, ce qui entraîne des pauses reproductives, une taille de portée réduite ou une diminution générale de l'investissement dans la progéniture (Bârdsen et al., 2014 ; Bârdsen et al., 2008 ; Boertje et al., 2019 ; Monteith et al., 2014 ; Parker et al., 2009). La capacité des individus à ajuster l'allocation de leurs réserves nutritionnelles endogènes constitue un mécanisme important pour faire face aux conditions environnementales extrêmes et s'en protéger, augmentant ainsi la survie et les chances de reproduction future en fonction des risques associés à l'investissement reproductif actuel (Bârdsen et al., 2008 ; LaSharr, Jakopak, et al., 2023 ; Smiley et al., 2022). **Ainsi**, la plasticité des traits du cycle de vie permet aux animaux de s'adapter à la variabilité des conditions environnementales de manière à optimiser leur valeur sélective (Hutchings, 2021).

Les chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*) sont les sentinelles du changement dans les écosystèmes alpins et, en raison de leurs adaptations spécialisées à la vie dans les environnements alpins froids, elles sont particulièrement sensibles aux variations météorologiques et climatiques (Figure 1 ; White, Cadsand et al., 2024). L'aire de répartition de l'espèce s'étend sur un large éventail climatique, depuis les Montagnes de la Côte, tempérées et humides, vers l'est jusqu'aux Montagnes Rocheuses, plus froides et plus sèches, un cline biogéographique qui a donné naissance à des écotypes « côtiers » et « intérieurs » distincts sur le plan comportemental (Herbert & Turnbull, 1977 ; Michaud et al., 2024). Une grande partie de nos connaissances sur l'écologie reproductive de l'espèce provient d'études détaillées de l'écotype de l'intérieur (Festa-Bianchet et al., 2019 ; Festa-Bianchet & Côté, 2008). Une étude antérieure menée sur la côte de l'Alaska a mis en évidence les effets tant des chutes de neige hivernales que des températures estivales sur la survie (White et al., 2011),

mais la manière dont ces facteurs influencent la reproduction dans les systèmes côtiers n'est pas bien comprise.

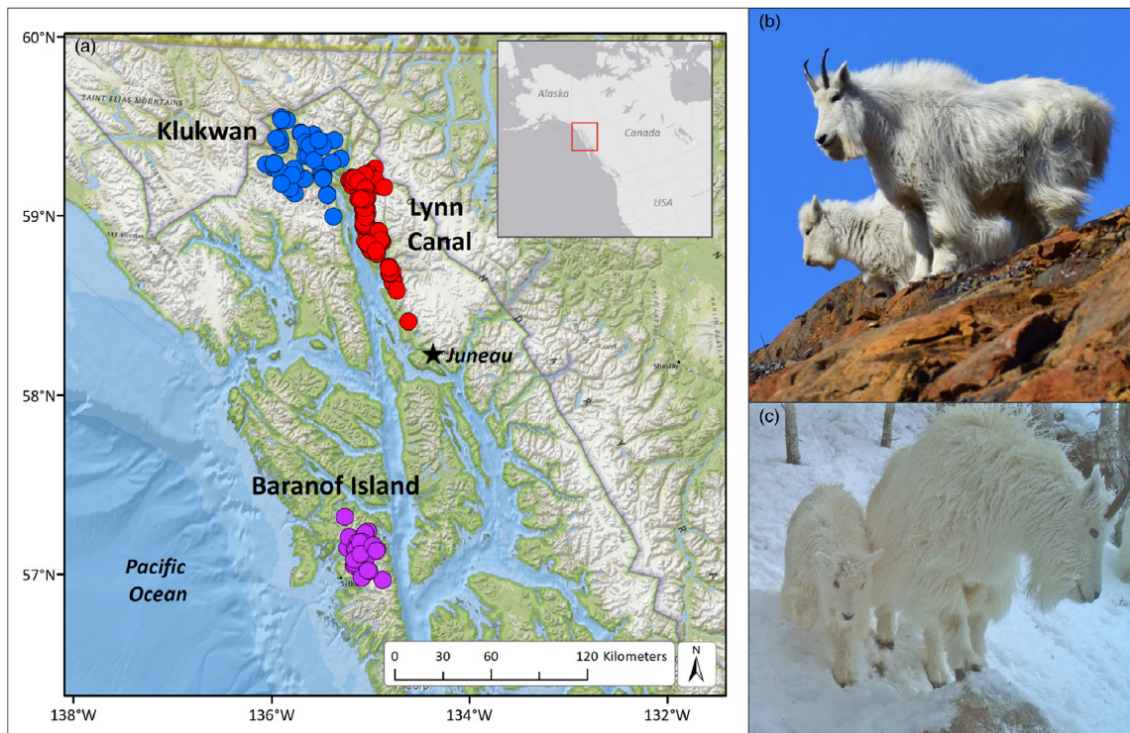


FIG. 1. Système d'étude. (a) Carte indiquant les lieux où des chèvres de montagne femelles équipées d'émetteurs radio et leurs petits ont été étudiés entre 2005 et 2021 dans trois zones d'étude situées sur la côte de l'Alaska. (b) Chèvre de montagne femelle (*Oreamnos americanus*) et son petit au début du printemps, dans un environnement déneigé à la suite d'un hiver clément. (c) Chèvre de montagne femelle et son petit dans un habitat forestier hivernal au milieu de l'hiver, dans les montagnes Takshanuk, en Alaska.

L'examen de l'influence des conditions météorologiques sur la reproduction revêt une importance pratique considérable, compte tenu de la sensibilité de l'espèce au climat (Harris et al., 2024 ; White et al., 2011, 2018) et aux impacts des perturbations humaines, notamment la pêche (Côté et al., 2013 ; Hamel et al., 2006 ; Rice & Gay, 2010). Par exemple, des modèles détaillés décrivant les caractéristiques reproductives peuvent être intégrés à des modèles de population existants (White et al., 2018 ; White, Levi, et al., 2021) afin de prédire les résultats des stratégies de conservation proposées.

Ici, nous utilisons des données longitudinales à long terme (17 ans) recueillies auprès de chèvres de montagne marquées individuellement ($n = 180$ femelles) dans trois zones d'étude côtières de l'Alaska afin d'examiner des hypothèses sur la manière dont la **reproduction** est influencée par les **compromis** liés au cycle de vie et les conditions environnementales. **Premièrement**, étant donné que les coûts énergétiques de la gestation et de l'élevage des petits peuvent être considérables (Parker et al., 2009 ; Stephenson et al., 2020 ; Testa & Adams, 1998), nous avons émis **l'hypothèse** que les individus auraient une probabilité plus élevée de mettre bas s'ils ne l'avaient pas fait l'année précédente (Festa-Bianchet et al., 2019 ; Hamel, Côté & Festa-Bianchet, 2010). Nous nous attendions en outre à ce que les performances reproductives diffèrent selon les stades de vie, qui varient en fonction de la maturité physiologique et du vieillissement (Festa-Bianchet et al., 2019 ; Lemaître & Gaillard, 2017 ; Weladji et al., 2010), de sorte que les animaux en âge de procréer présenteraient des coûts de reproduction inférieurs à ceux des mères plus jeunes ou plus âgées. Nous avons

également prédit que la survie des mères et de leurs petits dépendants serait affectée de manière similaire par l'investissement reproductif antérieur, mais que ces effets seraient plus faibles, voire absents, compte tenu de la priorité attendue accordée à la survie future (et aux opportunités reproductives) par rapport à la reproduction actuelle (stratégie de cycle de vie conservatrice ; Festa-Bianchet et al., 2019). **De plus**, nous avons prédit que les performances reproductives seraient réduites à la suite de périodes de stress environnemental (c'est-à-dire des étés chauds et des hivers enneigés), à l'instar des effets précédemment documentés sur la survie des chèvres de montagne adultes dans ce système et dans des systèmes comparables (Harris et al., 2024 ; White et al., 2011) ainsi que dans des études sur les ongulés de montagne menées dans d'autres régions (Cosgrove et al., 2021 ; Rattenbury et al., 2018 ; Van De Kerk et al., 2020).

Par extension, nous nous attendions à ce que les variations des compromis entre les différents aspects du cycle de vie et de la reproduction spécifique à l'âge soient également modulées par les variations des conditions environnementales (Lemaître & Gaillard, 2017 ; Parker et al., 2009 ; Stephenson et al., 2020).

2. METHODES

2.1. Système d'étude

Les chèvres de montagne ont fait l'objet d'une étude menée dans trois zones couvrant une vaste aire géographique de la côte de l'Alaska (5 537 km) entre 2005 et 2021 (Figure 1a). Cette zone se situe dans la région biogéographique des Montagnes côtières (Gallant et al., 1995) et se caractérise par un climat maritime tempéré et un enneigement important (McClung & Schaerer, 2006). La région est dominée par une forêt pluviale tempérée côtière composée principalement de forêts d'épicéas de Sitka et de pruches de l'Ouest (*Picea sitchensis-Tsuga heterophylla*) aux altitudes les plus basses (en dessous de 450 à 750 m). À des altitudes plus élevées, les habitats subalpins et alpins, dominés par la forêt de krummholz, les prairies herbacées à croissance basse et les landes éricacées, sont très répandus et persistent jusqu'à environ 1 400 m d'altitude. Le relief géologique est complexe et fortement influencé par des processus d'accrétion et de soulèvement. Cette configuration donne lieu à un paysage très fragmenté, dominé par une topographie escarpée et accidentée, morcelée par des glaciers, des champs de glace, des réseaux fluviaux à fort débit et des eaux marines (Stowell, 2006). Le recul des glaciers a profondément modifié la région, laissant place à une topographie escarpée et en pente. Les couloirs d'avalanches s'étendent du niveau de la mer jusqu'à 2 000 m d'altitude et constituent une source importante de perturbation du paysage et d'hétérogénéité des habitats.

Les chèvres de montagne sont largement répandues dans cette région et présentent des densités faibles à modérées (0,6-1,2/km²), ce qui est caractéristique des zones côtières septentrionales habitées par l'espèce (Jessen et al., 2022 ; White et al., 2016). Les populations présentent un degré élevé de différenciation génétique à l'échelle locale, avec des mouvements limités entre des complexes montagneux géographiquement distincts (Shafer et al., 2011, 2012 ; White, Levi, et al., 2021). Les chèvres de montagne sont des espèces spécialisées en matière d'habitat : elles choisissent des terrains escarpés et accidentés à proximité immédiate de falaises et présentent une variation saisonnière dans leur répartition altitudinale (Shafer et al., 2012 ; White et al., 2012 ; White & Gregovich, 2017). **Les**

populations étudiées étaient **partiellement migratrices**, certains individus, selon la zone d'étude, résidant dans des habitats alpins et subalpins tout au long de l'année (Shakeri et al., 2021 ; White & Gregovich, 2018). **Cependant**, la plupart des individus effectuent des migrations saisonnières sur de courtes distances (5 à 10 km), impliquant des déplacements annuels entre des habitats estivaux alpins de haute altitude et des zones d'hivernage boisées de basse altitude (Shaker et al., 2021 ; White et al., 2012 ; White & Gregovich, 2018). Les migrations vers les basses altitudes coïncident généralement avec les premières chutes de neige importantes en haute altitude (c'est-à-dire mi-octobre), tandis que les migrations vers les hautes altitudes s'effectuent au moment du début de la fonte des neiges et de la période précédant la mise bas (c'est-à-dire début mai) (White et al., 2012). Les impacts du développement et des activités humaines dans la zone d'étude sont généralement minimales. **Néanmoins**, des activités de faible intensité ou localisées sont observées, notamment la chasse réglementée, le tourisme récréatif terrestre et aérien, l'exploitation forestière et l'exploitation minière (White & Gregovich, 2017, 2018 ; White, Levi, et al., 2021). Les communautés de grands mammifères prédateurs-proies de cette zone sont intactes et, outre les chèvres de montagne, les espèces clés comprennent : l'orignal (*Alces alces*), le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*), le loup (*Canis lupus*), le coyote (*Canis latrans*), l'ours noir (*Ursus americanus*), l'ours brun (*Ursus arctos*) et le glouton (*Gulo gulo*) ; bien que des variations locales existent quant à la répartition et à l'abondance des espèces (MacDonald & Cook, 1996 ; White et al., 2012).

2.2. Suivi des chèvres de montagne

Les chèvres de montagne ont été capturées à l'aide de techniques standard de tir de fléchettes depuis un hélicoptère (White, Watts et Beckmen, 2021). Lors de leur manipulation, tous les animaux ont été équipés de colliers émetteurs à très haute fréquence (VHF) et/ou GPS (système de positionnement global) dotés d'un capteur de mortalité (Telonics Inc., Mesa, AZ). L'âge des animaux a été déterminé par le comptage des anneaux des cornes (Brandborg, 1955 ; Smith, 1988) et, dans certains cas, validé par recoupement grâce à l'examen des schémas d'éruption dentaire (pour les jeunes animaux) et/ou à l'analyse du cément des incisives (pour les animaux décédés ; Mason's Laboratory, Milltown, MT). Les procédures de capture et de manipulation ont été examinées et approuvées par le Comité institutionnel de protection et d'utilisation des animaux du Département de la pêche et de la chasse de l'Alaska (protocoles 05-11, 2016-25, 0078-2018-68, 0039-2017-39) et respectaient les directives de l'American Society of Mammalogists (Sikes et le Comité de protection et d'utilisation des animaux de l'American Society of Mammalogists, 2016).

Après leur capture, les animaux étaient généralement suivis au moins une fois par mois (souvent plusieurs fois par mois) par télémétrie aérienne afin de déterminer si les individus équipés d'un collier étaient vivants ou morts. Les taux de mise bas et la survie ultérieure ont été estimés en suivant les individus lors de relevés mensuels à l'aide d'un avion (généralement un Piper PA-18 Super Cub) équipé pour le suivi par radiotélémétrie ou par le biais d'observations au sol. Au cours des relevés, les chèvres de montagne femelles adultes équipées d'un collier émetteur étaient observées (généralement à l'aide de jumelles à stabilisation d'image 14×) afin de déterminer si elles avaient donné naissance à des chevreaux et, le cas échéant, si le chevreau avait survécu jusqu'en septembre. Le suivi de la natalité et de la survie des chevreaux n'était possible que pendant les mois hors hiver, lorsque les

animaux pouvaient être observés de manière fiable dans des habitats alpins ouverts. Par conséquent, nous n'avons pu évaluer la survie des chevreux que pendant la période estivale (mai-septembre). Les cas où l'évaluation du statut des chevreux était équivoque n'ont pas été pris en compte pour les estimations ultérieures.

2.3. Données climatiques hivernales et estivales

Nous avons compilé des données climatiques régionales provenant de stations météorologiques de référence situées à proximité de Juneau, en Alaska, un emplacement géographiquement central situé entre 40 et 100 km des animaux étudiés, pour lesquelles des données météorologiques sont enregistrées en continu (Service météorologique national, Juneau, Alaska). Conformément à White et al. (2011), les mesures de température ont été enregistrées à la station du Service météorologique national de l'aéroport international de Juneau, puis ajustées à l'aide du gradient de température en altitude ($-6,58^{\circ}\text{C}/1\,000\text{ m}$; Barry & Van Wie, 1974) afin de refléter l'altitude moyenne (910 m) à laquelle se trouvent les chèvres de montagne dans la région d'étude pendant l'été. La température estivale a été exprimée sous forme de température quotidienne moyenne ($^{\circ}\text{C}$) pour les mois de juillet et août d'une année donnée. Au cours de la période d'étude, la température estivale s'est élevée en moyenne à $7,89^{\circ}\text{C}$ (intervalle = $6,00\text{--}9,34^{\circ}\text{C}$, $n = 16$ années, 2005-2020). Les mesures de neige ont été enregistrées quotidiennement à Eaglecrest, en Alaska, un site de moyenne altitude (366 m) situé à 9,9 km au sud de l'aéroport de Juneau, et représentatif des altitudes couramment utilisées par les chèvres de montagne dans la région étudiée pendant l'hiver. Les conditions d'enneigement sont exprimées en épaisseur moyenne quotidienne de neige (m) à la fin de l'hiver (mars-avril) pour une année donnée. **Au cours de la période d'étude, la profondeur moyenne de la neige était de 1,24 m** (intervalle = $0,01\text{--}2,64\text{ m}$, $n = 16$ années, 2006-2021).

2.4. Analyses des données

Nous avons évalué trois indicateurs de la valeur sélective des chèvres de montagne : le succès de la mise bas, la survie annuelle des femelles adultes et la survie des petits pendant l'été. Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (Bolker et al., 2009) pour examiner l'effet du succès reproductif antérieur et des conditions environnementales sur chaque indicateur de condition physique.

L'âge a également été inclus en tant que covariable, étant donné que nous nous attendions à ce que les effets varient en fonction du stade de vie de chaque individu. **De plus**, nous avons examiné un ensemble discret d'interactions hypothétiques a priori visant à déterminer si l'effet de la reproduction antérieure dépendait du stade de vie et si ces effets variaient en fonction des conditions environnementales. Les analyses ont été menées séparément pour chaque variable de réponse et ont utilisé des sous-ensembles réduits de l'ensemble de données total pour lesquels des enregistrements longitudinaux complets étaient disponibles.

Dans le cas de **la mise bas**, par exemple, seuls les cas où la mise-bas de l'année précédente et de l'année en cours étaient connues pour un individu donné au cours d'une combinaison d'années appariée donnée constituaient un enregistrement complet. Les données incomplètes concernaient principalement l'année au cours de laquelle une femelle avait été capturée, lorsque l'on ne disposait d'aucune information sur la mise-bas de l'année précédente ou lorsque les individus n'avaient pas été suivis depuis le début de l'année biologique. La mise-bas a été définie comme une variable de **réponse binaire**, notre objectif

étant d'estimer la probabilité de mise bas. En pratique, ces estimations correspondent étroitement à la **fécondité**, étant donné que les **jumeaux sont très rares** (1,5%, 6 cas sur 405 ; voir la section 3 ci-dessous). La **survie** a également été définie comme une variable de réponse binaire, dont le codage dépendait du fait qu'une femelle adulte ait survécu de juin au mois de mai suivant (appelée « survie annuelle ») ou, dans le cas des petits, de la mise-bas jusqu'en septembre (appelée « survie estivale »). Les stades de vie ont été classés en fonction de l'âge et comprenaient des catégories a priori pertinentes sur le plan biologique, couvrant les stades **primipare** (âge : 3 ans, âge : 4 ans, âge : 5 ans), **d'âge mûr** (âge : 6-10 ans) et **sénescence** (âge : 11-13 ans, âge : 14-16 ans). La catégorie des primipares englobe la tranche d'âge au cours de laquelle les femelles sont censées mettre bas pour la première fois, tandis que la catégorie des animaux sénescents couvre les tranches d'âge où l'on s'attend à une baisse des performances reproductives due à la vieillesse (sensu Festa-Bianchet & Côté, 2008). **Dans l'ensemble**, chaque catégorie d'âge a été codée manuellement sous forme de variable fictive afin de simplifier l'examen des effets interactifs spécifiques à l'âge (c'est-à-dire l'évaluation de la question de savoir si la mise-bas dans une catégorie d'âge donnée était affectée différemment par une covariable donnée, par rapport aux autres catégories d'âge). L'un des principaux objectifs de nos travaux de modélisation était de comprendre et de paramétrer la manière dont la reproduction et la survie variaient en fonction de l'âge (stade de vie) et, en fin de compte, de déterminer si l'effet d'autres covariables intrinsèques et extrinsèques sur la reproduction ou la survie dépendait de l'âge. **Ainsi**, nous avons inclus toutes les catégories d'âge dans chaque modèle considéré ; toutefois, les catégories d'âge ont parfois été regroupées lorsque la taille des échantillons ne permettait pas une paramétrisation adéquate. **Dans l'ensemble**, nous avons examiné les relations additives et interactives hypothétiques entre la mise-bas, la survie des petits et des adultes, et l'âge, en incluant comme covariables le statut reproductif, la température estivale et l'épaisseur de la neige en hiver au cours de l'année biologique précédant la mise bas (c'est-à-dire avant et pendant la période de gestation). Dans le cas de la survie des femelles adultes, cependant, les conditions des covariables estivales et hivernales coïncidaient avec l'année en cours.

Notre approche de **modélisation** a consisté à examiner dans un premier temps les effets aléatoires jugés a priori plausibles, et comprenait l'identification individuelle et le site, ainsi qu'un terme pour l'imbrication de l'identification individuelle au sein du site. **Cependant**, nous avons inclus l'identité individuelle en tant qu'effet aléatoire dans tous les modèles en raison des mesures répétées chez les individus d'une année à l'autre. Nous avons évalué l'importance de chaque effet aléatoire en comparant un modèle global (dit « nul »), composé uniquement de termes d'effets fixes (GLM), à des modèles imbriqués incluant les effets additifs de chaque effet aléatoire, à l'aide d'un cadre de modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) (fonction de liaison logit et distribution d'erreur binomiale). Nous avons évalué l'importance des effets aléatoires à l'aide de l'AICc et de tests du rapport de vraisemblance, sur la base d'une estimation du maximum de vraisemblance (Bolker et al., 2009). Contrairement aux modèles linéaires mixtes, la méthode du maximum de vraisemblance restreint (REML) ne peut pas être utilisée pour évaluer les effets aléatoires dans les modèles linéaires mixtes généralisés (Fieberg, 2022). Une fois la structure appropriée des effets aléatoires déterminée, nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes généralisés pour examiner systématiquement les modèles candidats qui, a priori, représentaient les relations hypothétiques d'intérêt. Nous avons déterminé les meilleurs modèles en examinant le poids de la preuve pour chaque modèle, par rapport aux autres modèles candidats, à l'aide de

l'AICc, et en vérifiant si les intervalles de confiance à 95% des estimations des coefficients β pour les covariables individuelles chevauchaient zéro (Burnham & Anderson, 2010). Si les pondérations de l'AICc étaient similaires parmi les meilleurs modèles, nous avons pris en compte les deux modèles, y compris les modèles les plus complexes et les plus informatifs, à condition qu'un ou plusieurs paramètres supplémentaires soient jugés informatifs selon des critères établis (sensu Arnold, 2010 ; Sutherland et al., 2023). Nous avons examiné la capacité de classification et les performances prédictives des modèles en traçant une courbe ROC (receiver operating characteristic) et en calculant l'aire sous la courbe (AUC). Nous avons considéré que des valeurs d'AUC >0,8 indiquaient une excellente discrimination, 0,7–0,8 une discrimination acceptable, 0,5–0,7 une faible discrimination et <0,5 une mauvaise discrimination (Homer & Lemeshow, 2000). Nous avons également évalué l'adéquation entre les valeurs observées et les valeurs attendues (diagramme QQ, tests de K-S et de dispersion), ainsi que les diagrammes de résidus comparant les résidus calculés aux valeurs prédites sur une gamme de quantiles. Les analyses par modélisation linéaire généralisée à effets mixtes ont été réalisées à l'aide du package lme4 dans R version 4.3.1 (Bates et al., 2014 ; R Core Team, 2023).

2.5. Analyses de sensibilité – Effets du climat sur la mise-bas

Nous avons utilisé une approche de modélisation de population pour réaliser des simulations et évaluer l'importance relative des **conditions estivales** par rapport aux **conditions hivernales** sur les performances reproductives et, en fin de compte, sur la croissance de la population. **Plus précisément**, nous avons utilisé un modèle de population post-reproduction, structuré par sexe et par âge (20 classes d'âge), décrit précédemment par White et al. (2018) et White, Levi et al. (2021). **En bref**, le modèle est paramétré à l'aide d'estimations de survie spécifiques au sexe et à l'âge, dérivées statistiquement à partir d'un ensemble de données sur les destins connus, couvrant une période de 44 ans (1977–2021) et s'étendant sur une vaste zone spatiale et temporelle, collectées auprès de chèvres de montagne sur toute la côte de l'Alaska ($n = 14$ sites d'étude, 600 individus, 1 910 années-chèvre de montagne ; White et al., 2011, 2018 ; White, Levi et al. (2021), présente étude). La survie des nouveau-nés a été paramétrée selon la méthode de Rice et Gay (2010), telle que décrite dans White et al. (2018). La fécondité spécifique à l'âge a été estimée à partir d'observations directes de femelles équipées d'émetteurs radio, en utilisant un sous-ensemble de l'ensemble de données, comme décrit ci-dessus.

La mise en œuvre initiale du modèle (c'est-à-dire White et al., 2018) consistait à simuler les effets de la variabilité climatique sur la survie et, en fin de compte, sur la croissance de la population à l'aide de valeurs moyennes de fécondité par tranche d'âge. Dans les analyses actuelles, nous calculons plutôt la croissance de la population en simulant les effets de la variation des conditions météorologiques estivales et hivernales sur la fécondité, tout en utilisant des estimations moyennes de survie par sexe et par tranche d'âge. **Plus précisément**, nous avons examiné trois scénarios pour chaque variable météorologique (min, moyenne, max) et effectué 10 000 simulations (sur une période de 30 ans) pour chaque scénario. Pour un scénario donné, nous avons ajusté la valeur d'entrée de la variable climatique ciblée (c'est-à-dire la neige en hiver ou la température en été) et maintenu toutes les autres valeurs d'entrée à leur niveau moyen. Afin de réduire les effets transitoires initiaux, nous avons initialisé chaque simulation (taille initiale de la population = 100) à partir d'une

répartition d'âge stable, en maintenant toutes les variables climatiques à leur niveau moyen. Pour tenir compte de l'incertitude, nous avons effectué un échantillonnage au sein de la distribution d'erreur des coefficients bêta (c'est-à-dire la survie spécifique au sexe et à l'âge), en prenant en compte la structure de covariance entre les coefficients à l'aide du package RMark dans R (Laake, 2013). Nous avons également modélisé la variation interannuelle de la fécondité annuelle comme une variable aléatoire suivant une loi log-normale. L'écart-type de la distribution a été paramétré à partir de la variance observée sur l'ensemble des estimations de fécondité interannuelles (écart-type = 0,106, $n = 16$ années, 2006-2021 ; données décrites ci-dessus). Cette approche nous a permis de simuler la stochasticité démographique à l'aide des données empiriques recueillies dans notre système d'étude.

Dans l'ensemble, notre approche de simulation nous a permis d'estimer la variation annuelle moyenne de la taille de la population (2), ainsi que sa distribution associée, pour chaque scénario (c'est-à-dire en isolant chaque effet reproductif lié au climat sur la croissance de la population). Nous avons ensuite calculé la différence de croissance démographique prévue sur l'ensemble de la plage de variation de l'enneigement hivernal et de la température estivale pour chaque scénario. **Enfin**, cela a permis de déterminer l'importance relative de chaque facteur climatique sur la croissance de la population due à la mise-bas.

3. RESULTATS

Au total, nous avons suivi 180 femelles marquées individuellement dans trois zones d'étude entre 2005 et 2021. Nous avons déterminé le statut de mise bas annuel à 640 reprises (moyenne = 3,5 événements par individu) chez des individus âgés de 1 à 16 ans. Des individus ont été observés avec leur progéniture dans 405 cas, dont 6 cas de jumeaux (1,5% de l'ensemble des mises-bas). La proportion de femelles observées avec leur progéniture pendant la période de mise bas variait en fonction de l'âge.

Parmi les femelles en période de mise bas suivies par la suite jusqu'à l'automne ($n = 311$ cas), $84 \pm 2\%$ ont été observées avec leur progéniture. Dans 24 cas, nous avons commencé à suivre des femelles âgées de 1 à 3 ans, puis nous avons suivi les animaux chaque année ($4,6 \pm 0,4$ an par individu, en moyenne) pendant la période de mise bas afin de déterminer l'âge de la primiparité. Nous n'avons détecté aucun cas de mise bas chez les femelles âgées de 1 ou 2 ans (Figure S1), l'âge de reproduction le plus précoce étant de 3 ans (21%, 5/24 cas). La plupart des femelles n'ont pas mis bas avant l'âge de 4 ans (54%, 13/24 cas), les autres cas ayant eu lieu à 5 ans (21%, 5/24 cas) et à 6 ans (4%, 1/24 cas). Globalement, l'âge moyen de la primiparité était de $4,1 \pm 0,2$ ($n = 24$) ans (Figure S1).

3.1. Modélisation des compromis entre l'âge, le climat et le cycle de vie

3.1.1. Mise-bas

Afin d'examiner les effets de la reproduction de l'année précédente et des conditions météorologiques sur la probabilité de mise bas, nous avons analysé 13 modèles candidats décrivant des relations hypothétiques a priori, y compris les termes d'interaction pertinents (Tableau S1) ; tous les modèles ont conservé l'identité individuelle comme effet aléatoire. La sélection des modèles a mis en évidence deux modèles de référence présentant des poids AICc quasi identiques (Tableau S1). Le modèle de référence (AICc $w_i = 0,28$) comprenait des effets fixes pour l'âge, la reproduction de l'année précédente (y compris un effet d'interaction

distinct pour les animaux en âge de procréer par rapport à toutes les autres catégories d'âge) et l'enneigement hivernal. Le deuxième meilleur modèle présentait des performances quasi équivalentes (AICc $m_i = 0,27$) et était identique, à l'exception de l'inclusion de l'effet de la température estivale. **En conséquence**, nous avons pris en compte les deux modèles, mais avons utilisé le deuxième meilleur modèle, plus informatif sur le plan biologique, pour exprimer les relations entre la probabilité de mise bas et l'ensemble complet des paramètres d'effets fixes informatifs.

Plus précisément, nous avons déterminé que la mise-bas variait en fonction de l'âge, la reproduction étant la plus faible chez les femelles primipares (c'est-à-dire ayant mis bas pour la première fois) et chez les individus sénescents, et la plus élevée chez les animaux en âge de reproduction optimal (**Tableau 1a, Figure 2**). Nous avons également mis en évidence une forte relation négative entre la mise-bas et la présence d'une progéniture l'année précédente (**Tableau 1a, Figure 2**). Cette relation s'appliquait de manière constante à toutes les catégories d'âge, à l'exception des individus en âge de procréer.

TABLEAU 1. Effets de l'âge, du statut reproductif antérieur et du climat sur la probabilité, chez la chèvre de montagne : **(a)** de la mise-bas, **(b)** de la survie annuelle des femelles adultes et **(c)** de la survie estivale des petits sur la côte de l'Alaska entre 2005 et 2021

Parameter	β	SE	Confidence intervals		Z-value	p-value
			Lower	Upper		
(a) Probability of parturition						
Intercept	0.993	1.463	-1.874	3.859	0.679	0.497
Age (4)	1.693	0.844	0.038	3.348	2.005	0.045
Age (5)	3.499	0.927	1.682	5.317	3.773	0.000
Age (6–10)	3.023	0.869	1.320	4.725	3.480	0.001
Age (11–13)	3.264	0.939	1.424	5.105	3.476	0.001
Age (14–16)	2.382	1.038	0.347	4.416	2.295	0.022
Repro _{t-1}	-1.386	0.502	-2.370	-0.401	-2.759	0.006
Snow	-0.680	0.187	-1.046	-0.313	-3.635	0.000
Temp	-0.205	0.144	-0.488	0.077	-1.423	0.155
Repro _{t-1} × age (6–10)	1.270	0.569	0.154	2.386	2.230	0.026
(b) Probability of adult female annual survival						
Intercept	3.315	0.577	2.183	4.446	5.743	0.000
Age (6–10)	-1.164	0.546	-2.234	-0.093	-2.131	0.033
Age (11–16)	-2.127	0.582	-3.267	-0.987	-3.658	0.000
Snow	-0.392	0.185	-0.754	-0.030	-2.123	0.034
(c) Probability of offspring summer survival						
Intercept	2.206	0.640	0.951	3.460	3.446	0.001
Age (11–16)	-0.703	0.398	-1.484	0.077	-1.766	0.077

Remarque : les catégories d'âge sont codées sous forme de variables fictives, avec les âges correspondants (en années) indiqués entre parenthèses. Dans certains cas, les catégories d'âge ont été regroupées afin d'optimiser l'ajustement du modèle et de tenir compte des contraintes liées à la taille de l'échantillon. Reprot-1 représente le statut de mise bas au cours de l'année précédente. Snow représente l'épaisseur moyenne quotidienne de neige à la fin de l'hiver (avril-mai). Temp représente la température moyenne quotidienne estivale au milieu de l'été (juillet-août). Les ordonnées à l'origine correspondent : **(a)** aux femelles âgées de 3 ans n'ayant pas eu de petit l'année précédente, **(b)** aux femelles âgées de 3 à 5 ans et **(c)** aux petits dont la mère est âgée de 3 à 10 ans

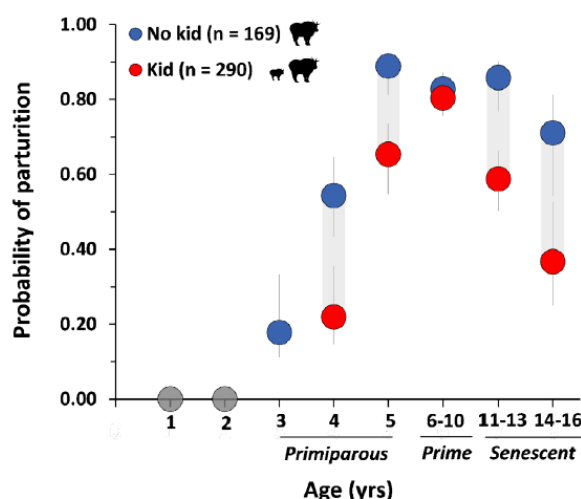


FIG. 2. Coût de la reproduction en fonction de l'âge et des performances reproductives antérieures (absence de chevreau / présence d'un chevreau) chez les chèvres de montagne ($n = 153$ femelles, 459 années-femelles) de la côte de l'Alaska entre 2005 et 2021. La probabilité de mise bas était significativement réduite après une reproduction réussie chez les chèvres de montagne primipares (âge = 3 à 5 ans) et sénescents (âge = 11 à 16 ans). Aucun coût de reproduction n'a été observé chez les individus en âge de procréer (âge = 6 à 10 ans). Les estimations sont présentées pour des conditions hivernales moyennes (épaisseur de neige, mars-avril = 1,29 m) et des conditions estivales moyennes (température, juillet-août = 7,8°C). Les données concernant les chèvres âgées de 1 et 2 ans ($n = 17$ individus, 21 années-femelles) sont représentées sur le graphique (cercles gris) à titre illustratif, mais n'ont pas été incluses dans l'analyse

Plus précisément, la mise-bas chez les animaux en âge de procréer n'était pas influencée par le fait d'avoir donné naissance à une progéniture l'année précédente. **De plus, nous avons détecté une forte relation négative entre la mise-bas et l'épaisseur de la neige, qui affectait de manière constante toutes les catégories d'âge** (Tableau 1a, Figure 3). Les résultats indiquant un effet de la température estivale sur la mise-bas étaient également négatifs, mais modestes par rapport aux effets de l'âge, de la neige hivernale et du statut reproductif de l'année précédente, l'intervalle de confiance supérieur de l'estimation du coefficient β chevauchant marginalement zéro (sensu Sutherland et al., 2023 ; Tableau 1a, Figure 4). L'aire sous la courbe ROC était de 0,87 et indiquait une excellente capacité de discrimination du modèle. Des analyses complémentaires des résidus ont mis en évidence une bonne correspondance entre les valeurs prédites et observées (test de Kolmogorov-Smirnov = 0,55, test de dispersion = 0,48).

3.1.2. Analyses de sensibilité – Effets climatiques sur la mise bas

Nous avons utilisé un modèle de population matriciel structuré par sexe et par âge pour simuler l'effet relatif des conditions estivales par rapport aux conditions hivernales sur la reproduction de la chèvre de montagne et, en fin de compte, sur la croissance de la population. **Nos analyses ont révélé que la variation de l'enneigement hivernal exerce une influence nettement plus forte sur la croissance de la population que la température estivale** (Figure 5). **Par exemple**, lorsque tous les autres paramètres d'entrée étaient maintenus à leur valeur moyenne, l'enneigement hivernal pouvait modifier les taux de reproduction et faire varier le taux de croissance annuel de la population (λ) de 6,8%, tandis qu'une évaluation équivalente de la température estivale ne révélait qu'une variation de λ sur 3,0%, sur l'ensemble des conditions observées. **Dans l'ensemble**, ces différences ont été attribuées à l'effet plus marqué de l'enneigement, par rapport à la température estivale, sur la probabilité

de mise bas (voir ci-dessus), ainsi qu'à l'amplitude plus importante de la variation interannuelle de l'épaisseur moyenne quotidienne de neige observée (min = 0,01 m, moyenne = 1,21 m, max = 2,64 m) par rapport à la température moyenne quotidienne estivale (min = 6,00, moyenne = 7,88°C, max = 9,34) au cours de la période d'étude de 17 ans.

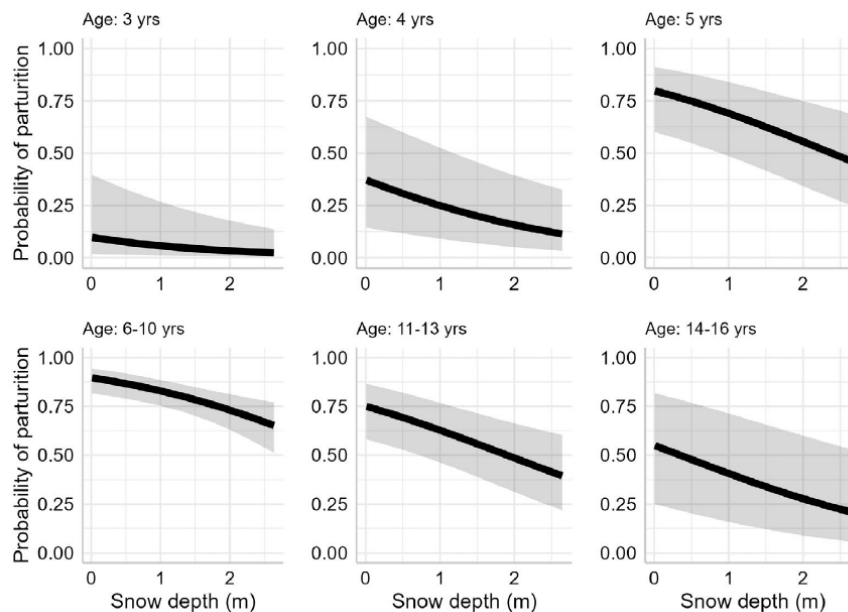


FIG. 3. Effet de l'enneigement de l'hiver précédent sur la reproduction par tranche d'âge chez les chèvres de montagne de la côte de l'Alaska entre 2005 et 2021. Les estimations concernent les individus ayant réussi à se reproduire l'année précédente. Les conditions d'enneigement sont exprimées en profondeur moyenne de neige (m) à la fin de l'hiver (mars-avril). Les mesures de neige ont été enregistrées à Eaglecrest, en Alaska, un site de moyenne altitude (366 m) représentatif des altitudes fréquentées par les chèvres de montagne dans la région étudiée

3.1.3. *Survie des femelles adultes*

Afin d'examiner les effets de la reproduction de l'année précédente et des conditions météorologiques sur la survie annuelle des femelles adultes, nous avons analysé 16 modèles GLMM candidats décrivant des relations hypothétiques a priori, y compris des termes d'interaction pertinents (Tableau S2) ; tous les modèles ont conservé l'identité individuelle comme effet aléatoire afin de tenir compte des mesures répétées sur les individus d'une année à l'autre. Nous avons utilisé un sous-ensemble réduit ($n = 135$ individus, 343 années-animal) de notre ensemble de données initial en raison de la nécessité de disposer d'informations sur le statut des petits pour l'année en cours et de données complètes sur la survie avec destin connu pour une année donnée par femelle. Nous avons d'abord envisagé notre plan initial à 6 catégories d'âge, mais avons également examiné des structures comprenant 3 catégories d'âge afin d'augmenter la taille de l'échantillon et la puissance statistique associée pour paramétrer les relations.

Le meilleur modèle (AICc $n_i = 17,1$) a révélé que la **survie** des femelles adultes variait en fonction de l'âge et de l'épaisseur de la neige en hiver (Tableau S2). Plus précisément, la survie était la plus élevée chez les jeunes femelles (âge = 3-5 ans), intermédiaire chez celles en âge de reproduction (âge = 6-10 ans) et la plus faible chez les femelles âgées (âge = 11-16 ans) (Tableau 1b). L'épaisseur de la neige en fin d'hiver exerçait un effet négatif constant sur la survie, toutes catégories d'âge confondues. L'aire sous la courbe ROC était de 0,67, ce qui

indique une capacité de discrimination acceptable du modèle. Des analyses complémentaires des résidus ont mis en évidence une correspondance entre les valeurs prédites et observées (test de Kolmogorov-Smirnov = 0,46, test de dispersion = 0,93). Nous n'avons pas mis en évidence d'indications solides quant à l'influence de la reproduction antérieure ou de la température estivale sur la survie des femelles adultes. Le deuxième meilleur modèle (AICc $m_i = 10,1$) était identique au modèle de référence mais incluait la reproduction antérieure. **Cependant**, les intervalles de confiance de l'estimation du coefficient pour cette variable chevauchaient zéro.

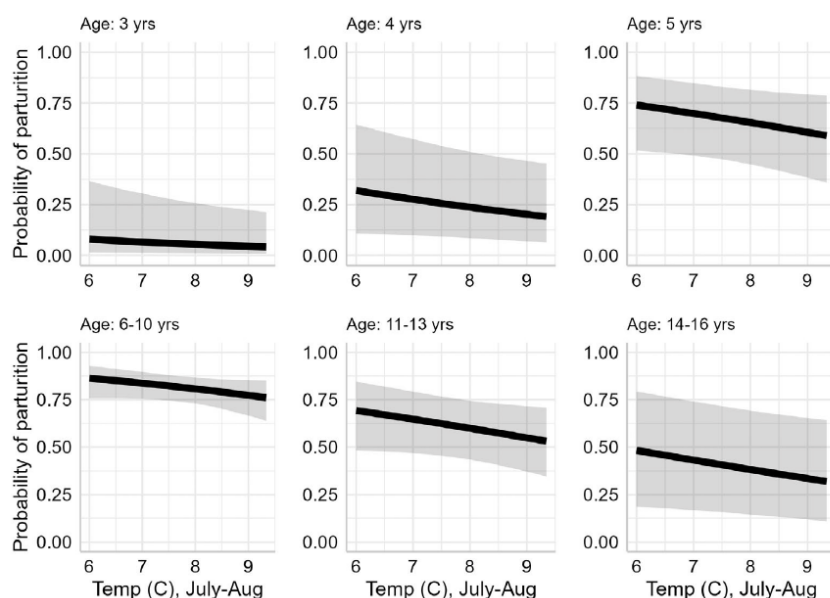


FIG. 4. Effet de la température estivale de l'année précédente sur la reproduction par tranche d'âge chez les chèvres de montagne de la côte de l'Alaska entre 2005 et 2021. Les estimations concernent les individus ayant réussi à se reproduire l'année précédente et sont basées sur l'épaisseur moyenne de la neige en hiver (1,29 m). La température estivale est exprimée en température quotidienne moyenne (°C) pour les mois de juillet et août. Conformément à White et al. (2011), les mesures de température ont été enregistrées à la station du Service météorologique national de l'aéroport de Juneau, puis ajustées à l'aide du gradient thermique ambiant afin de refléter l'altitude moyenne (910 m) à laquelle vivent les chèvres de montagne dans la région étudiée pendant l'été

3.1.4. *Survie de la progéniture*

Afin d'examiner les effets de la reproduction de l'année précédente et des conditions météorologiques sur la survie de la progéniture, nous avons analysé 13 modèles candidats GLMM décrivant des relations hypothétiques a priori, y compris les termes d'interaction pertinents (Tableau S3) ; tous les modèles ont conservé l'identité individuelle imbriquée dans la zone en tant qu'effet aléatoire, c'est-à-dire parce que les individus n'étaient présents que dans une zone d'étude donnée. Nous avons utilisé un sous-ensemble réduit ($n = 241$ petits, 116 femelles adultes) de notre ensemble de données initial, en raison de la nécessité de disposer d'informations sur le statut des petits de l'année précédente ainsi que de l'année en cours pour chaque femelle. Nous avons d'abord envisagé notre conception initiale à six catégories d'âge, mais nous avons également examiné des structures comprenant trois catégories d'âge, en raison de la taille réduite de l'échantillon et de la puissance statistique associée pour paramétrer les relations.

La sélection des modèles a mis en évidence deux modèles principaux concurrents (Tableau S3). **Le modèle principal** (modèle 3, AICc $m_i = 0,23$) a montré que la survie des petits en

été différait entre les mères jeunes ou d'âge mûr (3 à 10 ans) et les femelles âgées (11 à 16 ans) (Tableau 1c). **Plus précisément**, la probabilité de survie des chevreaux pendant l'été était **plus faible** chez les mères âgées ($\hat{S} = 81,1$, IC = 53,4-94,6) que chez les femelles jeunes ou d'âge mûr ($\hat{S} = 90,1$, IC = 72,1-97,0). L'aire sous la courbe ROC était de 0,84, ce qui indique une excellente capacité de discrimination du modèle. Des analyses plus approfondies des résidus ont mis en évidence une correspondance entre les valeurs prédites et les valeurs observées (test de Kolmogorov-Smirnov = 0,27, test de dispersion = 0,51). **Le deuxième meilleur modèle** (modèle 10, AICc $m_i = 0,16$) incluait le même effet lié à l'âge, mais également **un effet additif de la hauteur de neige**. Ce modèle suggérait un effet négatif de la profondeur de neige de l'hiver précédent sur la survie de la progéniture au cours de l'été suivant ; mais cet effet était faible, les intervalles de confiance chevauchant zéro. L'aire sous la courbe ROC était de 0,72, ce qui indique une capacité de discrimination acceptable du modèle. Des analyses complémentaires des résidus ont mis en évidence une concordance entre les valeurs prédites et observées (test de Kolmogorov-Smirnov = 0,11, test de dispersion = 0,49).

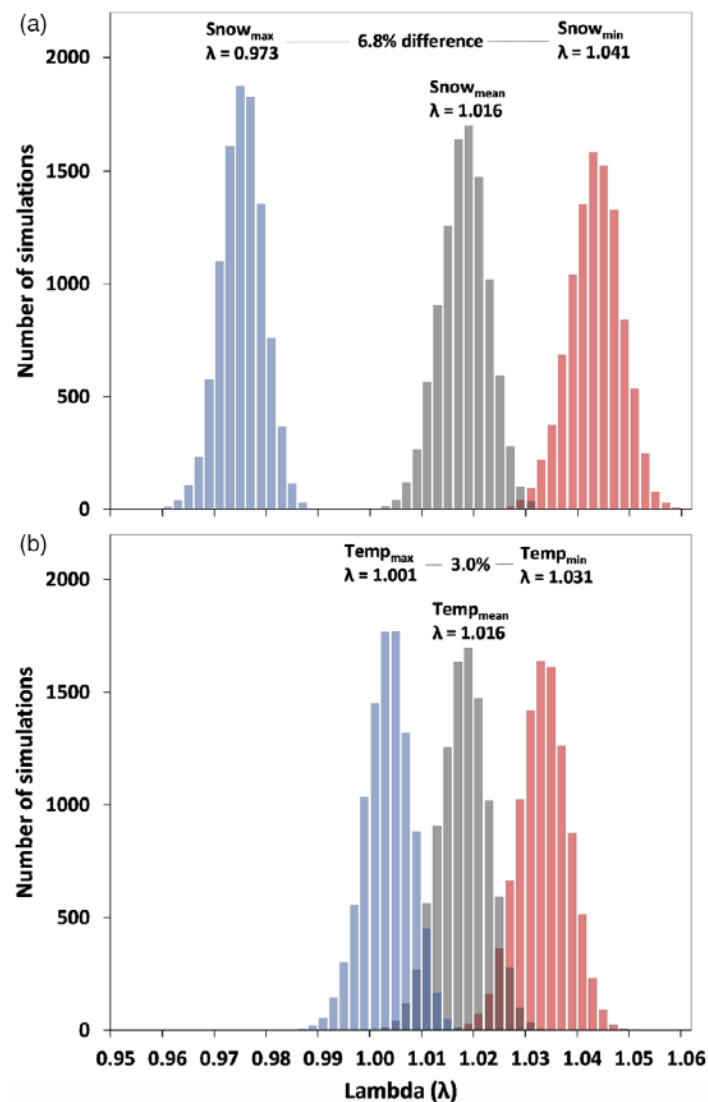


FIG. 5. Variation du taux de croissance démographique (λ) en fonction des effets simulés (a) de l'épaisseur de neige en hiver et (b) de la température estivale sur la reproduction, pour l'ensemble des conditions climatiques observées. Les simulations ($n = 1\,000$ par scénario), réalisées à l'aide d'un modèle de population spécifique au sexe et à l'âge, ont porté sur une période de 30 ans et reposaient sur la définition du régime climatique étudié, tous les autres paramètres d'entrée étant maintenus à leur valeur moyenne

4. DISCUSSION

Il est essentiel de comprendre comment les conditions environnementales et les compromis liés au cycle de vie influencent les taux vitaux pour appréhender les mécanismes qui sous-tendent la dynamique des populations. Cela vaut tout particulièrement pour les espèces de montagne sensibles au climat, qui sont vulnérables aux changements environnementaux rapides que connaissent actuellement les écosystèmes alpins. **En effet**, les espèces alpines couvrent un large éventail de groupes taxonomiques, notamment les oiseaux (Sandercock et al., 2005 ; Scridel et al., 2018), les petits mammifères (Beever et al., 2011 ; Morrison & Hik, 2007), les carnivores (Fisher et al., 2022 ; Inman et al., 2012) et les ongulés (Jacobson et al., 2004 ; Van De Kerk et al., 2018 ; White, Cadsand, et al., 2024) se révèlent sensibles et vulnérables à ces changements. Dans cette étude, nous avons utilisé des **données longitudinales** à long terme couvrant une vaste étendue spatio-temporelle et une grande variabilité environnementale afin de déterminer comment la reproduction des ongulés de montagne variait en fonction de l'âge, des compromis liés au cycle de vie et des changements des conditions météorologiques estivales et hivernales. **Nous avons constaté que les performances reproductives étaient sensibles à l'investissement reproductif antérieur et aux variations des conditions météorologiques saisonnières (en particulier pendant l'hiver).** Les **coûts de la reproduction** n'ont toutefois pas affecté la survie maternelle, ce qui met en évidence une stratégie reproductive conservatrice. À l'instar des travaux antérieurs menés sur les chèvres de montagne de l'intérieur (Festa-Bianchet et al., 2019 ; Festa-Bianchet & Côté, 2008 ; Hamel, Côté & Festa-Bianchet, 2010), notre étude, la première à se concentrer sur **l'écotype côtier** de l'espèce, offre une compréhension globale de l'écologie reproductive de l'espèce dans diverses conditions et renforce notre capacité à relever les défis de conservation auxquels l'espèce est confrontée. Ces travaux arrivent à point nommé compte tenu des impacts croissants du changement climatique sur la faune de montagne et, plus largement, sur les écosystèmes alpins (Schmeller et al., 2022 ; White, Cadsand, et al., 2024).

4.1. Compromis liés au cycle de vie

La reproduction est coûteuse sur le plan énergétique et peut entraîner des compromis qui dépendent du stade de vie et du développement physique. Adaptées à des conditions environnementales extrêmes, les chèvres de montagne présentent des taux de croissance lents et un âge de primiparité tardif, ce qui se traduit par un coût de reproduction élevé chez les jeunes animaux. **À cet égard**, nos résultats s'inscrivent dans la lignée d'autres études à long terme menées sur des ongulés, qui ont démontré que les jeunes femelles avaient une probabilité de mise-bas plus faible si elles avaient déjà donné naissance, par rapport aux femelles nullipares n'ayant jamais mis bas (Boertje et al., 2019 ; Festa-Bianchet et al., 2019 ; Hamel, Côté et Festa-Bianchet, 2010). **Ces coûts reproductifs n'ont pas été observés chez les individus en âge de procréer, mais ils sont devenus de plus en plus évidents à mesure que les femelles entraient dans des classes d'âge plus avancées.** **Conformément à l'hypothèse de la sénescence** (Weladji et al., 2010), des preuves d'une augmentation des coûts de reproduction et de la sénescence chez les classes d'âge plus avancées ont également été documentées au sein d'autres populations d'ongulés du Nord (Boertje et al., 2019 ; Clutton-Brock et al., 1983 ; Ericsson et al., 2001) ainsi que chez divers taxons de mammifères et d'oiseaux (Gaillard et al., 2000 ; Nussey et al., 2013). **Cependant**, dans d'autres cas, des facteurs tels que **l'hétérogénéité individuelle**, la densité de population et la disponibilité des ressources peuvent occulter ou modifier les coûts de reproduction spécifiques à l'âge

(Clutton-Brock, 1984 ; Forsythe et al., 2021 ; Hamel, Côté et Festa-Bianchet, 2010 ; Rauset et al., 2015 ; Rotella, 2023). Se traduisant par des variations de la qualité individuelle — notamment le rang social, l'état corporel, la génétique et les effets maternels —, **l'hétérogénéité individuelle** peut influencer la sensibilité des femelles aux coûts de reproduction (Forsythe et al., 2021 ; Hamel, Côté et Festa-Bianchet, 2010 ; Rotella, 2023). Chez les chèvres de montagne des Rocheuses Canadiennes, par exemple, **le rang social, combiné à l'état corporel, a permis aux animaux âgés de compenser les coûts de la reproduction, car ces individus présentaient souvent une plus grande dominance sociale, une masse corporelle plus importante et, apparemment, une plus grande capacité à se remettre des événements reproductifs** (Hamel, Côté et Festa-Bianchet, 2010).

La **densité** de population et la **disponibilité des ressources** peuvent également jouer un rôle dans la limitation de la reproduction (Clutton-Brock et al., 1983 ; Festa-Bianchet et al., 1998 ; Rauset et al., 2015 ; Tavecchia et al., 2005), **les coûts de reproduction étant les plus élevés lorsque les densités sont élevées** (Boertje et al., 2019 ; Clutton-Brock et al., 1983 ; Hamel, Côté et Festa-Bianchet, 2010).

Lorsque les **densités sont faibles**, cependant, ces coûts peuvent n'être évidents que chez les femelles les plus fragilisées physiquement, telles que les jeunes et les vieilles, qui sont incapables de se remettre correctement des événements reproductifs d'une année à l'autre (Clutton-Brock et al., 1983). La densité de population dans nos zones d'étude était **relativement faible** (0,6 à 1,2 chèvres de montagne/km²) et pourrait, en partie, expliquer pourquoi nous avons détecté des coûts de reproduction chez les femelles jeunes et âgées, mais pas chez celles en âge de procréer, par rapport aux densités de population de chèvres de montagne plus élevées étudiées ailleurs (4,3 à 5,7 chèvres de montagne/km² ; Hamel, Côté et Festa-Bianchet, 2010), toutes les femelles payaient un coût de reproduction. Malgré des différences nuancées dans les coûts de reproduction spécifiques à chaque stade, les tendances générales de la reproduction, notamment l'âge tardif de la primiparité, la très faible incidence des jumeaux et la fréquence des **pauses reproductives**, sont cohérentes entre cette étude et les études à long terme antérieures sur les chèvres de montagne, et fournissent des preuves empiriques supplémentaires de la stratégie reproductive conservatrice de l'espèce (Festa-Bianchet & Côté, 2008).

Compte tenu du coût énergétique relativement élevé de la reproduction, le recours à une stratégie de cycle de vie privilégiant la survie plutôt que la reproduction constitue probablement une adaptation centrale pour les reproducteurs « à capital » à longue durée de vie (Gaillard et al., 2000 ; Hamel, Gaillard et al., 2010), en particulier celles qui vivent dans des environnements extrêmes caractérisés par des saisons de croissance courtes et des conditions hivernales imprévisibles, souvent rigoureuses (Festa-Bianchet et al., 1998, 2019). Des travaux antérieurs menés sur les ongulés nordiques et de montagne éclairent davantage ces dynamiques et suggèrent que la reproduction, en entrant en concurrence avec les ressources nutritionnelles nécessaires à la survie, conduit à une allocation reproductive « sensible au risque », en particulier dans des environnements variables (Bârdson et al., 2008 ; LaSharr, Jakopak, et al., 2023 ; Smiley et al., 2022). Nos résultats concordent avec ces hypothèses, révélant que l'investissement et les performances reproductives de la chèvre de montagne sont effectivement sensibles aux variations des conditions environnementales et

au succès de la mise bas précédente, tandis que la survie annuelle des femelles n'était pas affectée par le fait d'avoir mis bas l'année précédente.

À l'instar d'études antérieures menées chez les chèvres de montagne (Festa-Bianchet & Côté, 2008 ; Hamel, Côté et Festa-Bianchet, 2010) et d'autres ongulés alpins (Festa-Bianchet et al., 2019 ; Morin et al., 2016 ; Toigo et al., 2002), ces résultats indiquent que les femelles adultes adoptent une stratégie reproductive prudente qui privilégie leur propre survie plutôt que l'investissement dans leur progéniture. Le recours à une stratégie conservatrice et peu encline au risque en matière d'allocation reproductive améliore la capacité des individus à faire face à des conditions environnementales imprévisibles (Bårdsen et al., 2008 ; LaSharr, Jakopak, et al., 2023) et constitue une tactique de cycle de vie adaptée à la vie en milieu montagnard, souvent caractérisé par une forte variabilité climatique. Les stratégies adaptatives peuvent toutefois avoir leurs limites. Compte tenu des augmentations prévues de la variabilité climatique future, on s'attend à une évolution vers des stratégies de cycle de vie de plus en plus averses au risque, mais la capacité des espèces à adapter leur cycle de vie pour contrer ces changements est incertaine et pourrait n'être efficace que jusqu'à un certain point (Bårdsen et al., 2011 ; Forcada et al., 2008 ; Moreno & Moller, 2011).

Les coûts maternels liés à la reproduction peuvent également avoir un impact sur les performances et la survie de la progéniture (Feder et al., 2008 ; Festa-Bianchet et al., 2019 ; Hamel et al., 2009). Nous nous attendions à ce que les petits nés de femelles ayant mis bas l'année précédente aient un taux de survie estival inférieur à celui des petits nés de femelles n'ayant pas reproduit l'année précédente. De tels effets peuvent se produire lorsque les coûts physiologiques de la reproduction épuisent les réserves énergétiques maternelles disponibles pour l'allocation reproductive, ce qui se traduit par une condition physique réduite et, par conséquent, une survie moindre de la progéniture (Keech et al., 2000 ; LaSharr et al., 2025 ; Testa & Adams, 1998). **Cependant, nous n'avons pas détecté de preuve de cette relation. Plus précisément, bien que nous ayons mis en évidence un coût évident de la reproduction sur la probabilité future de mise bas, nous avons constaté que ces effets ne se traduisaient pas par une réduction de la survie des petits au cours de leur premier été.** À l'instar des résultats observés chez les populations de chèvres de montagne de l'intérieur des terres (Hamel, Gaillard et al., 2010), cela s'explique probablement par le fait que les **contraintes nutritionnelles** s'atténuent pendant la saison de croissance végétative et que les effets d'une reproduction antérieure sur la vitalité et la survie de la progéniture, s'ils existent, ne sont susceptibles de se manifester qu'à l'arrivée de l'hiver, lorsque la privation nutritionnelle et le stress physiologique sont plus prononcés.

4.2. Effets de la météo et du climat

La météo et le climat constituent une source principale de **variabilité environnementale** et jouent un rôle important dans la démographie des populations animales (Desforges et al., 2021 ; Felton et al., 2024 ; Maxwell et al., 2019). En tant qu'habitants d'environnements alpins souvent rudes, les processus démographiques de la chèvre de montagne sont particulièrement sensibles aux variations des conditions climatiques. Des recherches antérieures ont mis en évidence les effets négatifs des températures estivales élevées et d'une neige hivernale abondante sur la survie de la chèvre de montagne (Harris et al., 2024 ; White et al., 2011). Nos analyses des performances reproductives ont révélé des relations parallèles. **Plus précisément, la probabilité de mise bas a diminué de 10% à 15% lors des étés les plus**

chauds, par rapport aux plus frais. Les effets étaient plus marqués en fonction de l'épaisseur de la neige en hiver ; nous avons observé une baisse de 25% à 30% de la mise bas lors d'hivers rigoureux par rapport à des hivers doux. Transposées à la dynamique des populations, nos analyses de sensibilité ont indiqué que la variation de la reproduction sur l'ensemble des conditions observées de profondeur de neige hivernale était plus susceptible d'entraîner une modification du taux de croissance de la population (λ , intervalle = 0,972-1,041), par rapport à la variation des températures observées pendant la saison de croissance estivale (λ , intervalle = 1,001-1,031 ; Figure 5). Par conséquent, sur l'ensemble des conditions observées, les conditions hivernales ont exercé un effet plus marqué (tant en termes statistiques qu'absolus) sur la mise-bas que la température estivale. Une tendance similaire, marquée par la prédominance de l'hiver, a été observée dans une étude antérieure et approfondie portant sur les effets de la neige hivernale et de la température estivale sur la survie des chèvres de montagne adultes sur la côte de l'Alaska (White et al., 2011). Sur l'ensemble de la gamme de variation observée, par exemple, l'effet des chutes de neige hivernales sur la survie des femelles adultes était près de deux fois plus important que celui de la température estivale (White et al., 2011). Pris dans leur ensemble, ces résultats suggèrent que des mécanismes écologiques et physiologiques similaires sous-tendent les variations liées au climat, tant au niveau de la reproduction que de la survie chez les chèvres de montagne.

On s'attend à ce que les conditions météorologiques estivales et hivernales influencent principalement les performances reproductives et la survie par le biais de voies nutritionnelles qui modulent l'accumulation et la consommation des réserves nutritionnelles endogènes (Parker et al., 2009). Plus précisément, pendant la saison de croissance estivale, les conditions environnementales influencent les caractéristiques nutritionnelles et la disponibilité des ressources fourragères (Barboza et al., 2018 ; John et al., 2023 ; Lenart et al., 2002 ; Pettoirelli et al., 2007).

En fin de compte, l'assimilation de ces réserves énergétiques et protéiques est nécessaire à la survie pendant l'hiver, période durant laquelle les animaux connaissent un bilan énergétique négatif en raison de la baisse de la qualité et de l'accessibilité du fourrage, ainsi que de l'augmentation des coûts énergétiques liés à la locomotion (Dailey & Hobbs, 1989 ; Parker et al., 2009 ; Stephenson et al., 2020 ; White et al., 2009). Les ongulés nordiques et de montagne adaptés au froid sont également particulièrement sensibles au stress thermique et, lorsque les températures estivales sont élevées, modifient leur comportement pour privilégier le maintien d'une température corporelle basse au détriment de l'optimisation des opportunités de recherche de nourriture (Aublet et al., 2009 ; Mason et al., 2017 ; Michaud et al., 2024 ; Thompson et al., 2021). Les étés chauds peuvent ainsi présenter un double défi : d'une part, ils réduisent la disponibilité spatiale et temporelle de fourrages de haute qualité à un stade phénologique précoce (Fox, 1991 ; Pettoirelli et al., 2007) et, d'autre part, ils limitent l'utilisation optimale de l'habitat et l'efficacité de l'alimentation (Aublet et al., 2009 ; Michaud et al., 2024) ; des facteurs qui peuvent s'avérer particulièrement importants chez les populations d'ongulés de montagne, généralement de faible densité, pour lesquelles la qualité du fourrage est susceptible de constituer un facteur limitant plus important que la biomasse fourragère. Lorsqu'ils sont confrontés à des manteaux neigeux épais, variables ou persistants l'hiver suivant, les défis physiologiques et les impacts négatifs sur les performances reproductives peuvent s'aggraver chez les ongulés de montagne (Cosgrove et

al., 2021 ; Rattenbury et al., 2018 ; Stephenson et al., 2020 ; Van De Kerk et al., 2018), ce qui met en évidence le rôle important des conditions météorologiques saisonnières et, surtout, de leur succession temporelle et de leurs interrelations (Mautz, 1978 ; Parker et al., 2009 ; Van De Kerk et al., 2020).

Le fait que les conditions météorologiques estivales et hivernales affectent à la fois la reproduction (présente étude) et la survie (White et al., 2011) des chèvres de montagne de manière similaire suggère que les projections à long terme concernant les impacts du changement climatique sur la dynamique des populations de chèvres de montagne dans la région côtière de l'Alaska resteront probablement un sujet de préoccupation en matière de conservation. **Plus précisément**, des simulations antérieures de modélisation des populations basées sur la survie ont indiqué que l'augmentation néfaste prévue des températures estivales devrait l'emporter sur les baisses bénéfiques des chutes de neige hivernales et entraîner des déclin à long terme des populations, selon divers modèles de circulation générale (MCG) et scénarios d'émissions (White et al., 2018). Cela s'explique par le fait que les projections climatiques futures indiquent que les températures estivales et leurs effets associés continueront d'augmenter au fil du temps (et dépasseront les conditions actuellement observées), tandis que l'évolution des chutes de neige hivernales et leurs effets négatifs sur la reproduction diminueront (Shanley et al., 2015 ; White et al., 2018). **Ainsi**, compte tenu de la direction similaire des réponses de la reproduction et de la survie aux conditions météorologiques estivales et hivernales, les conséquences prévues du changement climatique sur la dynamique des populations de chèvres de montagne côtières devraient rester cohérentes avec celles des simulations précédentes, voire s'en renforcer.

4.3. Similitudes écotypiques et implications pour la conservation

Les caractères phénotypiques peuvent varier selon les gradients géographiques au sein de l'aire de répartition d'une espèce, donnant lieu à des « écotypes » distincts (Lomolino et al., 2017). **Chez les chèvres de montagne, les conditions climatiques et d'habitat varient le long des gradients côtiers-intérieurs, ce qui a conduit à émettre l'hypothèse que les performances des populations pourraient également différer entre les régions côtières et intérieures au sein de l'aire de répartition nord-américaine de l'espèce (Herbert & Turnbull, 1977 ; Rice et al., 2022) — pourtant, l'évaluation empirique a été limitée.** Les études à long terme menées sur des animaux marqués individuellement offrent une occasion importante de comprendre en détail le cycle de vie et l'écologie reproductive, ainsi que d'examiner les relations biogéographiques proposées. Les données comparatives issues d'études à long terme sur l'espèce menées dans les régions intérieures (Caw Ridge, Alberta ; Festa-Bianchet et al., 2019) et dans les systèmes côtiers (la présente étude) révèlent des caractéristiques reproductives similaires, ce qui suggère que ces adaptations sont conservées sur l'ensemble de leur aire de répartition (Figure S1). **Ainsi, par rapport à d'autres espèces d'ongulés (Gaillard et al., 2000), les chèvres de montagne présentent une productivité reproductive systématiquement faible et sont donc très sensibles aux perturbations de leur population, qu'elles soient naturelles ou anthropiques.** Cette constatation a d'importantes implications pratiques compte tenu de la diversité des menaces auxquelles sont confrontées les chèvres de montagne sur l'ensemble de leur aire de répartition — des impacts qui se répercutent souvent sur de nombreuses espèces alpines (Sato et al., 2013 ; Schmeller et al., 2022 ; Scridel et al., 2018 ; White, Cadsand, et al., 2024). Le changement climatique, notamment l'augmentation de la variabilité et de la fréquence des événements extrêmes, constitue une

menace généralisée pour les espèces alpines qui, à l'instar des chèvres de montagne, présentent souvent de faibles taux de croissance démographique, une résilience limitée et nécessitent de longs délais de rétablissement après un déclin (Schmeller et al., 2022 ; White, Cadsand, et al., 2024). Les impacts anthropiques, notamment les perturbations industrielles et récréatives, la modification du paysage et l'exploitation cynégétique (Côté et al., 2013 ; Rice & Gay, 2010 ; Shackelford et al., 2018 ; White & Gregovich, 2018), peuvent également être significatifs et s'ajoutent souvent aux facteurs de stress liés au climat (sensu Abrahms et al., 2023). **Ainsi**, les données empiriques montrant que des caractéristiques démographiques clés, telles que la reproduction, sont spatialement généralisables le long d'un axe principal de répartition de la chèvre de montagne, présentent un intérêt majeur pour des applications de conservation à plus grande échelle.

Les espèces vivant dans des environnements extrêmes sont particulièrement sensibles aux changements environnementaux et aux événements stochastiques ; elles se trouvent souvent dans de petites populations isolées et sont disproportionnellement vulnérables à des déclinés ou à des extinctions localisés (Berger, 1990 ; O'Grady et al., 2004 ; Turgeon et al., 2024). **À ce titre**, la mise en œuvre d'approches de modélisation quantitative constitue un outil essentiel pour comprendre les processus de dynamique des populations, suivre leur évolution et évaluer les stratégies de conservation proposées (Johnson et al., 2010 ; Mills, 2013 ; Shenk & Franklin, 2001). Le développement de modèles pour des espèces telles que les chèvres de montagne, qui vivent dans des environnements montagneux difficiles, à partir de données de haute qualité et à long terme, représente un défi logistique mais est absolument nécessaire. Notre étude apporte une contribution importante en permettant une paramétrisation sensible au climat des composantes reproductives des modèles de population de chèvres de montagne dans la partie côtière de leur aire de répartition. Cette approche a, par exemple, révélé des informations importantes sur les effets relatifs des conditions météorologiques estivales par rapport aux conditions hivernales sur la croissance de la population de chèvres de montagne. **Plus largement**, nos analyses et notre cadre de modélisation renforcent notre capacité à acquérir une compréhension mécanistique plus complète de la dynamique des populations de chèvres de montagne dans les systèmes côtiers. Compte tenu de la sensibilité de l'espèce au changement climatique et aux impacts anthropiques, le renforcement des outils analytiques nécessaires pour relever les défis de la conservation représente une voie prometteuse pour garantir la productivité et la pérennité de l'espèce à l'avenir.

Contributions des auteurs

Kevin S. White : conceptualisation, méthodologie, recherche, gestion des données, analyse formelle, visualisation, recherche de financement, gestion du projet, supervision, rédaction du premier jet, relecture et révision. **Taal Levi** : méthodologie, recherche, analyse formelle, relecture et révision. **Eran Hood** : méthodologie, recherche, analyse formelle, recherche de financement, gestion du projet, supervision, relecture et révision. **Chris T. Darimont** : conceptualisation, méthodologie, visualisation, supervision, révision et correction du texte.

REFERENCES

- Abrahms, B., Carter, N. H., Clark-Wolf, T. J., Gaynor, K. M., Johansson, E., McInturff, A., Nisi, A. C., Rafiq, K., & West, L. (2023). Climate change as a global amplifier of human-wildlife conflict. *Nature Climate Change*, 13(3), 224–234. <https://doi.org/10.1038/s41558-023-01608-5>
- Arnold, T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1175–1178. <https://doi.org/10.2193/2009-367>
- Aublet, J.-F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., & Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159(1), 237–247. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4>
- Barboza, P. S., Van Someren, L. L., Gustine, D. D., & Bret-Harte, M. S. (2018). The nitrogen window for arctic herbivores: Plant phenology and protein gain of migratory caribou (*Rangifer tarandus*). *Ecosphere*, 9(1), e02073. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2073>
- Bårdsen, B., Henden, J., Fauchald, P., Tveraa, T., & Stien, A. (2011). Plastic reproductive allocation as a buffer against environmental stochasticity—Linking life history and population dynamics to climate. *Oikos*, 120(2), 245–257. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18597.x>
- Bårdsen, B., Næss, M. W., Tveraa, T., Langeland, K., & Fauchald, P. (2014). Risk-sensitive reproductive allocation: Fitness consequences of body mass losses in two contrasting environments. *Ecology and Evolution*, 4(7), 1030–1038. <https://doi.org/10.1002/ece3.1010>
- Bårdsen, B.-J., Fauchald, P., Tveraa, T., Langeland, K., Yoccoz, N. G., & Ims, R. A. (2008). Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology*, 89(3), 829–837. <https://doi.org/10.1890/07-0414.1>
- Barry, R. G., & Van Wie, C. C. (1974). Topo- and microclimatology in alpine areas. In *Arctic and alpine environments* (pp. 73–83). Methuen.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). *Fitting linear mixed-effects models using lme4* (Version 1). *arXiv*. <https://doi.org/10.48550/ARXIV.1406.5823>
- Beever, E. A., Ray, C., Wilkening, J. L., Brussard, P. F., & Mote, P. W. (2011). Contemporary climate change alters the pace and drivers of extinction. *Global Change Biology*, 17(6), 2054–2070. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02389.x>
- Berger, J. (1990). Persistence of different-sized populations: An empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep. *Conservation Biology*, 4(1), 91–98. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00271.x>
- Berger, J. (2018). *Extreme conservation: Life at the edges of the world*. The University of Chicago Press.
- Berger, J., Hartway, C., Gruzdev, A., & Johnson, M. (2018). Climate degradation and extreme icing events constrain life in cold-adapted mammals. *Scientific Reports*, 8(1), 1156. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19416-9>
- Bø, S., & Hjeljord, O. (1991). Do continental moose ranges improve during cloudy summers? *Canadian Journal of Zoology*, 69(7), 1875–1879. <https://doi.org/10.1139/z91-260>
- Boertje, R. D., Frye, G. G., & Young, D. D. (2019). Lifetime, known-age moose reproduction in a nutritionally stressed population. *The Journal of Wildlife Management*, 83(3), 610–626. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21613>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J.-S. S. (2009). Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Brandborg, S. M. (1955). Life history and management of the mountain goat in Idaho. *Idaho Wildlife Bulletin*, 2, 1–142.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2010). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2. ed., [4. printing]). Springer.
- Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123(2), 212–229. <https://doi.org/10.1086/284198>
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., & Albon, S. D. (1983). The costs of reproduction to red deer hinds. *The Journal of Animal Ecology*, 52(2), 367. <https://doi.org/10.2307/4560>
- Collins, C., & Kays, R. (2011). Causes of mortality in north American populations of large and medium-sized mammals: Causes of mortality in mammals. *Animal Conservation*, 14(5), 474–483. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00458.x>
- Cosgrove, C. L., Wells, J., Nolin, A. W., Putera, J., & Prugh, L. R. (2021). Seasonal influence of snow conditions on Dall's sheep productivity in Wrangell-St Elias National Park and preserve. *PLoS One*, 16(2), e0244787. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244787>
- Côté, S. D., Hamel, S., St-Louis, A., & Mainguy, J. (2013). Do mountain goats habituate to helicopter disturbance?: Mountain goat responses to helicopter disturbance. *The Journal of Wildlife Management*, 77(6), 1244. <https://doi.org/10.1002/jwmg.565>
- Dailey, T. V., & Hobbs, N. T. (1989). Travel in alpine terrain: Energy expenditures for locomotion by mountain goats and bighorn sheep.

- Canadian Journal of Zoology, 67(10), 2368–2375. <https://doi.org/10.1139/z89-335>
- Desforages, J., Marques, G. M., Beumer, L. T., Chimienti, M., Hansen, L. H., Pedersen, S. H., Schmidt, N. M., & Van Beest, F. M. (2021). Environment and physiology shape Arctic ungulate population dynamics. *Global Change Biology*, 27(9), 1755–1771. <https://doi.org/10.1111/gcb.15484>
- Dulude-de Broin, F., Hamel, S., Mastromonaco, G. F., & Côté, S. D. (2020). Predation risk and mountain goat reproduction: Evidence for stress-induced breeding suppression in a wild ungulate. *Functional Ecology*, 34(5), 1003–1014. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13514>
- Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J. P., & Broberg, M. (2001). Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose (*Alces alces*). *Ecology*, 82(6), 1613–1620. <https://doi.org/10.2307/2679804>
- Feder, C., Martin, J. G. A., Festa-Bianchet, M., Bérubé, C., & Jorgenson, J. (2008). Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia*, 156(4), 773–781. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1035-9>
- Felton, A. M., Wam, H. K., Borowski, Z., Granhus, A., Juvany, L., Matala, J., Melin, M., Wallgren, M., & Mårell, A. (2024). Climate change and deer in boreal and temperate regions: From physiology to population dynamics and species distributions. *Global Change Biology*, 30(9), e17505. <https://doi.org/10.1111/gcb.17505>
- Festa-Bianchet, M., & Côté, S. D. (2008). *Mountain goats: Ecology, behavior, and conservation of an alpine ungulate*. Island Press.
- Festa-Bianchet, M., Côté, S. D., Hamel, S., & Pelletier, F. (2019). Long-term studies of bighorn sheep and mountain goats reveal fitness costs of reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 88(8), 1118–1133. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13002>
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J., & Jorgenson, J. T. (1998). Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *The American Naturalist*, 152(3), 367–379. <https://doi.org/10.1086/286175>
- Fieberg, J. (2022). *Statistics for ecologists: A frequentist and Bayesian treatment of modern regression models*. An open-source online textbook.
- Fisher, J. T., Murray, S., Barrueto, M., Carroll, K., Clevenger, A. P., Hausleitner, D., Harrower, W., Heim, N., Heinemeyer, K., Jacob, A. L., Jung, T. S., Kortello, A., Ladle, A., Long, R., MacKay, P., & Sawaya, M. A. (2022). Wolverines (*Gulo gulo*) in a changing landscape and warming climate: A decadal synthesis of global conservation ecology research. *Global Ecology and Conservation*, 34, e02019. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02019>
- Forcada, J., Trathan, P. N., & Murphy, E. J. (2008). Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Global Change Biology*, 14(11), 2473–2488. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01678.x>
- Forsythe, A. B., Day, T., & Nelson, W. A. (2021). Demystifying individual heterogeneity. *Ecology Letters*, 24(10), 2282–2297. <https://doi.org/10.1111/ele.13843>
- Fox, J. L. (1991). Forage quality of *Carex macrochaeta* emerging from Alaskan alpine snowbanks through the summer. *American Midland Naturalist*, 126(2), 287. <https://doi.org/10.2307/2426104>
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toïgo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 367–393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367>
- Gallant, A. L., Binnian, J. M., Omernik, J. M., & Shasby, M. B. (1995). *Ecoregions of Alaska*. U.S. Government Printing Office.
- Hamel, S., Côté, S. D., & Festa-Bianchet, M. (2010). Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology*, 91(7), 2034–2043. <https://doi.org/10.1890/09-1311.1>
- Hamel, S., Côté, S. D., Gaillard, J., & Festa-Bianchet, M. (2009). Individual variation in reproductive costs of reproduction: High-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 143–151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01459.x>
- Hamel, S., Côté, S. D., Smith, K. G., & Festa-Bianchet, M. (2006). Population dynamics and harvest potential of mountain goat herds in Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 70(4), 1044–1053. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70%255B1044:PDAPHPO%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70%255B1044:PDAPHPO%255D2.0.CO;2)
- Hamel, S., Gaillard, J., Yoccoz, N. G., Loison, A., Bonenfant, C., & Descamps, S. (2010). Fitness costs of reproduction depend on life speed: Empirical evidence from mammalian populations. *Ecology Letters*, 13(7), 915–935. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01478.x>
- Hardie, D. C., & Hutchings, J. A. (2010). Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews*, 18, 1–20. <https://doi.org/10.1139/A09-014>
- Harris, R. B., Happe, P. J., Moore, W. R., Rice, C. G., Sevigny, J. M., Vales, D. J., White, K. S., & Wirtz, E. C. (2024). Survival of adult mountain goats in Washington: Effects of season, translocation, snow, and precipitation. *The Journal of Wildlife Management*, 88(1), e22495. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22495>
- Hayes, F. P., & Berger, J. (2023). Snow patch refugia benefits for species of periglacial zones—Evidence from a high-elevation obligate. *PNAS Nexus*, 2(11), pgad339. <https://doi.org/10.1093/pnasnexus/pgad339>
- Herbert, D. M., & Turnbull, W. G. (1977). A description of southern interior and coastal mountain goat ecotypes in British Columbia. *Proceedings of the First International Mountain Goat Symposium*, 1, 126–146.
- Hill, J. E., DeVault, T. L., & Belant, J. L. (2019). Cause-specific mortality of the world's terrestrial vertebrates. *Global Ecology and Biogeography*, 28(5), 680–689. <https://doi.org/10.1111/geb.12881>
- Hosmer, D. W., & Lemeshow, S. (2000). *Applied logistic regression* (2nd ed.). Wiley.
- Hutchings, J. A. (2021). *A primer of life histories: Ecology, evolution, and application* (1st ed.). Oxford University Press.
- Inman, R. M., Magoun, A. J., Persson, J., & Mattisson, J. (2012). The wolverine's niche: Linking reproductive chronology, caching, competition, and climate. *Journal of Mammalogy*, 93(3), 634–644. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-319.1>
- Jackson, M. M., Gergel, S. E., & Martin, K. (2015). Effects of climate change on habitat availability and configuration for an endemic coastal Alpine bird. *PLoS One*, 10(11), e0142110. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142110>
- Jacobson, A. R., Provenzale, A., Von Hardenberg, A., Bassano, B., & Festa-Bianchet, M. (2004). Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology*, 85(6), 1598–1610. <https://doi.org/10.1890/02-0753>
- Jessen, T. D., Service, C. N., Poole, K. G., Burton, A. C., Bateman, A. W., Paquet, P. C., & Darimont, C. T. (2022). Indigenous peoples as sentinels of change in human-wildlife relationships: Conservation status of mountain goats in Kitasoo Xai'xais territory and beyond. *Conservation Science and Practice*, 4(4), e12662. <https://doi.org/10.1111/csp2.12662>
- John, C., Kerby, J. T., Stephenson, T. R., & Post, E. (2023). Fine-scale landscape phenology revealed through time-lapse imagery: Implications for conservation and management of an endangered migratory herbivore. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 9(5), 628–640. <https://doi.org/10.1002/rse2.331>
- Johnson, H. E., Scott Mills, L., Wehausen, J. D., & Stephenson, T. R. (2010). Combining ground count, telemetry, and mark-resight data to infer population dynamics in an endangered species. *Journal of Applied Ecology*, 47(5), 1083–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01846.x>
- Keech, M. A., Bowyer, R. T., Hoef, J. M. V., Boertje, R. D., Dale, B. W., & Stephenson, T. R. (2000). Life-history consequences of maternal

- condition in Alaskan moose. *The Journal of Wildlife Management*, 64(2), 450. <https://doi.org/10.2307/3803243>
- Laake, J. L. (2013). *RMark: An R Interface for analysis of capture-recapture data with MARK* (AFSC Processed Report Nos. 2013-01; p. 25). Alaska Fisheries Science Center, NOAA.
- LaSharr, T. N., Dwinell, S. P. H., Jakopak, R. P., Rafferty, R. T., Randall, J., Stewart, C., Kaiser, R., Thonhoff, M., Scurlock, B., Fieseler, T., Fralick, G., & Monteith, K. L. (2025). Nutrition regulates reproductive senescence and terminal investment across the reproductive cycle of a long-lived mammal. *Scientific Reports*, 15(1), 4888. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-86807-0>
- LaSharr, T. N., Dwinell, S. P. H., Jakopak, R. P., Randall, J., Kaiser, R. C., Thonhoff, M., Scurlock, B., Fieseler, T., Hymas, N., Roberts, N., Hobbs, J., Zornes, M., Brimeyer, D. G., Fralick, G., & Monteith, K. L. (2023). Behavior, nutrition, and environment drive survival of a large herbivore in the face of extreme winter conditions. *Ecosphere*, 14(7), e4601. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4601>
- LaSharr, T. N., Jakopak, R. P., Bårdsen, B., Robinson, T. J., Dwinell, S. P. H., Randall, J., Kaiser, R. C., Thonhoff, M., Scurlock, B., Fieseler, T., Hymas, N., & Monteith, K. L. (2023). Shifts in risk sensitivity and resource availability alter fat stores for a large mammal following extreme winter conditions. *Functional Ecology*, 37(12), 3052–3063. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14440>
- Lemaître, J., & Gaillard, J. (2017). Reproductive senescence: New perspectives in the wild. *Biological Reviews*, 92(4), 2182–2199. <https://doi.org/10.1111/brv.12328>
- Lenart, E. A., Bowyer, R. T., Hoef, J. V., & Ruess, R. W. (2002). Climate change and caribou: Effects of summer weather on forage. *Canadian Journal of Zoology*, 80(4), 664–678. <https://doi.org/10.1139/z02-034>
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., & Whittaker, R. J. (2017). *Biogeography: Biological diversity across space and time* (5th ed.). Sinauer Associates, Inc., Publishers.
- Lynas, M., Houlton, B. Z., & Perry, S. (2021). Greater than 99% consensus on human caused climate change in the peer-reviewed scientific literature. *Environmental Research Letters*, 16(11), 114005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac2966>
- MacDonald, S. O., & Cook, J. A. (1996). The land mammal fauna of Southeast Alaska. *Canadian Field-Naturalist*, 4, 571–598.
- Mason, T. H. E., Brivio, F., Stephens, P. A., Apollonio, M., & Grignolio, S. (2017). The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behavioral Ecology*, 28(3), 908–918. <https://doi.org/10.1093/beheco/axx057>
- Mautz, W. W. (1978). Sledding on a bushy hillside: The fat cycle in deer. *Wildlife Society Bulletin*, 6(2), 88–90.
- Maxwell, S. L., Butt, N., Maron, M., McAlpine, C. A., Chapman, S., Ullmann, A., Segal, D. B., & Watson, J. E. M. (2019). Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events. *Diversity and Distributions*, 25(4), 613–625. <https://doi.org/10.1111/ddi.12878>
- McClung, D., & Schaerer, P. A. (2006). *The avalanche handbook* (3rd ed). Mountaineers Books.
- Michaud, A., White, K. S., Hamel, S., Richard, J. H., & Côté, S. D. (2024). Of goats and heat, the differential impact of summer temperature on habitat selection and activity patterns in mountain goats of different ecotypes. *Oecologia*, 206(3–4), 359–379. <https://doi.org/10.1007/s00442-024-05633-9>
- Mills, L. S. (2013). *Conservation of wildlife populations: Demography, genetics, and management* (2nd ed). Wiley-Blackwell.
- Monteith, K. L., Bleich, V. C., Stephenson, T. R., Pierce, B. M., Conner, M. M., Kie, J. G., & Bowyer, R. T. (2014). Life-history characteristics of mule deer: Effects of nutrition in a variable environment. *Wildlife Monographs*, 186(1), 1–62. <https://doi.org/10.1002/wmon.1011>
- Monteith, K. L., Stephenson, T. R., Bleich, V. C., Conner, M. M., Pierce, B. M., & Bowyer, R. T. (2013). Risk-sensitive allocation in seasonal dynamics of fat and protein reserves in a long-lived mammal. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 377–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12016>
- Moreno, J., & Møller, A. P. (2011). Extreme climatic events in relation to global change and their impact on life histories. *Current Zoology*, 57(3), 375–389. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.3.375>
- Morin, A., Rugghetti, M., Rioux-Paquette, S., & Festa-Bianchet, M. (2016). Older conservatives: Reproduction in female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) is increasingly risk-averse with age. *Canadian Journal of Zoology*, 94(5), 311–321. <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0153>
- Morrison, S. F., & Hik, D. S. (2007). Demographic analysis of a declining pika *Ochotona collaris* population: Linking survival to broad-scale climate patterns via spring snowmelt patterns. *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 899–907. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01276.x>
- Nussey, D. H., Froy, H., Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., & Austad, S. N. (2013). Senescence in natural populations of animals: Widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing Research Reviews*, 12(1), 214–225. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2012.07.004>
- O'Grady, J. J., Reed, D. H., Brook, B. W., & Frankham, R. (2004). What are the best correlates of predicted extinction risk? *Biological Conservation*, 118(4), 513–520. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.002>
- Parker, K. L., Barboza, P. S., & Gillingham, M. P. (2009). Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology*, 23(1), 57–69. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01528.x>
- Pepin, N. C., Arnone, E., Gobiet, A., Haslinger, K., Kotlarski, S., Notarnicola, C., Palazzi, E., Seibert, P., Serafin, S., Schöner, W., Terzagio, S., Thornton, J. M., Vuille, M., & Adler, C. (2022). Climate changes and their elevational patterns in the mountains of the world. *Reviews of Geophysics*, 60(1), e2020RG000730. <https://doi.org/10.1029/2020RG000730>
- Pettorelli, N., Pelletier, F., von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M., & Côté, S. D. (2007). Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88(2), 381–390. <https://doi.org/10.1890/06-0875>
- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R. J., & Jeldsø, J. (2019). Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, 365(6458), 1108–1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- Rattenbury, K. L., Schmidt, J. H., Swanson, D. K., Borg, B. L., Mangipane, B. A., & Sousanes, P. J. (2018). Delayed spring onset drives declines in abundance and recruitment in a mountain ungulate. *Ecosphere*, 9(11), e02513. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2513>
- Rauset, G. R., Low, M., & Persson, J. (2015). Reproductive patterns result from age-related sensitivity to resources and reproductive costs in a mammalian carnivore. *Ecology*, 96(12), 3153–3164. <https://doi.org/10.1890/15-0262.1>
- Ray, C., Beaver, E., & Loarie, S. (2013). Retreat of the American pika: Up the mountain or into the void? In J. F. Brodie, E. Post, & D. F. Doak (Eds.), *Wildlife conservation in a changing climate* (pp. 245–270). The University of Chicago Press.
- Renecker, L. A., & Samuel, W. M. (1991). Growth and seasonal weight changes as they relate to spring and autumn set points in mule deer. *Canadian Journal of Zoology*, 69(3), 744–747. <https://doi.org/10.1139/z91-107>
- Rice, C., Larue, B., & Festa-Bianchet, M. (2022). Variation in age of primiparity in mountain goats (*Oreamnos americanus*) estimated from horn growth increments. *Canadian Journal of Zoology*, 100(3), 176–183. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0166>

- Rice, C. G., & Gay, D. (2010). Effects of mountain goat harvest on historic and contemporary populations. *Northwestern Naturalist*, 91(1), 40–57. <https://doi.org/10.1898/NWN08-47.1>
- Rotella, J. J. (2023). Patterns, sources, and consequences of variation in age-specific vital rates: Insights from a long-term study of Weddell seals. *Journal of Animal Ecology*, 92(3), 552–567. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13870>
- Sandercock, B. K., Martin, K., & Hannon, S. J. (2005). Demographic consequences of age-structure in extreme environments: Population models for arctic and alpine ptarmigan. *Oecologia*, 146(1), 13–24. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0174-5>
- Sato, C. F., Wood, J. T., & Lindenmayer, D. B. (2013). The effects of winter recreation on alpine and subalpine Fauna: A systematic review and meta-analysis. *PLoS One*, 8(5), e64282. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064282>
- Schmeller, D. S., Urbach, D., Bates, K., Catalan, J., Cogălniceanu, D., Fisher, M. C., Friesen, J., Füreder, L., Gaube, V., Haver, M., Jacobsen, D., Le Roux, G., Lin, Y.-P., Loyau, A., Machate, O., Mayer, A., Palomo, I., Plutzer, C., Sentenac, H., ... Ripple, W. J. (2022). Scientists' warning of threats to mountains. *Science of the Total Environment*, 853, 158611. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158611>
- Scridel, D., Brambilla, M., Martin, K., Leikoinen, A., Iemma, A., Matteo, A., Jähnig, S., Caprio, E., Bogliani, G., Pedrini, P., Rolando, A., Arlettaz, R., & Chamberlain, D. (2018). A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. *Ibis*, 160(3), 489–515. <https://doi.org/10.1111/ibi.12585>
- Shackelford, N., Standish, R. J., Ripple, W., & Starzomski, B. M. (2018). Threats to biodiversity from cumulative human impacts in one of North America's last wildlife frontiers. *Conservation Biology*, 32(3), 672–684. <https://doi.org/10.1111/cobi.13036>
- Shafer, A. B. A., Côté, S. D., & Colman, D. W. (2011). Hot spots of genetic diversity descended from multiple Pleistocene refugia in an alpine ungulate. *Evolution*, 65(1), 125–138. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01109.x>
- Shafer, A. B. A., Northrup, J. M., White, K. S., Boyce, M. S., Côté, S. D., & Colman, D. W. (2012). Habitat selection predicts genetic relatedness in an alpine ungulate. *Ecology*, 93(6), 1317–1329. <https://doi.org/10.1890/11-0815.1>
- Shakeri, Y. N., White, K. S., & Waite, J. N. (2021). Staying close to home: Ecological constraints on space use and range fidelity in a mountain ungulate. *Ecology and Evolution*, 11(16), 11051–11064. <https://doi.org/10.1002/ece3.7893>
- Shanley, C. S., Pyare, S., Goldstein, M. I., Alaback, P. B., Albert, D. M., Beier, C. M., Brinkman, T. J., Edwards, R. T., Hood, E., MacKinnon, A., McPhee, M. V., Patterson, T. M., Suring, L. H., Tallmon, D. A., & Wipfli, M. S. (2015). Climate change implications in the northern coastal temperate rainforest of North America. *Climatic Change*, 130, 155–170. <https://doi.org/10.1007/s10584-015-1355-9>
- Shenk, T. M., & Franklin, A. B. (Eds.). (2001). *Modeling in natural resource management: Development, interpretation, and application*. Island Press.
- Sikes, R. S., & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2016). 2016 guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97(3), 663–688. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>
- Smiley, R. A., Wagler, B. L., LaSharr, T. N., Denryter, K. A., Stephenson, T. R., Courtemanch, A. B., Mong, T. W., Lutz, D., McWhirter, D., Brimeyer, D., Hnilicka, P., Lowrey, B., & Monteith, K. L. (2022). Heterogeneity in risk-sensitive allocation of somatic reserves in a long-lived mammal. *Ecosphere*, 13(7), e4161. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4161>
- Smith, B. L. (1988). Criteria for determining age and sex of American mountain goats in the field. *Journal of Mammalogy*, 69, 395–402. <https://doi.org/10.2307/1381400>
- Stearns, S. C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3(3), 259. <https://doi.org/10.2307/2389364>
- Stearns, S. C. (1998). *The evolution of life histories*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195577416.001.0001>
- Stephenson, T. R., German, D. W., Cassirer, E. F., Walsh, D. P., Blum, M. E., Cox, M., Stewart, K. M., & Monteith, K. L. (2020). Linking population performance to nutritional condition in an alpine ungulate. *Journal of Mammalogy*, 101(5), 1244–1256. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa091>
- Stowell, H. H. (2006). *Geology of Southeast Alaska: Rock and ice in motion* (Electronic Resource Collection QE84.S68). University of Alaska Press, Joint Library Catalog.
- Sutherland, C., Hare, D., Johnson, P. J., Linden, D. W., Montgomery, R. A., & Droge, E. (2023). Practical advice on variable selection and reporting using Akaike information criterion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290(2007), 20231261. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1261>
- Testa, J. W., & Adams, G. P. (1998). Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 79(4), 1345–1354. <https://doi.org/10.2307/1383026>
- Thompson, D. P., Crouse, J. A., Barboza, P. S., Spathelf, M. O., Herberg, A. H., Parker, S. D., & Morris, M. A. (2021). Behaviour influences thermoregulation of boreal moose during the warm season. *Conservation Physiology*, 9(1), coaa130.
- Thompson, D. P., Crouse, J. A., Jaques, S., & Barboza, P. S. (2020). Redefining physiological responses of moose (*Alces alces*) to warm environmental conditions. *Journal of Thermal Biology*, 90, 102581. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102581>
- Toigo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Girard, I., Martinot, J.-P., & Michallet, J. (2002). Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Écoscience*, 9(4), 427–433. <https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682730>
- Turgeon, R., Pelletier, F., Côté, S. D., Festa-Bianchet, M., & Hamel, S. (2024). Sporadic events have a greater influence on the dynamics of small, isolated populations than density dependence and environmental conditions. *The American Naturalist*, 204(6), 574–588. <https://doi.org/10.1086/732876>
- Van De Kerk, M., Arthur, S., Bertram, M., Borg, B., Herriges, J., Lawler, J., Mangipane, B., Lambert Koizumi, C., Wendling, B., & Prugh, L. (2020). Environmental influences on Dall's sheep survival. *The Journal of Wildlife Management*, 84(6), 1127–1138. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21873>
- Van De Kerk, M., Verbyla, D., Nolin, A. W., Sivy, K. J., & Prugh, L. R. (2018). Range-wide variation in the effect of spring snow phenology on Dall sheep population dynamics. *Environmental Research Letters*, 13(7), 075008. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aace64>
- Weladji, R. B., Holand, Ø., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Nieminen, M., & Stenseth, N. C. (2010). Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: Terminal allocation or senescence? *Oecologia*, 162(1), 261–271. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1443-5>
- White, K. S., Cadsand, B., Côté, S. D., Graves, T., Hamel, S., Harris, R. B., Hayes, F. P., Hood, E., Hurley, K., Jessen, T., Jex, B., Peitzsch, E., Sarmento, W., Schwantje, H., & Berger, J. (2024). Mountain sentinels in a changing world: Review and conservation implications of weather and climate effects on mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Global Ecology and Conservation*, 57, e03364. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03364>
- White, K. S., & Gregovich, D. P. (2017). Mountain goat resource selection in relation to mining-related disturbance. *Wildlife Biology*, 2017(1), 1–12. <https://doi.org/10.2981/wlb.00277>
- White, K. S., & Gregovich, D. P. (2018). *Mountain goat resource selection in the Haines-Skagway area: Implications for helicopter skiing management* (Wildlife Research Report No. ADF&G/DWC/WRR-2018-2). Alaska Department of Fish and Game, Division of Wildlife Conservation.

- White, K. S., Gregovich, D. P., & Levi, T. (2018). Projecting the future of an alpine ungulate under climate change scenarios. *Global Change Biology*, 24(3), 1136–1149. <https://doi.org/10.1111/gcb.13919>
- White, K. S., Gregovich, D. P., Pendleton, G. W., Barten, N. L., Crupi, A. P., Scott, R., & Larsen, D. N. (2012). Modeling resource selection of mountain goats in southeastern Alaska: Applications for population management and highway development planning. *Proceedings of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, 18, 32–42.
- White, K. S., Hood, E., Wolken, G. J., Peitzsch, E. H., Bühler, Y., Wikstrom Jones, K., & Darimont, C. T. (2024). Snow avalanches are a primary climate-linked driver of mountain ungulate populations. *Communications Biology*, 7, 423. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06073-0>
- White, K. S., Levi, T., Breen, J., Britt, M., Meröndun, J., Martchenko, D., Shakeri, Y. N., Porter, B., & Shafer, A. B. A. (2021). Integrating genetic data and demographic modeling to facilitate conservation of small, isolated mountain goat populations. *The Journal of Wildlife Management*, 85(2), 271–282. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21978>
- White, K. S., Levi, T., Hood, E., & Darimont, C. T. (2025). Data for: Life-history trade-offs and environmental variability shape reproductive demography in a mountain ungulate [Data set]. *Zenodo*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.17027519>
- White, K. S., Pendleton, G. W., Crowley, D., Griesse, H. J., Hundertmark, K. J., McDonough, T., Nichols, L., Robus, M., Smith, C. A., & Schoen, J. W. (2011). Mountain goat survival in coastal Alaska: Effects of age, sex, and climate. *The Journal of Wildlife Management*, 75(8), 1731–1744. <https://doi.org/10.1002/jwmg.238>
- White, K. S., Pendleton, G. W., & Hood, E. (2009). Effects of snow on Sitka black-tailed deer browse availability and nutritional carrying capacity in southeastern Alaska. *Journal of Wildlife Management*, 73(4), 481–487. <https://doi.org/10.2193/2007-499>
- White, K. S., Pendleton, G. W., & Waite, J. N. (2016). *Development of an aerial survey population estimation technique for mountain goats in Alaska* (Final Wildlife Research Report No. ADF&G/DWC/WRR-2016-9). Alaska Department of Fish and Game, Division of Wildlife Conservation.
- White, K. S., Watts, D. E., & Beckmen, K. B. (2021). Helicopter-based chemical immobilization of mountain goats in coastal Alaska. *Wildlife Society Bulletin*, 45(4), 670–681. <https://doi.org/10.1002/wsb.1229>
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of lack's principle. *The American Naturalist*, 100(916), 687–690. <https://doi.org/10.1086/282461>
- Tavecchia, G., Coulson, T., Morgan, B. J. T., Pemberton, J. M., Pilkington, J. C., Gulland, F. M. D., & Clutton-Brock, T. H. (2005). Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 74(2), 201–213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00916.x>