Le compromis comportemental entre la thermorégulation et la recherche de nourriture chez une espèce sensible à la chaleur



Behavioral Ecology

The official journal of the ISBE International Society for Behavioral Ecology

Behavioral Ecology (2017), 28(3), 908–918. doi:10.1093/beheco/arx057

Original Article

The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species

Tom H.E. Mason,[a,b] Francesca Brivio,[c] Philip A. Stephens,[a] Marco Apollonio,[c] and Stefano Grignolio[c]

[a]Conservation Ecology Group, Department of Biosciences, Durham University, South Road, Durham DH1 3LE, UK, [b]Biological and Environmental Sciences, School of Natural Sciences, University of Stirling, Stirling, FK9 4LA, UK, and [c]Department of Science for Nature and Environmental Resources, University of Sassari, via Muroni 25, Sassari, I-07100, Italy.

Received 12 August 2016; revised 10 February 2017; editorial decision 25 February 2017; accepted 15 March 2017; Advance Access publication 7 April 2017.

Résumé

Les changements d'aire de répartition de nombreuses espèces sont en retard par rapport au changement climatique, ce qui signifie que ces espèces sont susceptibles de subir une augmentation de la température ambiante moyenne. À mesure que le climat se réchauffe, les espèces sensibles à la chaleur pourraient être confrontées à des **compromis** de plus en plus délicats entre l'investissement dans la thermorégulation et d'autres processus clés. Nous avons étudié l'existence potentielle de compromis entre la thermorégulation comportementale et la recherche de nourriture, en prenant pour exemple un endotherme **typiquement sensible** à la chaleur : le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*). Les bouquetins se réfugient à des altitudes plus élevées lorsqu'il fait plus chaud, ce qui pourrait les empêcher d'accéder à des zones de recherche de nourriture plus rentables situées à des altitudes plus basses. Nous avons étudié ce compromis **potentiel** à l'aide de données sur l'utilisation de l'altitude et les budgets d'activité de 43 mâles marqués, recueillies pendant la saison de croissance de la végétation dans le parc national du Grand Paradis, en Italie. Nous avons utilisé la modélisation par équations structurelles pour évaluer la validité des modèles reliant la température ambiante, l'utilisation de l'altitude, la productivité végétale et le temps consacré à la recherche de nourriture. Les bouquetins ont migré vers des altitudes plus élevées au printemps et en été, maintenant leur température ambiante dans une fourchette très étroite. **Par conséquent**, lorsqu'il faisait plus chaud, les bouquetins fréquentaient des zones moins productives, comme l'indiquent des indices de végétation normalisés (NDVI) plus faibles, et consommaient du fourrage de moindre qualité, comme le montrent des teneurs plus faibles en protéines brutes dans les excréments. Les bouquetins **n'ont pas** compensé, sur le plan comportemental, la baisse de productivité du fourrage en ajustant leur

effort de recherche de nourriture. Nous identifions un compromis entre la thermorégulation et l'alimentation chez le bouquetin, ce qui pourrait avoir des répercussions négatives sur cette espèce à l'avenir. De tels compromis pourraient constituer un phénomène général chez les espèces sensibles à la chaleur. Notre étude révèle que la thermorégulation comportementale peut exercer une forte influence sur la répartition des animaux, allant même jusqu'à l'emporter sur la productivité des ressources en termes d'importance.

Mots-clés : bouquetin des Alpes, thermorégulation comportementale, changement climatique, alimentation, compromis, ongulé.

INTRODUCTION

Les températures moyennes à la surface du globe ont augmenté de 0,85°C entre 1880 et 2012 et devraient encore augmenter de 1,0 à 3,7°C d'ici la fin de ce siècle (GIEC 2013). De nombreuses espèces **réagissent** à ce réchauffement en déplaçant leur aire de répartition vers les pôles et vers des altitudes plus élevées afin de rester dans des zones climatiquement adaptées (Parmesan et Yohe 2003). **En général**, cependant, les changements d'aire de répartition, et en particulier les **déplacements altitudinaux**, sont **en retard** par rapport au changement climatique, ce qui fait que les espèces sont susceptibles d'être exposées à des températures environnementales moyennes plus élevées (Menéndez et al. 2006 ; Chen et al. 2011).

Les chercheurs s'intéressent de plus en plus aux implications physiologiques de ces hausses de température (par exemple, Helmuth 2009 ; Chown et al. 2010) et il apparaît clairement que la hausse des températures affectera fortement les bilans énergétiques et hydriques des espèces animales, à moins que celles-ci ne disposent de mécanismes leur permettant de s'y adapter (Boyles et al. 2011). On prévoit que l'adaptation de la thermorégulation autonome et comportementale jouera un rôle clé dans la réponse de nombreuses espèces au changement climatique (Kearney et al. 2009 ; Boyles et al. 2011 ; Huey et al. 2012). **Cependant**, un investissement croissant (c'est-à-dire en temps et en énergie) dans la thermorégulation réduit les ressources disponibles pour d'autres processus essentiels tels que la croissance et la survie (Dunbar 1998 ; Kearney et Porter 2004). À mesure que le climat se réchauffe, les espèces pourraient être confrontées à des compromis de plus en plus délicats entre l'investissement dans la thermorégulation et d'autres processus.

Les endothermes sensibles à la chaleur pourraient être particulièrement affectés par la hausse des températures en raison de leurs besoins élevés en énergie et en eau. Les endothermes doivent dépenser de grandes quantités d'énergie et d'eau pour réguler la production de chaleur métabolique lorsqu'ils sont exposés à des températures environnementales situées en dehors de leur plage préférentielle (McNab 2002). Une exposition répétée à des températures élevées peut nuire à l'état physique et à la survie des endothermes (Gardner et al. 2016), tandis que de courtes périodes de températures extrêmes peuvent entraîner des mortalités massives (Welbergen et al. 2008 ; McKechnie et al. 2012). Les endothermes sensibles à la chaleur peuvent dépendre en grande partie de la thermorégulation comportementale pour s'adapter au changement climatique, celle-ci étant considérée comme moins coûteuse en énergie que la thermorégulation autonome (Terrien et al. 2011). Les endothermes font preuve d'un large éventail de stratégies comportementales pour se protéger contre les fluctuations de température de l'environnement.

Lorsque les températures sont élevées, les espèces peuvent adopter des comportements favorisant la dissipation de la chaleur, tels que la posture (Stelzner et Hausfater 1986 ; du Plessis et al. 2012), et leurs rythmes d'activité peuvent s'adapter aux fluctuations de température, les rendant moins actives lorsqu'il fait plus chaud (Mason, Stephens, et al. 2014 ; Brivio et al. 2016). **De plus**, les endothermes mobiles peuvent choisir des microclimats plus frais dans leur environnement, qu'il s'agisse d'habitats plus frais (Marchand et al. 2015) ou de zones plus fraîches au sein de ces habitats, telles que les zones ombragées sous les arbres ou les rochers (Mysterud et Ostbye 1999). Il est bien établi que l'investissement dans la thermorégulation comportementale oblige les animaux à consacrer du temps et de l'énergie au détriment d'autres comportements essentiels (Dunbar 1998 ; Kearney et Porter 2004). Le choix de microclimats thermiquement adaptés peut entraîner un coût supplémentaire, en éloignant les animaux de zones favorables en termes de productivité des ressources ou de risque de prédation. Cela pourrait entraîner une baisse des taux d'acquisition de ressources ou de survie, réduisant ainsi la valeur sélective même lorsque les animaux n'adoptent pas activement de comportements de thermorégulation. À ce jour, les études sur ces **compromis** se sont principalement limitées à ceux entre thermorégulation et survie. Par exemple, certaines espèces peuvent faire un **compromis** entre l'adéquation thermique de l'habitat et le risque de prédation (Marchand et al. 2015). **Cependant**, on comprend de mieux en mieux l'existence d'un compromis potentiel entre la sélection du microclimat et l'acquisition de ressources, ce qui pourrait avoir une incidence importante sur le bilan énergétique des espèces (van Beest et al. 2012). De tels **compromis** sont susceptibles d'avoir des implications sur la manière dont les espèces réagissent au changement climatique. Quantifier ces compromis dans les conditions climatiques actuelles constitue une première étape importante pour comprendre comment ils pourraient être affectés par le réchauffement futur.

Chez les grands herbivores, on considère que l'utilisation et la sélection de l'habitat sont principalement influencées par des compromis entre les ressources et le risque de prédation (Sih 1987). **Cependant**, la thermorégulation peut également exercer une influence importante sur leur répartition (voir Mysterud et Ostbye 1999), comme cela a été démontré pour les espèces sensibles à la chaleur et les espèces tropicales (van Beest et al. 2012 ; Wiemers et al. 2014). Nous étudions ici un compromis potentiel entre la thermorégulation comportementale et la recherche de nourriture chez un herbivore sensible à la chaleur, le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*), pendant la saison de croissance de la végétation (mai-octobre), période critique pour les ongulés de montagne afin d'acquérir de l'énergie avant les rigueurs de l'hiver (Giacometti et al. 2002 ; Pettorelli et al. 2007 ; Buntgen et al. 2014). Les bouquetins sont une espèce **adaptée au froid** qui s'appuie sur des mécanismes comportementaux pour faire face aux températures élevées au printemps et en été, et peuvent ressentir une gêne et un stress liés à la chaleur lorsque la température ambiante dépasse 15°C (Grignolio et al. 2004 ; Aublet et al. 2009). Les bouquetins font face aux températures élevées du printemps et de l'été principalement en réduisant leur activité et en se déplaçant vers des altitudes plus élevées (Aublet et al. 2009). Les bouquetins peuvent être confrontés à une biomasse et à une qualité de fourrage moindres à des altitudes plus élevées, où les prairies alpines sont moins courantes et où prédominent des zones à végétation plus clairsemée (Aublet et al. 2009). **Ainsi**, le comportement alimentaire des bouquetins au printemps et en été pourrait être déterminé par un compromis entre la thermorégulation et l'acquisition d'énergie. Afin de comprendre comment un tel compromis pourrait affecter les bouquetins dans le contexte du changement climatique, il est nécessaire d'examiner s'ils sont en mesure

d'y faire face. Pour les bouquetins, dont les budgets d'activité sont synchronisés avec les variations environnementales saisonnières (Aublet et al. 2009 ; Signer et al. 2011), cela pourrait impliquer des ajustements de la proportion de temps consacrée à la recherche de nourriture en fonction de la productivité fourragère.

Nous avons examiné la **réponse altitudinale** des bouquetins aux variations de la température ambiante et étudié comment celle-ci façonne leur environnement thermique et leur milieu de recherche de nourriture. Nous avons évalué l'existence d'un lien de causalité indirect entre la température, l'altitude, la productivité végétale et le temps consacré à la recherche de nourriture (voir Figure 1), en utilisant l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) comme indicateur de la productivité végétale. Nous avons testé deux hypothèses principales : **1**) les bouquetins sont confrontés à un NDVI réduit à des températures plus élevées en raison de leur migration vers des altitudes plus élevées et **2**) les bouquetins compensent comportementalement les réductions du NDVI liées à l'altitude en ajustant le temps qu'ils consacrent à la recherche de nourriture. Nous définissons la **compensation comportementale** comme le recours à des comportements qui réduisent le coût énergétique d'un processus écologique donné. Les bouquetins peuvent **compenser** sur le plan comportemental en se **nourrissant plus longtemps**, soit **1**) dans des zones à NDVI élevé, afin de tirer parti du temps limité dont ils disposent dans ces zones, soit **2**) dans des zones à NDVI faible, pour faire face à la faible productivité fourragère de ces zones. **Enfin**, en analysant les données recueillies sur la teneur en protéines des échantillons fécaux, nous avons évalué si les prédicteurs identifiés du NDVI des zones de recherche de nourriture étaient également liés à la qualité du fourrage ingéré. À partir de nos résultats, nous avons évalué l'importance potentielle des compromis entre thermorégulation et recherche de nourriture pour comprendre les réponses des bouquetins, et des espèces thermosensibles en général, au changement climatique.

METHODES

Zone d'étude

Nous avons mené cette étude dans la vallée de Levionaz (1 700 ha), située dans le **parc national du Grand Paradis**, dans le nord-ouest des Alpes Italiennes (45°35' N, 7°12' E). La zone d'étude se compose de vallées glaciaires escarpées, situées entre 1 650 et 3 300 m d'altitude, caractérisées par des prairies alpines (composées principalement de *Festuca varia*), des moraines, des falaises rocheuses et des glaciers. Le climat local est tempéré, les chutes de neige ayant lieu principalement entre novembre et avril. La période la plus chaude de l'année s'étend de juin à septembre. La vallée de Levionaz abrite une population de bouquetins des Alpes qui fait l'objet d'un suivi dans le cadre d'une étude à long terme sur l'écologie comportementale et démographique. Au cours de notre étude, 151 bouquetins ont été recensés à Levionaz lors du recensement annuel d'automne (60 mâles, 58 femelles, 13 jeunes d'un an et 20 petits ; pour plus de détails, voir Jacobson et al. 2004). Les bouquetins sont capturés et marqués chaque année à Levionaz, entre avril et septembre, par les gardes du parc et des vétérinaires. Lors de la capture, l'âge des bouquetins est déterminé en comptant les anneaux des cornes (von Hardenberg et al. 2004) et ils sont munis de marques auriculaires ou de colliers colorés permettant de les identifier individuellement (voir Brivio et al. 2015 pour plus de détails). Au cours de notre étude, 45 mâles marqués, âgés de 2 à 15 ans, ont été recensés à Levionaz. La chasse au bouquetin n'est pas autorisée dans le parc. Au cours de la

période d'étude, une meute de loups gris (*Canis lupus*) était présente dans le parc ; elle se nourrissait principalement de chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*), le seul autre ongulé de montagne présent dans la zone d'étude (Palmegiani et al. 2013). Les bouquetins ne représentaient qu'une faible part du régime alimentaire de la meute (8 à 9% pendant **l'été**).

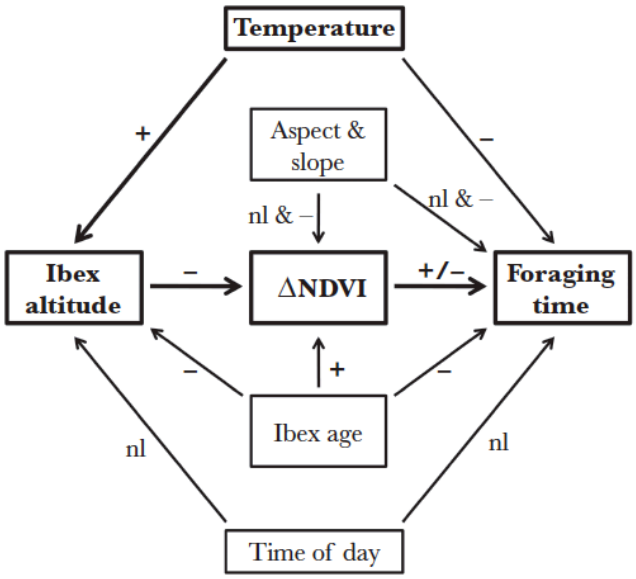


Figure 1 : Diagramme de cheminement du modèle d'équations structurelles maximal hypothétique concernant l'altitude des bouquetins, le ΔNDVI et le temps de recherche de nourriture. Le ΔNDVI correspond à la différence entre le NDVI d'un emplacement occupé par un bouquetin et le NDVI moyen de la zone d'étude à ce moment-là. Les flèches indiquent les chemins causaux hypothétiques entre les prédicteurs et les variables de réponse. La direction des effets hypothétiques est précisée, les symboles « + », « - » et « nl » indiquant respectivement des effets positifs, négatifs et non linéaires. Le chemin principal d'intérêt est indiqué en gras

Collecte des données

Nous avons suivi le comportement des bouquetins mâles entre mai et octobre 2011. Nous nous sommes concentrés sur les **mâles** car ils sont plus faciles à localiser et à observer sur de longues périodes que les femelles, qui sont accompagnées de leurs petits à cette période de l'année. Nous avons sélectionné des mâles marqués et des observations focales continues ont été menées par des observateurs isolés à l'aide de jumelles et de longues-vues (Martin et Bateson 1993). Les observateurs ont observé les bouquetins à des distances supérieures à 200 m afin de s'assurer que leur présence n'influençait pas le comportement des animaux. Afin d'établir les bilans d'activité individuels, tout changement d'état comportemental maintenu pendant plus d'une minute a été enregistré pour les comportements suivants : recherche de nourriture, repos couché, déplacement, station debout, activité sociale et autres (voir Brivio et al. 2010 pour les définitions détaillées). Les bouquetins ont consacré la majeure partie de leur temps au repos couché (46%) et à la recherche de nourriture (43%) pendant les heures de jour (Figure supplémentaire SI). La durée des observations ciblées dépendait des conditions météorologiques, variant entre 45 et 420 min (moyenne de 257 min). Les séances d'observation étaient réparties de manière uniforme sur la durée du jour (05h40 – 21h30) et entre les individus, garantissant ainsi que chaque mâle marqué soit observé toutes les 2 à 3 semaines. Au total, 374 observations (représentant 1 610 heures) ont été réalisées sur 43 bouquetins, réparties de manière homogène tout au long de la période d'étude.

Les positions des bouquetins ont été enregistrées au début et à la fin de chaque période d'observation en les localisant sur une carte à l'échelle 1:25 000. Afin d'étudier l'influence des facteurs environnementaux sur le comportement de recherche de nourriture des bouquetins, nous avons quantifié les conditions environnementales pour la position moyenne par observation. Nous avons déterminé l'altitude, l'exposition et la pente des emplacements à l'aide d'un modèle numérique d'élévation des Alpes Européennes à une résolution de 10 m, fourni par la Région autonome de la Vallée d'Aoste. Nous avons quantifié la productivité végétale des emplacements à l'aide de l'indice NDVI dérivé des données du spectroradiomètre imageur à résolution modérée (MODIS), traitées par le Centre d'observation et de science des ressources terrestres (http://glovis.usgs.gov/). Ces données ont une résolution spatiale de 250 m et sont disponibles à intervalles de 16 jours. Afin de tenir compte des variations de l'indice NDVI (indice de végétation par satellite) dues exclusivement à la maturation et à la sénescence saisonnières de la végétation, nous avons calculé l'indice ΔNDVI : la différence entre l'indice NDVI d'une position d'un bouquetin et l'indice NDVI moyen de la zone d'étude à un intervalle de temps donné. Pour calculer le NDVI moyen de la zone d'étude, nous avons défini la zone utilisée par les bouquetins pendant la période d'étude comme le polygone convexe minimal couvrant 100% de toutes les positions des bouquetins, en excluant une zone fermée de roche nue et de neige située à plus de 3 100 m d'altitude, car elle ne contenait aucun habitat adapté aux bouquetins. Nous avons calculé le NDVI moyen au sein de cette zone pour chaque intervalle de temps, pondéré par la proportion de chaque pixel NDVI de 250 × 250 m situé dans la zone. L'ΔNDVI représentait ainsi la productivité d'un emplacement par rapport aux autres zones d'habitat approprié disponibles à ce moment-là dans la zone d'étude. « Afin d'étudier l'influence de la température sur l'altitude des zones fréquentées par les bouquetins (ci-après dénommée « altitude des bouquetins ») et le temps qu'ils consacrent à la recherche de nourriture, nous avons utilisé la température ambiante quotidienne moyenne (ci-après « température quotidienne moyenne »). Les données de température horaires ont été enregistrées avec une résolution de 0,1°C par un enregistreur numérique, protégé du rayonnement solaire, installé dans une station météorologique automatique située dans la zone d'étude à 1 951 m d'altitude (45°31,33' N, 7°12,6 E ; Service météorologique de la Région autonome de la Vallée d'Aoste). Nous avons calculé la moyenne des données de température horaires enregistrées pendant les heures de jour afin d'obtenir la température quotidienne moyenne.

Enfin, nous avons recueilli des données sur la proportion de **protéines brutes** dans des échantillons de matières fécales de bouquetins afin de déterminer la relation entre l'indice NDVI et la qualité du fourrage. La teneur en protéines brutes des excréments (ci-après « FCP ») est un indicateur fiable de la qualité du fourrage ingéré (Leslie et Starkey 1985) et a été largement utilisée dans l'étude des ongulés sauvages (par exemple, *Capreolus capreolus* : Kamler et Homolka 2005 ; *Cerus elaphus* : Hebblewhite et al. 2008 ; *Ovis canadensis* : Festa-Bianchet 1988). Nous avons prélevé des échantillons de matières fécales **fraîches** sur des bouquetins mâles marqués au début de chaque mois, en utilisant des jumelles pour observer les individus en train de déféquer, puis en recueillant les échantillons immédiatement après leur départ. Le délai entre la défécation et le prélèvement était toujours inférieur à 20 minutes. Nous avons procédé ainsi pour le plus grand nombre possible de bouquetins marqués chaque mois. Nous avons conservé les échantillons dans des sachets en plastique à −20°C, avant de les sécher, puis nous avons analysé leur teneur en protéines brutes (azote × 6,25) à l'aide de

la technique de digestion acide macro-Kjeldhal (Kjeldahl 1883). Nous avons caractérisé les conditions environnementales (altitude, exposition, pente et NDVI) correspondant à chaque échantillon en nous basant sur les observations des individus effectuées au cours des 1 à 4 jours précédant la défécation observée. Chez une espèce apparentée, le bouquetin de Nubie (*Capra nubiana*), le temps de rétention moyen de la végétation dans le tube digestif des mâles adultes est de 28 à 57h, en fonction de la taille des particules (Gross et al. 1996). En nous concentrant sur la période de 1 à 4 jours (soit 24 à 96h) précédant la défécation, nous avons obtenu un instantané de l'NDVI auquel les bouquetins ont été exposés lors de leur consommation de la végétation contenue dans les échantillons fécaux, ce qui a permis de prendre en compte les variations autour du temps de digestion moyen. Nous avons collecté 67 échantillons provenant de 30 individus (âgés de 2 à 15 ans) accompagnés de données environnementales associées.

Méthodes statistiques

Avant d'ajuster les modèles, il était nécessaire d'évaluer si le NDVI constituait un indicateur approprié de la qualité du fourrage consommé par les bouquetins. Pour ce faire, nous avons réalisé un test de corrélation de Pearson entre la FCP moyenne et le NDVI de chaque bouquetin pour lequel des données de FCP étaient disponibles (n = 30). Le FCP et le NDVI présentent une corrélation positive significative, ce qui indique que les bouquetins consommaient du fourrage de meilleure qualité dans les zones où le NDVI était plus élevé (r de Pearson : 0,46 ; IC à 95% : 0,13–0,71 ; P < 0,01 ; Figure supplémentaire S2).

Nous avons utilisé la **modélisation par équations structurelles** (SEM), une approche de modélisation multivariée qui évalue l'adéquation globale d'un réseau hypothétique de modèles interconnectés (Grace 2006). Les SEMs sont représentés par des diagrammes de chemins dans lesquels les flèches représentent des relations causales hypothétiques et où les variables peuvent apparaître à la fois comme **prédicteurs** et comme variables de **réponse** (voir Figure 1). Cette approche est appropriée ici car elle nous a permis d'évaluer le soutien apporté à la voie causale indirecte entre la température, l'altitude, le ΔNDVI et le temps consacré à l'alimentation dans son ensemble, plutôt que d'examiner individuellement les facteurs directs des différentes variables de réponse. Nous avons considéré le modèle SEM hypothétique présenté à la Figure 1 comme notre modèle maximal. Les approches SEMs classiques ne pouvant pas intégrer d'effets aléatoires, nécessaires à l'analyse de données structurées au niveau individuel, nous avons adopté une approche par morceaux : nous avons d'abord ajusté des modèles linéaires à effets mixtes distincts avec des interceptions aléatoires au niveau individuel, avant de les combiner dans un modèle SEM. Nous avons testé des modèles pour : **1**) l'altitude, **2**) le ΔNDVI et **3**) le temps consacré à la recherche de nourriture. Nous avons ajusté les modèles à l'aide de la méthode du maximum de vraisemblance, mise en œuvre à l'aide de la fonction « lme » du package R « nlme » (Pinheiro et al. 2014). Nous avons évalué les distributions des résidus des modèles afin de nous assurer que les hypothèses de normalité n'étaient pas violées.

Pour le modèle d'altitude, nous avons pris en compte trois prédicteurs : la température quotidienne moyenne, l'heure de la journée et l'âge des bouquetins. Nous avons utilisé le point médian de chaque observation pour représenter l'heure de la journée. Nous avons pris en compte un effet quadratique du temps, car les bouquetins effectuent des déplacements

quotidiens entre différentes altitudes, ayant tendance à fréquenter des altitudes plus élevées en milieu de journée (Aublet et al. 2009). Nous avons pris en compte l'âge car l'utilisation de l'altitude peut varier en fonction de la taille corporelle (Aublet et al. 2009), en raison d'une plus grande sensibilité thermique (Peters 1986) ou de besoins énergétiques différents (Demment et Van Soest 1985) chez les individus de plus grande taille. La masse des bouquetins mâles varie considérablement avec l'âge ; ils atteignent leur masse asymptotique entre 9 et 10 ans, lorsqu'ils pèsent en moyenne 1,5 fois plus qu'à l'âge de 5 ans (Bergeron et al. 2010). Pour le modèle ΔNDVI, nous avons pris en compte les effets de l'altitude, de l'exposition, de la pente et de l'âge des bouquetins. L'âge peut à nouveau jouer un rôle, car les besoins énergétiques différents des individus de plus grande taille pourraient influencer le type de végétation sur laquelle ils se nourrissent (Brivio et al. 2014), affectant ainsi le ΔNDVI indépendamment de l'altitude. Nous avons inclus l'exposition et la pente afin de tenir compte des variations de la productivité végétale induites par la topographie. Nous avons utilisé le cosinus de l'exposition pour étudier les différences de ΔNDVI entre les versants orientés au nord et ceux orientés au sud, qui sont susceptibles de présenter des variations en termes d'exposition au soleil et au vent. Pour le modèle relatif au temps consacré au broutage, nous avons pris en compte les effets du ΔNDVI, de l'heure de la journée, de la température quotidienne moyenne, de l'exposition, de la pente et de l'âge des bouquetins. Nous avons pris en compte le ΔNDVI, l'exposition et la pente pour vérifier si les bouquetins adaptaient le temps consacré à la recherche de nourriture en fonction de la productivité de la végétation et des conditions générales de recherche de nourriture. Nous avons pris en compte un effet quadratique de l'heure de la journée, car les bouquetins consacrent plus de temps à la recherche de nourriture le matin et le soir, ainsi qu'un effet linéaire de la température, car ils y consacrent moins de temps lors des journées plus chaudes (Aublet et al. 2009). **De plus**, nous avons pris en compte une interaction entre ces effets afin d'évaluer si l'influence de l'heure de la journée sur la recherche de nourriture variait en fonction de la température. Nous avons pris en compte l'âge, car les grands mâles peuvent consacrer moins de temps à la recherche de nourriture en raison de besoins énergétiques relatifs plus faibles (Aublet et al. 2009).

Nous avons mis les variables à l'échelle avant la modélisation ($[x-\bar{x}]/\sigma_x$) afin d'obtenir des coefficients standardisés, comparables entre les prédicteurs. Pour chaque modèle, nous avons examiné toutes les combinaisons possibles de prédicteurs et évalué la parcimonie du modèle à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC). Nous avons retenu les modèles présentant un $\Delta AIC \leq 6$ comme sous-modèles candidats pour les modèles d'équation structurelle (SEM) (Richards 2008). Ensuite, nous avons combiné les sous-modèles candidats relatifs à l'altitude, à l'ANDVI et au temps consacré à la recherche de nourriture dans des modèles d'équation structurelle (SEM).

Nous avons envisagé différents modèles SEM candidats en fonction de l'interdépendance des ensembles de sous-modèles candidats. Au total, nous avons examiné 72 modèles, dont 8 ne reliaient que les sous-modèles d'altitude et du ΔNDVI (voir le Tableau supplémentaire S1). Nous avons évalué l'ajustement des modèles SEMs à l'aide de tests de séparation directionnelle (Shipley 2009), mis en œuvre avec le package R « piecewise.sem » (Lefcheck 2015). Les tests de séparation directionnelle calculent la signification statistique des chemins causaux potentiels absents du modèle ajusté (en ne prenant en compte que les variables déjà

présentes dans le modèle), ce qui permet d'obtenir une mesure globale de l'ajustement du modèle : la statistique C de Fisher. Les modèles dont les valeurs *P* de la statistique *C* de Fisher sont supérieures à 0,05 sont considérés comme représentant de manière adéquate les données sous-jacentes.

Nous avons retenu les modèles SEMs qui représentaient adéquatement les données et avons comparé leurs performances à l'AIC calculé selon la méthode de Shipley (2013) basée sur la statistique C de Fisher. Nous avons considéré que les modèles présentant un $\Delta AIC \leq 6$ et inférieur à celui de tous les modèles imbriqués plus simples bénéficiaient d'un certain soutien (Richards 2008). Afin d'examiner les performances du meilleur modèle SEM, nous avons représenté graphiquement les effets partiels entre les variables de réponse et les prédicteurs clés. Les graphiques d'effets partiels illustrent les relations entre une réponse et un prédicteur, tout en tenant compte statistiquement des effets des autres prédicteurs de ce modèle (pour plus de détails, voir Lefcheck 2015).

Nous avons ensuite cherché à déterminer si certains facteurs proximaux de réduction de le ΔNDVI étaient associés de manière similaire au FCP. Nous avons ajusté des modèles linéaires à effets mixtes à l'aide de « Ime », en prenant le FCP comme variable de réponse et tous les facteurs proximaux testés de le ΔNDVI comme prédicteurs (à savoir l'âge, l'altitude, l'exposition et la pente). Nous avons utilisé des interceptions aléatoires indépendantes pour l'individu et le jour de l'année. Des effets aléatoires liés au jour de l'année ont été inclus afin de tenir compte des variations saisonnières de la teneur en protéines de la végétation, résultant de la maturation et de la sénescence de celle-ci. En raison de la taille relativement faible de l'échantillon des données FCP ($n = 67$), nous avons utilisé l'AICc plutôt que l'AIC pour la sélection des modèles. Comme précédemment, nous avons considéré que les modèles présentant un $\Delta AICc \leq 6$ et inférieur à celui de tous les modèles imbriqués plus simples bénéficiaient d'un certain soutien (Richards 2008).

Enfin, nous avons exploré les tendances temporelles saisonnières de la température, de l'altitude et du NDVI afin d'illustrer les effets de la voie causale identifiée à l'aide du SEM sur les conditions environnementales rencontrées par les bouquetins au cours de la saison. Nous avons ajusté des modèles linéaires à effets mixtes pour **1**) l'altitude, **2**) la température et **3**) le NDVI rencontrés par les bouquetins, avec le jour de l'année comme variable prédictive et des interceptions aléatoires au niveau individuel.

Pour la **température subie** par les bouquetins, nous avons utilisé les données de température enregistrées sur les sites d'étude à l'aide d'enregistreurs de données Button (Button « Temperature Loggers DS1921G-F5 », Maxim Integrated ; résolution de 0,5°C). Les enregistreurs ont été placés à 1 m au-dessus du niveau du sol, à l'intérieur d'un boîtier blanc perforé afin de les protéger du rayonnement solaire. À titre de comparaison, nous avons ensuite ajusté des tendances pour la température quotidienne moyenne et le NDVI quotidien moyen de la zone d'étude. Ici, nous avons privilégié le NDVI plutôt que le ΔNDVI afin de comparer visuellement les tendances saisonnières du NDVI observé chez les bouquetins avec celles du NDVI de la zone d'étude. Nous avons envisagé des modèles présentant des tendances linéaires, quadratiques ou aucune tendance, en identifiant l'option la plus parcimonieuse à l'aide de l'AIC (voir le Tableau supplémentaire S2).

RESULTATS

Nous avons mis en évidence des indices solides d'un lien de causalité indirect entre la température, l'altitude et l'indice ΔNDVI observé chez les bouquetins, et donc l'existence d'un **compromis** entre la thermorégulation et l'accès au fourrage (Figure 2a ; Tableaux 1 et 2). **Cependant**, rien n'indique que les bouquetins aient compensé ce compromis sur le plan comportemental en adaptant leur temps de recherche de nourriture en fonction de la productivité du fourrage.

Il existe une forte relation positive entre la température quotidienne moyenne et l'altitude des bouquetins (Tableau 1a ; Figure 2b). La température quotidienne moyenne présente une tendance temporelle quadratique croissante, passant de 7,4°C en mai à 13,4°C en août (1), avant de redescendre à 7,6°C fin octobre (Figure 3a). L'altitude moyenne des bouquetins présente une tendance quadratique similaire : elle augmente au printemps et en été, passant d'environ 2 200 m en mai à un pic en août (9ème) à plus de 2 770 m, avant de redescendre à environ 2 400 m fin octobre (Figure 3b).

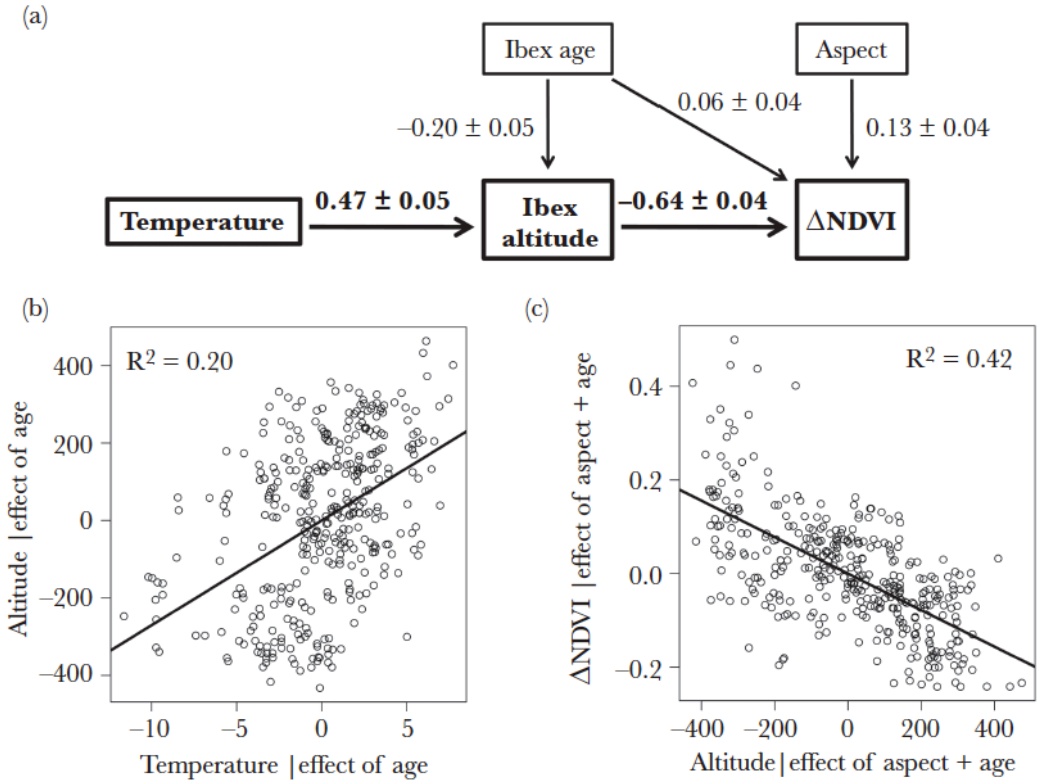


Figure 2. Diagramme de cheminement du modèle d'équations structurelles le mieux adapté à l'altitude des bouquetins et au ΔNDVI (**a**) et graphiques des effets partiels illustrant les deux principaux effets d'intérêt (**b–c**). Dans la figure a), les flèches indiquent les chemins causaux hypothétiques entre les prédicteurs et les variables de réponse. La principale voie causale d'intérêt est indiquée en gras. Les coefficients de cheminement ± SE sont affichés. Le panneau **b**) montre l'effet partiel de la température quotidienne moyenne (enregistrée par la station météorologique de la zone d'étude) sur l'altitude des bouquetins, où « température | effet de l'âge » et « altitude | effet de l'âge » correspondent respectivement à la variation de la température et de l'altitude, tout en contrôlant statistiquement l'effet de l'âge. Le panneau c) montre l'effet partiel de l'altitude des bouquetins sur ΔNDVI (la différence entre le NDVI de la localisation des bouquetins et le NDVI moyen de la zone d'étude), où « altitude | effet de l'exposition + âge » et « ΔNDVI | effet de l'exposition + âge » correspondent respectivement à la variation de l'altitude

et de ΔNDVI, tout en contrôlant statistiquement les effets de l'exposition et de l'âge. Les valeurs de R^2 ajustées sont indiquées pour les effets partiels.

Tableau 1. Sous-modèles SEM candidats pour l'altitude des bouquetins (**a**), le ΔNDVI (**b**) et le temps consacré à la recherche de nourriture (**c**)

Age	Temperature	Time	Time²	*K*	LL	ΔAIC	R^2
a) Altitude							
−0.20	0.47			5	−473.39	0.00	0.25
−0.19	0.47	0.23	−0.29	7	−472.36	1.94	0.26
				3	−523.17	95.56	

Age	Altitude	Aspect	Slope	*K*	LL	ΔAIC	R^2
b) ΔNDVI							
	−0.65	0.14		5	−424.36	0.00	0.44
0.06	−0.64	0.13		6	−423.43	0.15	0.44
	−0.65	0.13	−0.03	6	−424.04	1.37	0.44
0.06	−0.64	0.12	−0.04	7	−423.05	1.38	0.44
				3	−530.08	207.46	

Age	Aspect	ΔNDVI	Slope	Temperature	Time	Time²	Time:Temperature	*K*	LL	ΔAIC	R^2
c) Time spent foraging											
				−0.11	−5.97	5.89	−0.19	7	−422.08	0.00	0.44
		0.05		−0.09	−5.95	5.87	−0.18	8	−421.21	0.27	0.44
−0.05		0.06		−0.09	−5.97	5.89	−0.18	9	−420.30	0.45	0.44
−0.04				−0.11	−5.99	5.91	−0.19	8	−421.50	0.84	0.44
	0.03			−0.11	−5.93	5.86	−0.19	8	−421.77	1.39	0.44
			−0.02	−0.11	−5.97	5.89	−0.19	8	−421.98	1.81	0.44
	0.02	0.05		−0.10	−5.92	5.85	−0.18	9	−421.03	1.91	0.44
−0.05	0.02	0.06		−0.09	−5.94	5.87	−0.18	10	−420.14	2.12	0.45
		0.05	−0.01	−0.10	−5.95	5.87	−0.18	9	−421.15	2.15	0.44
−0.04	0.03			−0.11	−5.95	5.87	−0.19	9	−421.18	2.21	0.44
−0.05		0.06	−0.01	−0.09	−5.97	5.89	−0.18	10	−420.26	2.37	0.45
−0.04			−0.02	−0.11	−5.99	5.91	−0.19	9	−421.42	2.69	0.44
	0.03		−0.01	−0.11	−5.94	5.86	−0.19	9	−421.74	3.32	0.44
	0.02	0.05	−0.01	−0.10	−5.93	5.85	−0.18	10	−421.01	3.86	0.44
−0.05	0.02	0.06	−0.01	−0.10	−5.94	5.87	−0.18	11	−420.12	4.10	0.45
−0.04	0.03		−0.01	−0.11	−5.95	5.88	−0.19	10	−421.16	4.16	0.44
								3	−530.18	208.21	

Les modèles pris en compte se situent à moins de 6 ΔAIC des meilleurs modèles. Les coefficients standardisés, la log-vraisemblance (LL), le nombre de paramètres (*K*), la différence d'AIC par rapport au meilleur modèle (ΔAIC) et le R^2 marginal (c'est-à-dire pour les effets fixes uniquement) sont indiqués pour chaque modèle. Tous les modèles ont été ajustés avec des interceptions aléatoires au niveau individuel. Les modèles nuls sont présentés à titre de comparaison. Dans les figures (**a**) et (**c**), le temps a été considéré uniquement comme un effet quadratique (Temps + Temps²)

De nombreux éléments plaident en faveur d'un effet positif marqué de la température quotidienne moyenne sur l'altitude des bouquetins, ce qui suggère que le schéma observé de migration altitudinale saisonnière des bouquetins était déterminé par les variations saisonnières de température. Les deux modèles d'altitude candidats intègrent un effet de température et ont nettement surpassé le modèle nul selon l'AIC (Tableau 1a). Tout comme la température quotidienne moyenne, la température subie par les bouquetins présente une tendance saisonnière quadratique, mais cet effet est beaucoup moins prononcé (Figure 3a). Les températures **subies** par les bouquetins ont légèrement augmenté, passant de 7,1°C en mai à 9,6°C le 6 août, avant de redescendre à 7,7°C fin octobre. Bien que la tendance de la température quotidienne moyenne varie de 6°C, la tendance moyenne de la température subie par les bouquetins ne varie que de 2,4°C, ce qui suggère que la **migration altitudinale** a protégé les bouquetins contre les variations de température environnementale. Les deux modèles d'altitude candidats intègrent également des effets négatifs plus faibles liés à l'âge, ce qui suggère que les bouquetins plus âgés avaient tendance à fréquenter des zones de plus **basse** altitude (Tableau 1a).

L'altitude des bouquetins a fortement influencé le ΔNDVI, c'est-à-dire le NDVI observé chez les bouquetins par rapport au NDVI moyen de la zone d'étude. Le NDVI moyen de la

zone d'étude présente une tendance quadratique croissante, atteignant son niveau le plus bas (0,1) en mai, un pic à 0,37 en août (le 19), puis diminuant légèrement pour s'établir à 0,27 fin octobre (Figure 3c). **En revanche**, le NDVI moyen observé par les bouquetins présente une tendance quadratique inverse : il est le plus élevé (0,33) en mai, avant de diminuer à 0,25 en août (11ème) et d'augmenter à 0,3 fin octobre. **Ainsi**, les bouquetins ont bénéficié d'un NDVI maximal en début de saison, à un moment où le NDVI global de la zone d'étude était au plus bas. Les bouquetins ont connu de légères baisses de l'NDVI tout au long de la saison, bien que l'NDVI moyen de la zone d'étude ait augmenté de manière substantielle au printemps et en été. Il existe des preuves solides indiquant que les baisses du ΔNDVI observées chez les bouquetins étaient dues à la migration altitudinale : les données soutiennent fortement l'hypothèse d'un effet négatif marqué de l'altitude des bouquetins sur le ΔNDVI (Tableau 1b ; Figure 2c).

Tableau 2. Modèles SEM les plus performants concernant l'altitude des bouquetins et le ΔNDVI

Model	1	2	3	4
Altitude ~ Temperature	x	x	x	x
Altitude ~ Age	x	x	x	x
ΔNDVI ~ Altitude	x	x	x	x
ΔNDVI ~ Aspect	x	x	x	x
ΔNDVI ~ Age	x		x	
ΔNDVI ~ Slope			x	x
Altitude R^2	0.25	0.25	0.25	0.25
ΔNDVI R^2	0.44	0.44	0.44	0.44
Fisher's C	6.13	10.21	8.08	12.35
df	4	6	6	8
P-value	0.19	0.12	0.23	0.14
K	11	10	12	11
ΔAIC	0.00	2.08	3.95	6.22
Selected	✓	✓		

Tous les modèles présentant des performances satisfaisantes selon les tests de séparation directionnelle (c'est-à-dire $P > 0,05$) sont présentés. Le R^2 marginal (c'est-à-dire pour les effets fixes uniquement) des sous-modèles, la statistique C de Fisher avec les degrés de liberté associés et la valeur de P, le nombre de paramètres (K) et la différence d'AIC par rapport au modèle de référence (ΔAIC) sont indiqués. Les valeurs AIC ont été calculées selon la méthode de Shipley (2013) pour les modèles SEM. Les modèles sélectionnés selon les règles d'imbrication des modèles de Richards (2008) sont indiqués par des coches.

Tous les modèles ΔNDVI candidats présentent des effets marqués de l'altitude et un effet positif, mais plus faible, de **l'exposition**. L'effet de **l'exposition** suggère que les bouquetins bénéficiaient d'un NDVI plus élevé par rapport à la moyenne de la zone d'étude lorsqu'ils se trouvaient sur des pentes exposées au nord. Les modèles candidats surpassent largement le modèle nul selon l'AIC.

Les modèles à effets mixtes ne fournissent que des indices faibles indiquant que les bouquetins adaptaient le temps consacré à s'alimenter en fonction du ΔNDVI (Tableau 1c). Le temps consacré à s'alimenter était principalement influencé par l'heure de la journée, la température quotidienne moyenne et une interaction entre ces deux facteurs ; ces deux prédicteurs ainsi que leur interaction sont présents dans tous les modèles candidats d'alimentation. On observe un effet quadratique marqué de l'heure de la journée, les bouquetins passant plus de temps à se nourrir le matin et le soir (Figure 4), ainsi qu'un effet négatif plus faible de la température, les bouquetins se nourrissant **moins** lors des journées plus chaudes. **De plus**, l'interaction entre ces prédicteurs indique que les bouquetins passaient plus de temps à se nourrir le matin et moins de temps à se nourrir le soir lors des

journées plus chaudes (Figure 4). Huit des 15 modèles de recherche de nourriture candidats présentent de faibles effets positifs du ΔNDVI, ce qui suggère que les bouquetins passent plus de temps à chercher de la nourriture dans des zones où le ΔNDVI est élevé par rapport à la moyenne de la zone d'étude. **Cependant**, cet effet n'a pas été retenu dans le meilleur modèle de recherche de nourriture.

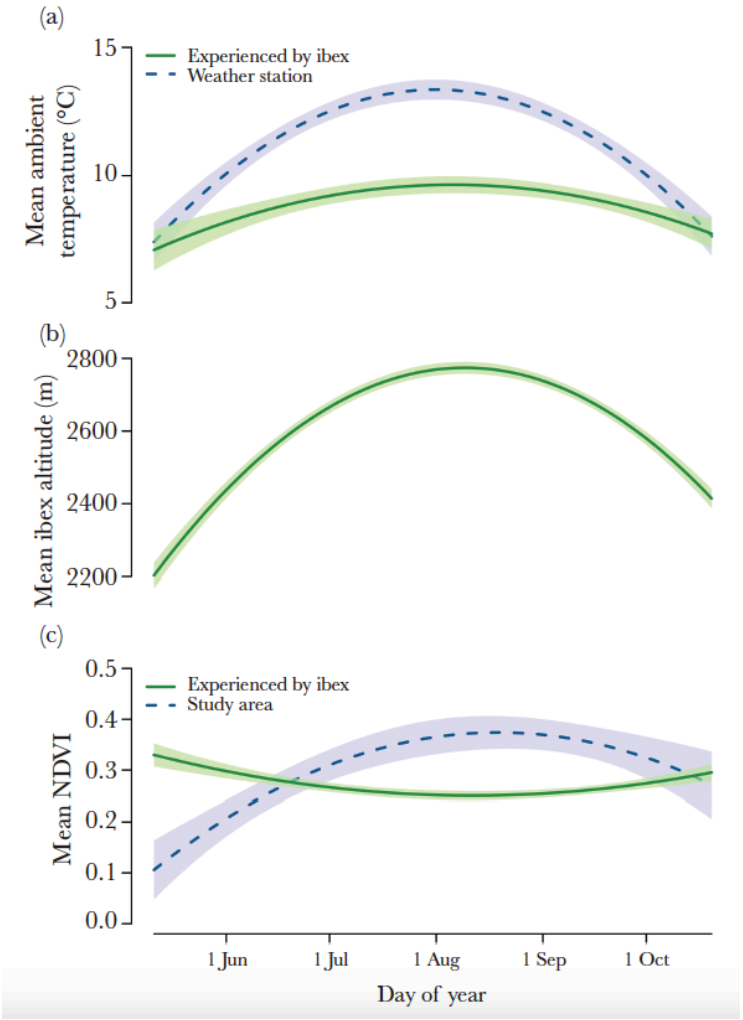


Figure 3. Variation saisonnière de la température ambiante (**a**), de l'altitude (**b**) et de l'indice NDVI (**c**) observées chez 43 bouquetins des Alpes mâles entre mai et octobre 2011. Les lignes pleines représentent les meilleures approximations des tendances saisonnières des conditions subies par les bouquetins et les zones ombrées correspondent aux approximations ± SE. Dans la figure a), la ligne pointillée représente l'ajustement optimal de la tendance de la température moyenne pendant les heures de jour, telle qu'enregistrée par la station météorologique de la zone d'étude (à 1 951 m). La température subie par les bouquetins a été enregistrée par des enregistreurs de données iButton sur les sites d'observation. Dans la figure c), la ligne pointillée représente l'ajustement optimal de la tendance de l'indice NDVI moyen de la zone d'étude

Quatre modèles SEM – qui ne relient que les sous-modèles d'altitude et le ΔNDVI – s'adaptent bien aux données selon la statistique *C* de Fisher (Tableau 2). Aucun des modèles SEM reliant les trois sous-modèles (altitude, ΔNDVI et temps consacré à la recherche de nourriture) ne s'adapte de manière adéquate aux données. Nous avons retenu le modèle 1 du Tableau 2 comme le modèle SEM le plus performant (Figure 2a). Ce modèle comporte un effet positif marqué de la température sur l'altitude des bouquetins et un effet négatif marqué de l'altitude sur le ΔNDVI ; ces effets partiels s'adaptent bien aux données (Figures 2b, c).

De plus, ce SEM comporte un effet négatif modéré de l'âge des bouquetins sur l'altitude et un faible effet positif de l'âge des bouquetins sur le ΔNDVI (Figure 2a). Ce dernier effet indique que les bouquetins plus âgés fréquentaient des zones présentant un ΔNDVI plus élevé, indépendamment de l'influence de l'altitude sur le ΔNDVI. L'effet de l'exposition sur le ΔNDVI a également été retenu dans le meilleur SEM. Les résultats du SEM indiquent que, lorsque l'on considère l'ensemble de la voie causale hypothétique, il existe un soutien solide en faveur de la relation entre la température, l'altitude et le ΔNDVI, mais aucune preuve solide d'un effet du ΔNDVI sur le temps consacré à l'alimentation. Dans l'ensemble, nos résultats montrent que les bouquetins ont fait un **compromis** entre la thermorégulation et le temps passé dans des zones à plus forte productivité végétale et n'ont pas compensé, sur le plan comportemental, la baisse de la productivité végétale en ajustant le temps consacré à s'alimenter.

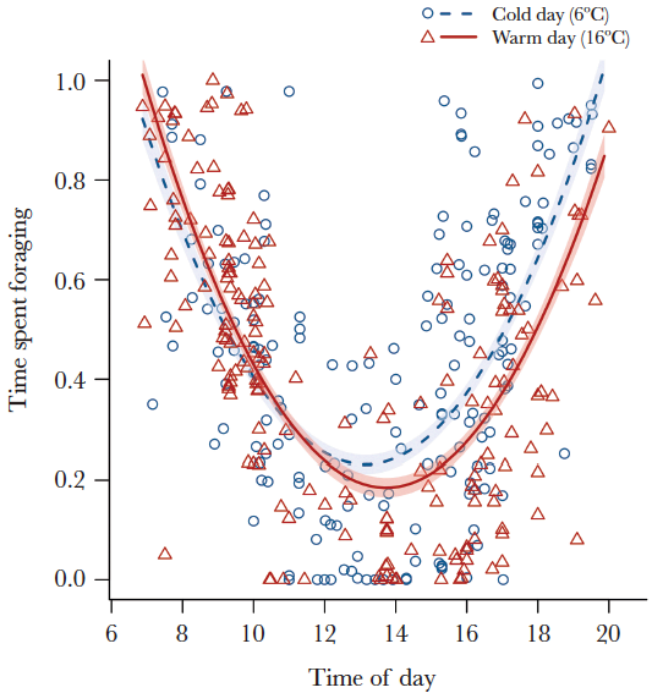


Figure 4. Effets interactifs de l'heure de la journée et de la température quotidienne moyenne sur le temps consacré à la recherche de nourriture par les bouquetins. Les courbes ajustées correspondent à des prévisions au niveau de la population (± SE) issues du modèle de temps de recherche de nourriture (voir Tableau 1c) concernant l'effet de l'heure de la journée sur le temps consacré à la recherche de nourriture lors de journées typiquement froides (6°C ; en pointillés) et chaudes (16°C ; en continu). Les cercles et les triangles correspondent respectivement aux observations réalisées lors de journées plus froides (0–12°C) et plus chaudes (13–20°C)

Un effet négatif de l'altitude sur la FCP est **partiellement** corroboré : Un effet négatif de l'altitude est inclus dans les deux meilleurs modèles FCP (Tableau 3). Cela corrobore les résultats du SEM, indiquant que les baisses de productivité de la végétation subies en raison des déplacements vers les hauteurs peuvent également entraîner la consommation de fourrage de **moindre** qualité (Figure 5). **Cependant**, le pouvoir explicatif de ces modèles est relativement faible (Tableau 3) et le modèle nul a été sélectionné parmi l'ensemble des meilleurs modèles FCP, ce qui indique que l'influence de l'altitude sur la qualité du fourrage est incertaine. On observe une tendance à une FCP plus élevée chez les individus plus âgés, un faible effet de l'âge étant présent dans le meilleur modèle.

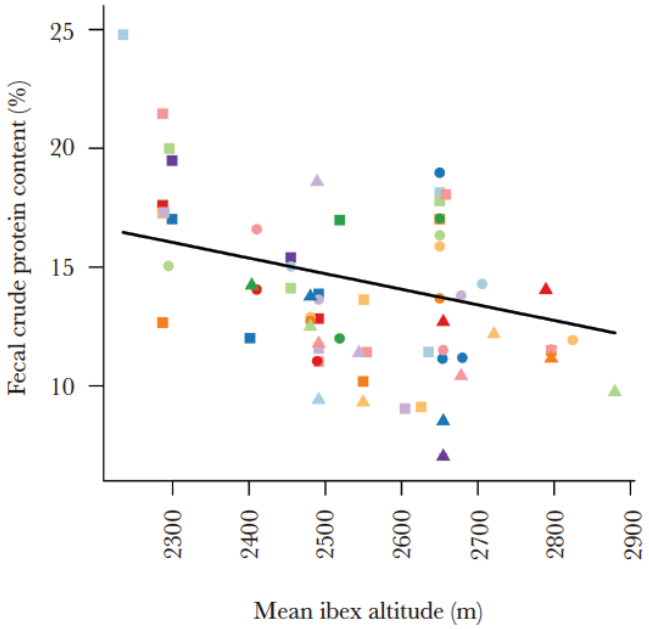


Figure 5. Relation entre l'altitude à laquelle vivent les bouquetins et la teneur en protéines brutes de leurs excréments. Chaque combinaison unique de couleur et de symbole représente un individu différent. La droite d'ajustement correspond à la prédiction au niveau de la population issue du meilleur modèle de teneur en protéines brutes des excréments, l'âge étant fixé à sa valeur moyenne

Tableau 3. Modèles les plus performants concernant la teneur en protéines brutes des excréments de bouquetins

Age	Altitude	*K*	LL	ΔAICc	R^2
0.58 ± 0.29	−1.05 ± 0.40	6	−157.84	0.00	0.13
	−1.06 ± 0.41	5	−159.79	1.50	0.09
0.58 ± 0.29		5	−160.72	3.34	0.02
		4	−162.62	4.82	

Pour chaque modèle, sont indiqués les coefficients standardisés et leur erreur-type (± SE), la log-vraisemblance (LL), le nombre de paramètres (*K*), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (ΔAICc) et le R^2 marginal (c'est-à-dire pour les effets fixes uniquement). Tous les modèles ont été ajustés avec des interceptions aléatoires individuelles et par jour de l'année. Le modèle nul est présenté à titre de comparaison

DISCUSSION

À ce jour, l'importance des compromis entre la thermorégulation et l'acquisition d'énergie dans les réponses des espèces au changement climatique n'a pas été reconnue. Notre étude apporte des **preuves solides** indiquant que les bouquetins des Alpes mâles établissent un compromis entre la thermorégulation et la recherche de nourriture. Les bouquetins se sont déplacés vers des altitudes plus élevées au printemps et en été, apparemment pour éviter les températures ambiantes élevées. **Cependant**, cela les a conduits à se rendre dans des zones présentant un NDVI inférieur à la moyenne de la zone d'étude à cette période. La teneur en protéines des excréments des bouquetins était plus faible dans les zones à faible NDVI, ce qui indique qu'ils y consommaient du fourrage de moindre qualité. Chez les espèces herbivores des zones tempérées, les conditions de recherche de nourriture pendant la saison de croissance de la végétation exercent une influence particulièrement forte sur leur fécondité et leur survie hivernale. À ce titre, les compromis entre thermorégulation et recherche de nourriture pourraient affecter la dynamique des populations à mesure que le climat se réchauffe.

Notre étude prolonge les recherches antérieures sur le rôle de la variation quotidienne de l'utilisation de l'altitude dans la thermorégulation des ongulés de montagne (Aublet et al. 2009 ; Mason, Stephens, et al. 2014), en révélant que la variation de la **température ambiante** peut être le **moteur** d'une migration altitudinale saisonnière. En raison de cette migration altitudinale, les bouquetins sont restés dans une fourchette de températures ambiantes remarquablement étroite par rapport aux fluctuations de température qu'ils auraient subies à une altitude fixe. Ce comportement limite le besoin de thermorégulation autonome et constitue donc probablement une adaptation visant à réduire la dépense énergétique et, potentiellement, à économiser l'eau. **Cependant**, en raison de leur migration vers des altitudes plus élevées, les bouquetins ont fréquenté des zones présentant un NDVI plus faible que s'ils étaient restés à des altitudes plus basses. Bien que l'indice NDVI ait été largement utilisé pour représenter la productivité fourragère des ongulés de montagne (Pettorelli et al. 2007 ; Hamel et al. 2009 ; Mason, Apollonio, et al. 2014), il peut être influencé par les variations de la couverture relative de la roche nue, de la neige et de la végétation dans les environnements montagneux (Elvidge et Lyon 1985). **Ainsi**, à haute altitude dans notre zone d'étude, où la roche nue est plus présente et la végétation moins abondante, des valeurs de NDVI plus faibles sont susceptibles d'indiquer une diminution tant de la disponibilité que de la qualité de la végétation. Nous avons constaté que le NDVI présentait une bonne corrélation avec le FCP (Figure supplémentaire S2), comme l'avait déjà montré une étude antérieure sur les ongulés de montagne (Hamel et al. 2009). Cela indique que les bouquetins se nourrissant dans des zones où le NDVI est plus élevé consommaient une végétation de meilleure qualité. **Ainsi**, bien qu'il ne soit pas possible ici de distinguer les effets relatifs de la quantité et de la qualité de la végétation sur le NDVI, ce dernier semble constituer un indicateur approprié de la qualité du fourrage. **De plus**, certains éléments indiquaient un effet négatif de l'altitude sur le FCP, suggérant à titre provisoire que les bouquetins consommaient une végétation de moindre qualité lorsqu'ils se déplaçaient vers des altitudes plus élevées.

Le **compromis** que nous avons identifié pourrait avoir des implications importantes pour les bilans énergétiques des espèces alpines. La période sans neige, entre mai et octobre, est cruciale pour l'acquisition d'énergie par les herbivores de montagne ; en dehors de cette période, le fourrage de haute qualité se fait rare en raison de la sénescence de la végétation et de l'épaisse couverture neigeuse pendant l'hiver. **Ainsi**, à l'instar d'autres espèces vivant dans des environnements fortement saisonniers, les bouquetins ne sont probablement pas en mesure de compenser la réduction de l'apport énergétique au printemps et en été en se nourrissant davantage en hiver ; le compromis identifié ici englobe donc la période principale durant laquelle les bouquetins accumulent des réserves d'énergie pour la reproduction et la survie. Nos résultats indiquent que les bouquetins **n'ont pas** compensé, sur le plan comportemental, la diminution de la disponibilité ou de la qualité du fourrage en ajustant leur budget d'activité pendant les heures de jour, qui n'était pas influencé par le ΔNDVI (voir Tableaux 1c et 2). Les bouquetins pourraient adapter leur budget de recherche de nourriture de différentes manières. Par exemple, nous avons constaté que les bouquetins passaient légèrement plus de temps à chercher de la nourriture tôt le matin lors des journées plus chaudes, ce qui pourrait compenser en partie la baisse d'activité pendant les heures les plus chaudes de ces journées (Figure 4). **Cependant**, nos modèles indiquent que l'augmentation de la recherche de nourriture le matin était suivie d'une baisse de l'activité de recherche de nourriture l'après-midi et le soir lors des journées plus chaudes, ce qui suggère que tout effet

compensatoire est faible. Un autre mécanisme compensatoire potentiel réside dans l'augmentation de la recherche de nourriture nocturne pendant les périodes de forte chaleur, bien que de **faibles** niveaux d'activité nocturne aient été enregistrés chez les bouquetins en été (Signer et al. 2011). Des travaux supplémentaires devraient être menés sur le comportement nocturne de cette espèce afin de déterminer si l'activité de recherche de nourriture des bouquetins est plus intense les nuits suivant des journées plus chaudes. Les déplacements altitudinaux quotidiens, entre des altitudes plus basses le matin et le soir et des altitudes plus élevées en milieu de journée, constituent une autre stratégie susceptible d'atténuer les effets de la migration altitudinale saisonnière. **Cependant**, contrairement à une étude précédente (Aublet et al. 2009), nous n'avons pas détecté d'effet significatif à cet égard. Bien qu'il ait été suggéré que les bouquetins se déplaçaient d'abord vers les hauteurs puis vers les bas pendant la journée (Tableau 1a), cet effet n'a pas été retenu dans le meilleur modèle et expliquait bien moins de variation dans l'altitude des bouquetins que l'effet prononcé de la température quotidienne moyenne.

Le compromis que nous avons identifié dépend de l'âge : les individus plus âgés (c'est-à-dire les plus grands) avaient tendance à fréquenter des altitudes plus basses, comme cela avait déjà été observé (Aublet et al. 2009), et se nourrissaient par conséquent dans des zones où l'indice NDVI était **plus élevé**. **De plus**, un effet positif direct de l'âge sur le ΔNDVI – indépendant de l'utilisation de l'altitude – a été retenu dans le meilleur modèle SEM. En raison de ces effets, l'acquisition d'énergie chez les individus plus âgés pourrait être moins affectée par les températures élevées. Il existe des indices faibles suggérant que les bouquetins plus âgés présentaient des niveaux de FCP plus élevés, mais un tel effet pourrait refléter la tendance des ruminants de plus grande taille à présenter des concentrations endogènes de protéines plus élevées dans leurs excréments (Van Soest 1994) plutôt que l'utilisation de zones à NDVI plus élevé. L'utilisation d'altitudes plus basses par les bouquetins plus âgés pourrait s'expliquer par des variations spécifiques à l'âge et à la taille en matière de tolérance thermique ou de besoins énergétiques. Par exemple, les bouquetins de plus grande taille se réchauffent plus lentement en raison d'une conductivité thermique plus faible (Peters 1986) ; ils peuvent donc présenter des réponses retardées à la hausse des températures et, en moyenne, fréquenter des altitudes plus basses. **De plus**, les bouquetins de plus grande taille ont des besoins énergétiques **absolus** plus élevés mais relatifs plus faibles (Demment et Van Soest 1985), ce qui pourrait influencer leur tolérance thermique ou leurs besoins en fourrage. Pour étudier les facteurs déterminants de la relation entre la taille corporelle et l'altitude, il faudrait disposer d'informations détaillées sur les effets de l'âge et de la taille corporelle sur les bilans thermiques et énergétiques. L'effet direct de l'âge sur le ΔNDVI indique que les individus plus âgés fréquentaient également des zones à plus forte productivité pour une altitude donnée. Cela pourrait indiquer une influence de l'expérience individuelle, des hiérarchies sociales (Bergeron et al. 2010) ou des besoins énergétiques sur le choix des sites d'alimentation.

Le résultat du compromis entre thermorégulation et recherche de nourriture a varié au fil de la saison. Pendant la majeure partie de l'été et de l'automne (juillet-octobre), les bouquetins ont fréquenté des zones présentant un NDVI inférieur à la moyenne de la zone d'étude. **En effet**, le point le plus bas du NDVI moyen observé coïncidait en réalité avec le pic du NDVI de la zone d'étude. Ce n'est qu'au **printemps** (mai-juin), lorsque les bouquetins fréquentaient

des zones de basse altitude autour de 2 300 m, qu'ils ont systématiquement enregistré un NDVI supérieur à la moyenne de la zone d'étude. Le **printemps** est une période critique pour les ongulés, qui doivent alors acquérir l'énergie nécessaire à leur croissance, à leur reproduction et à leur survie (Langvatn et al. 1996 ; Gaillard et al. 1997) et les conditions printanières influencent fortement la croissance des cornes et la survie des bouquetins (Giacometti et al. 2002 ; Pettorelli et al. 2007 ; Büntgen et al. 2014). Nos résultats soulignent pourquoi les conditions **printanières** sont si importantes pour la croissance et les taux vitaux des ongulés Alpins. Les bouquetins n'ont fréquenté les zones à forte productivité végétale qu'au printemps et au début de l'été, avant que la hausse des températures ne les contraigne à se rabattre sur des zones moins productives. Cela pourrait avoir des implications importantes pour l'apport énergétique des bouquetins à l'avenir. Notre étude indique qu'il sera important de comprendre comment les ongulés de montagne équilibrent thermorégulation et recherche de nourriture si les printemps deviennent plus précoces et plus chauds à l'avenir. Bien que des printemps plus longs puissent être très bénéfiques en termes d'amélioration de la qualité et de la disponibilité du fourrage, l'augmentation des températures printanières pourrait réduire la durée pendant laquelle les animaux peuvent se nourrir d'une végétation abondante et de haute qualité à des altitudes plus basses.

Notre étude apporte un nouvel éclairage important à notre compréhension des facteurs déterminants de la variation spatio-temporelle de la répartition des ongulés. Il avait déjà été démontré que les ongulés privilégiaient fortement les zones où la qualité de la végétation est élevée, en raison des avantages disproportionnés que l'amélioration de la qualité du fourrage apporte à l'apport nutritionnel (Van Soest 1994 ; White 1983). Nous démontrons que, chez les bouquetins mâles au printemps et en été, la thermorégulation est un facteur déterminant de leur répartition, qui semble l'emporter sur la productivité fourragère lorsque les températures sont élevées. Il avait été suggéré que les bouquetins Alpins pourraient tirer profit d'une migration vers les hauteurs grâce au retard de la phénologie de la végétation à des altitudes plus élevées (Büntgen et al. 2014), comme c'est le cas pour les ongulés effectuant de longues migrations le long de gradients latitudinaux et altitudinaux (Albon et Langvatn 1992 ; Hebblewhite et al. 2008). Cela n'a pas été le cas dans notre étude. Il se peut que les variations dans le calendrier de la fonte des neiges et du verdissement qui s'ensuit, selon les altitudes, aient été trop faibles pour générer un gradient altitudinal détectable de la qualité du fourrage lors du verdissement printanier. **En effet**, une étude antérieure menée dans la même région avait fait état d'augmentations négligeables de la qualité du fourrage avec l'altitude au début de la saison de croissance (Aublet et al. 2009), contrairement à des études portant sur des ongulés dans des environnements non Alpins (Albon et Langvatn 1992). Des études complémentaires menées dans différentes régions de montagne permettraient de clarifier le rôle du retard phénologique de la végétation dans la migration altitudinale des ongulés de montagne. **De manière plus générale**, notre étude démontre que la recherche sur les facteurs déterminants de la répartition des proies thermosensibles devrait prendre en compte non seulement les compromis entre le risque de prédation et les ressources, mais aussi ceux entre la thermorégulation et ces facteurs.

Nous avons ici mis en évidence un compromis chez un mammifère Alpin, mais les compromis entre thermorégulation et recherche de nourriture pourraient constituer un phénomène général chez les espèces thermosensibles (par exemple, l'élan [*Alces alces*] ; Dussault et al. 2004). On prévoit que les spécialistes thermiques devront dépenser plus

d'énergie et d'eau que les généralistes thermiques pour faire face au changement climatique (Boyles et al. 2011). Bien que la thermorégulation comportementale puisse permettre aux spécialistes thermiques de réduire les coûts liés à la thermorégulation, notre étude montre que de tels comportements peuvent empêcher les animaux d'accéder à des zones propices à l'acquisition de ressources, ce qui pourrait avoir un impact négatif sur leur survie et leur reproduction à l'avenir.

Bien que nous nous soyons ici concentrés sur les mâles, de futures études sur les compromis entre thermorégulation et recherche de nourriture chez les femelles, qui contribuent le plus à la dynamique des populations de nombreuses espèces animales, seraient précieuses. L'étude de ces compromis pourrait grandement améliorer notre compréhension de la manière dont les populations animales réagiront au changement climatique.

Des modèles tels que le nôtre, basés sur les relations entre la température environnementale et le comportement ou la répartition, peuvent fournir des informations clés sur les facteurs déterminants des compromis entre thermorégulation et recherche de nourriture. **Cependant**, pour prédire comment ces **compromis** affecteront les réponses futures des populations, il faut disposer d'informations sur les effets des variations de température à petite échelle sur le comportement et les bilans énergétiques. La modélisation des routines annuelles optimales est une technique particulièrement adaptée à cet objectif, car elle permet de quantifier les relations entre le comportement, l'énergie et les cycles de vie (McNamara et Houston 2008). De tels modèles pourraient être paramétrés à l'aide de données de terrain sur le comportement et l'énergie, deux éléments qui peuvent désormais être déduits indirectement grâce à l'accélérométrie triaxiale (Gleiss et al. 2011). Les travaux futurs utilisant ces techniques pourraient fournir des informations précieuses sur les impacts prévus du changement climatique sur la dynamique des populations d'espèces sensibles à la température.

REFERENCES

Albon S, Langvatn R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. Oikos. 65:502–513.

Aublet JF, Festa-Bianchet M, Bergero D, Bassano B. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. Oecologia. 159:237–247.

Bergeron P, Grignolio S, Apollonio M, Shipley B, Festa-Bianchet M. 2010. Secondary sexual characters signal fighting ability and determine social rank in Alpine ibex (*Capra ibex*). Behav Ecol Sociobiol. 64:1299–1307.

van Beest FM, Van Moorter B, Milner JM. 2012. Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. Anim Behav. 84:723–735.

Boyles JG, Seebacher F, Smit B, McKechnie AE. 2011. Adaptive thermoregulation in endotherms may alter responses to climate change. Integr Comp Biol. 51:676–690.

Brivio F, Bertolucci C, Tettamanti F, Filli F, Apollonio M, Grignolio S. 2016. The weather dictates the rhythms: Alpine chamois activity is well adapted to ecological conditions. Behav Ecol Sociobiol. 70:1291–1304.
Brivio F, Grignolio S, Apollonio M. 2010. To feed or not to feed? Testing different hypotheses on rut-induced hypophagia in a mountain ungulate. Ethology. 116:406–415.
Brivio F, Grignolio S, Brambilla A, Apollonio M. 2014. Intra-sexual variability in feeding behaviour of a mountain ungulate: size matters. Behav Ecol Sociobiol. 68:1649–1660.
Brivio F, Grignolio S, Sica N, Cerise S, Bassano B. 2015. Assessing the impact of capture on wild animals: the case study of chemical immobilisation on Alpine ibex. PLoS One. 10:e0130957.
Büntgen U, Liebhold A, Jenny H, Mysterud A, Egli S, Nievergelt D, Stenseth NC, Bollmann K. 2014. European springtime temperature synchronises ibex horn growth across the eastern Swiss Alps. Ecol Lett. 17:303–313.
Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science. 333:1024–1026.
Chown SL, Hoffmann AA, Kristensen TN, Angilletta Jr MJ, Stenseth NC, Pertoldi C. 2010. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. Clim Res. 43:3–15.
Demment MW, Van Soest PJ. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. Am Nat. 125:641–672.
du Plessis KL, Martin RO, Hockey PA, Cunningham SJ, Ridley AR. 2012. The costs of keeping cool in a warming world: implications of high temperatures for foraging, thermoregulation and body condition of an arid-zone bird. Global Change Biol. 18:3063–3070.
Dunbar R. 1998. Impact of global warming on the distribution and survival of the gelada baboon: a modelling approach. Global Change Biol. 4:293–304.
Dussault C, Ouellet JP, Courtois R, Huot J, Breton L, Larochelle J. 2004. Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. Ecoscience. 11:321–328.
Elvidge CD, Lyon RJ. 1985. Influence of rock-soil spectral variation on the assessment of green biomass. Remote Sens Environ. 17:265–279.
Festa-Bianchet M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. Oecologia. 75:580–586.
Gaillard J-M, Boutin J-M, Delorme D, Van Laere G, Duncan P, Lebreton J-D. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. Oecologia. 112:502–513.
Gardner JL, Amano T, Sutherland WJ, Clayton M, Peters A. 2016. Individual and demographic consequences of reduced body condition following repeated exposure to high temperatures. Ecology. 97:786–795.
Giacometti M, Willing R, Defila C. 2002. Ambient temperature in spring affects horn growth in male alpine ibexes. J Mammal. 83:245–251.
Gleiss AC, Wilson RP, Shepard EL. 2011. Making overall dynamic body acceleration work: on the theory of acceleration as a proxy for energy expenditure. Methods Ecol Evol. 2:23–33.
Grace JB. 2006. Structural equation modeling and natural systems. Cambridge (UK) and New York (USA): Cambridge University Press.
Grignolio S, Rossi I, Bassano B, Parrini F, Apollonio M. 2004. Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in relation to climatic conditions and age. Ethol Ecol Evol. 16:255–264.
Gross JE, Alkon PU, Demment MW. 1996. Nutritional ecology of dimorphic herbivores: digestion and passage rates in Nubian ibex. Oecologia. 107:170–178.
Hamel S, Garel M, Festa-Bianchet M, Gaillard JM, Côté SD. 2009. Spring Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in mountain ungulates. J Appl Ecol. 46:582–589.
von Hardenberg A, Bassano B, Arranz MdPZ, Bogliani G. 2004. Horn growth but not asymmetry heralds the onset of senescence in male Alpine ibex (*Capra ibex*). J Zool. 263:425–432.
Hebblewhite M, Merrill E, McDermid G. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. Ecol Monogr. 78:141–166.
Helmuth B. 2009. From cells to coastlines: how can we use physiology to forecast the impacts of climate change? J Exp Biol. 212:753–760.
Huey RB, Kearney MR, Krockenberger A, Holtum JA, Jess M, Williams SE. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 367:1665–1679.
IPCC. 2013. Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge (UK) and New York (USA): Cambridge University Press.
Jacobson AR, Provenzale A, Von Hardenberg A, Bassano B, Festa-Bianchet M. 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. Ecology. 85:1598–1610.
Kamler J, Homolka M. 2005. Faecal nitrogen: a potential indicator of red and roe deer diet quality in forest habitats. Folia Zoologica. 54:89–98.
Kearney M, Porter WP. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. Ecology. 85:3119–3131.
Kearney M, Shine R, Porter WP. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. Proc Natl Acad Sci USA. 106:3835–3840.
Kjeldahl JZ. 1883. A new method for the determination of nitrogen in organic matter. Anal Chem. 22:366–382.
Langvatn R, Albon S, Burkey T, Clutton-Brock T. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. J Anim Ecol. 65:653–670.
Lefcheck JS. 2015. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. Methods Ecol Evol. 7:573–579.
Leslie DM, Starkey EE. 1985. Fecal indices to dietary quality of cervids in old-growth forests. J Wildl Manage. 49:142–146.
Marchand P, Garel M, Bourgoin G, Dubray D, Maillard D, Loison A. 2015. Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. Behav Ecol. 26:472–482.
Martin PR, Bateson P. 1993. Measuring behaviour: an introductory guide. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
Mason THE, Apollonio M, Chirichella R, Willis SG, Stephens PA, 2014. Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. Front Zool. 11:69.
Mason THE, Brivio F, Stephens PA, Apollonio M, Grignolio S. 2017. Data from: the behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. Dryad Digital Repository. http://datadryad.org/handle/10255/dryad.139661
Mason THE, Stephens PA, Apollonio M, Willis SG. 2014. Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. Glob Chang Biol. 20:3872–3882.
McKechnie AE, Hockey PA, Wolf BO. 2012. Feeling the heat: Australian landbirds and climate change. Emu. 112:1–7.
McNab BK. 2002. The physiological ecology of vertebrates: a view from energetic. Ithaca (NY): Cornell University Press.
McNamara JM, Houston AI. 2008. Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 363:301–319.
Menéndez R, Megías AG, Hill JK, Braschler B, Willis SG, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Thomas CD. 2006. Species richness changes lag behind climate change. Proc Biol Sci. 273:1465–1470.
Mysterud A, Østbye E. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. Wildl Soc Bull. 27:385–394.
Palmegiani I, Gazzola A, Apollonio M. 2013. Wolf diet and its impact on the ungulates community in a new recolonized area of Western Alps: Gran Paradiso National Park. Folia Zoologica. 62:59–66.
Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature. 421:37–42.
Peters RH. 1986. The ecological implications of body size. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
Pettorelli N, Pelletier F, Von Hardenberg A, Festa-Bianchet M, Côté SD. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. Ecology. 88:381–390.
Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, Team RC. 2014. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. http://cranr-projectorg/web/packages/nlme/indexhtml.
Richards SA. 2008. Dealing with overdispersed count data in applied ecology. J Appl Ecol. 45:218–227.
Shipley B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. Ecology. 90:363–368.
Shipley B. 2013. The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. Ecology. 94:560–564.
Signer C, Ruf T, Arnold W. 2011. Hypometabolism and basking: the strategies of Alpine ibex to endure harsh over-wintering conditions. Funct Ecol. 25:537–547.
Sih A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. Hanover, New England, USA: University Press of New England.
Stelzner JK, Hausfater G. 1986. Posture, microclimate, and thermoregulation in yellow baboons. Primates. 27:449–463.
Terrien J, Perret M, Aujard F. 2011. Behavioral thermoregulation in mammals: a review. Front Biosci (Landmark Ed). 16:1428–1444.
Van Soest PJ. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Ithaca (NY): Cornell University Press.
Welbergen JA, Klose SM, Markus N, Eby P. 2008. Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. Proc Biol Sci. 275:419–425.
White RG. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. Oikos. 40:377–384.
Wiemers DW, Fulbright TE, Wester DB, Ortega-S JA, Rasmussen GA, Hewitt DG, Hellickson MW. 2014. Role of thermal environment in habitat selection by male white-tailed deer during summer in Texas, USA. Wildl Biol. 20:47–56.