

La prédation du loup sur les ongulés sauvages : impacts directs et indirects

AUTEURS : CLAIRE ANCEAU, JEAN-PIERRE BERGEON & XAVIER TARDY(†)¹, GÉRARD CARATTI & GÉRARD MILLISHER², DANIEL SIMÉON³, ALAIN MORAND², ANNE LOISON⁴, JEAN-MICHEL GAILLARD⁵, AYMERIC HOUSTIN & CHRISTOPHE DUCHAMP⁶, QUENTIN RICHARD, CAROLE TOÏGO & DANIEL MAILLARD¹

¹ ONCFS, CNERA Faune de montagne.

² Parc national du Mercantour.

³ Fédération départementale des chasseurs des Alpes-Maritimes.

⁴ Université de Savoie, CNRS UMR 5553.

⁵ Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS UMR 5558 – Lyon.

⁶ ONCFS, CNERA Prédateurs et animaux déprédateurs.

Introduction par Daniel Maillard, responsable du CNERA Faune de montagne.



> Introduction - L'impact des prédateurs sur les espèces chassables :

un sujet plus que jamais d'actualité

p. 22

> I. Les ongulés sauvages sous la dent du loup :

quel impact de la prédation sur la survie ?

p. 24

> II. Quel impact des prédateurs sur la vigilance des ongulés de montagne ?

Cas du chamois et du mouflon

p.30

> Remerciements - Bibliographie

p. 36



L'impact des prédateurs sur les espèces chassables : un sujet plus que jamais d'actualité

© P. Ahlqvist

Des populations d'ongulés sauvages en progression depuis 40 ans !

Lors de la création de l'Office national de la chasse en 1972, une des consignes données à l'établissement était de rétablir les populations d'ongulés sauvages décimées par une chasse excessive entre les deux guerres.

Ce défi a été relevé, en collaboration avec les fédérations départementales des chasseurs (FDC) et les chasseurs eux-mêmes, et depuis les années 2000 toutes les espèces d'ongulés sauvages présentes en France ont progressé. Le chevreuil et le sanglier utilisent à peu près tous les milieux disponibles. Le chamois et l'isard ont colonisé l'ensemble des Alpes et des Pyrénées, et la surface occupée par le cerf a aussi fortement augmenté ; on le trouve aujourd'hui dans les massifs montagneux jusqu'à 2 000 mètres d'altitude. Le mouflon n'est pas en reste, mais sa progression est plus lente. Il n'est pas rare maintenant d'observer sur un même territoire de montagne cinq espèces différentes avec des effectifs conséquents.

Les facteurs qui ont permis cette progression générale des ongulés sauvages sont :

- 1 l'instauration du plan de chasse (généralisé au niveau national en 1979 pour le cerf, le chevreuil et le mouflon et en 1992 pour le chamois et l'isard) ayant pour but de limiter les prélèvements ;
- 2 la création de nombreux groupements d'intérêt cynégétique (GIC) dans les années 1980, qui a permis de motiver les sociétés de chasse à mieux gérer leurs cheptels en se regroupant et fédérant leurs actions sur de grandes surfaces ;
- 3 la réintroduction d'animaux issus de réserves, qui a permis de renforcer les populations existantes ou de créer de nouvelles populations en les accompagnant avec des méthodes de gestion conservatrices ;
- 4 la formation des responsables des sociétés de chasse sur la gestion et le suivi des populations d'ongulés sauvages.



Une originalité française

Grâce à cette abondance d'ongulés sauvages et aux lois internationales, le loup a fait sa réapparition en France en 1992 dans le Parc national (PN) du Mercantour à partir d'animaux venus naturellement des populations Italiennes, et colonise maintenant l'ensemble du massif alpin et même au-delà. Face à cette progression, les chasseurs s'interrogent sur l'impact qu'il peut avoir sur les populations d'ongulés sauvages et en conséquence sur les adaptations des modalités de gestion à envisager.

Pour répondre à cette question, l'ONCFS, en collaboration avec le PN du Mercantour, la FDC des Alpes-Maritimes et le CNRS, a mis en place en 2005 un programme d'étude appelé *Programme prédateur-proies* (PPP) dans la vallée de la Haute-Tinée. L'objectif de ce programme était de comprendre l'impact de la présence d'une meute de loups sur le fonctionnement biodémographique de ses proies potentielles (chamois, chevreuil, mouflon et cerf dans notre cas), afin d'ajuster au mieux les stratégies de gestion des espèces et des espaces. L'installation des loups sur un massif risque-t-elle d'anéantir



© D. Maillard/ONCFS



© D. Maillard/ONCFS

les efforts consentis de longue date pour préserver les populations d'ongulés sauvages ? L'impact du prédateur est-il additif aux autres sources de mortalité ou au contraire en partie compensatoire ? La présence des loups modifie-t-elle le comportement des proies en réaction à ce que certains nomment « le paysage de la peur » ? Autant de questions légitimes qui méritaient des réponses.

L'originalité de ce programme a été d'étudier l'interaction prédateur-proies par un suivi à double-entrée. Premièrement, le suivi de loups capturés et équipés de GPS/GSM (localisés par satellite) a permis :

❶ de suivre leurs déplacements pour définir leurs lieux de prédation et retrouver les proies prélevées et ;

❷ de déterminer le domaine vital de la meute avec les secteurs préférentiels de chasse.

Deuxièmement, le suivi des ongulés équipés de colliers VHF avec indicateurs de mortalité a permis d'évaluer leurs taux de mortalité et de les comparer aux populations suivies de longue date et vivant dans un autre territoire sans loup.

Des données concrètes sur l'impact de la prédation

Neuf années d'étude ont permis de récolter de nombreux résultats sur l'organisation spatiale d'une meute de loup, ainsi que sur son impact sur la dynamique des ongulés sauvages vivant sur son territoire. Une partie de ces résultats est présentée dans le premier article de ce dossier. Toutefois lorsqu'on étudie des espèces longévives comme les grands mammifères, un pas de temps de plusieurs décennies est souvent nécessaire pour pouvoir discriminer les impacts des différents facteurs structurant

la dynamique des populations de prédateurs-proies. Il sera donc nécessaire pour affiner nos résultats de poursuivre nos investigations.

Si les prédateurs ont un impact direct sur les populations de leurs proies, ils peuvent également avoir des effets indirects sur le fonctionnement de celles-ci, du fait des modifications comportementales qui sont adoptées pour échapper à la prédation. Un autre volet de notre étude, dont les résultats sont exposés dans le second article, montre ainsi que la présence du loup interagit avec de nombreux facteurs pour structurer le patron de vigilance des proies.

Les nouveaux enjeux des études prédateur-proies entre loups et ongulés sauvages

Grâce aux résultats de cette première étude de nouvelles questions émergent, comme par exemple :

- comment la meute définit-elle sa zone de chasse ? Celle-ci varie-t-elle dans le temps et en tenant compte de quels facteurs ?

- quel est l'impact du loup sur la distribution spatiale des ongulés ? Peut-on imaginer un effet en cascade qui modifierait l'impact des cervidés sur la forêt ?

Pour répondre à ces interrogations, il est nécessaire d'entreprendre un nouveau programme sur une durée plus longue que le précédent (afin de pouvoir discriminer l'impact de la prédation de celui des nombreux facteurs qui structurent la dynamique des populations d'ongulés), dans des territoires chassés et avec un suivi d'ongulés marqués sur l'ensemble du domaine vital de la meute, pour prendre en compte l'hétérogénéité de l'utilisation du territoire par les loups. ●



© D. Maillard/ONCFS

Les ongulés sauvages sous la dent du loup : quel impact de la prédation sur la survie ?



◀ La louve L3, l'une des quatre suivies dans le cadre de l'étude.

La présence du loup sur notre territoire est à présent un élément important à prendre en compte pour une gestion raisonnée des populations de grands herbivores. Quel est son impact sur ces communautés d'ongulés, par ailleurs soumises à de multiples influences environnementales, anthropiques ou pathologiques ? La question est complexe, tant les mécanismes interactifs et compensateurs sont nombreux. C'est donc dans une vision holiste, à l'échelle de l'écosystème plutôt que de la population, que le programme d'étude « prédateur-proies » s'est inscrit pour appréhender le sujet, à partir du suivi fin de loups et d'ongulés marqués en parallèle et en se basant sur la comparaison de sites aux situations de prédation contrastées.

Le loup a fait son retour en France en 1992 par une recolonisation progressive du territoire depuis la population italienne. Dans les Alpes françaises, les grands herbivores sont aujourd'hui soumis à cette pression de prédation qui change le mode de fonctionnement de l'écosystème. Beaucoup des travaux internationaux sur les relations loups/ongulés menés jusqu'ici ont été conduits avec une approche monospécifique et en mesurant les effets de la prédation uniquement sous l'angle du prédateur, par l'estimation des taux de capture des proies (nombre de proies tuées par meute et pas unité de temps). À notre connaissance, aucune étude n'a encore cherché à appréhender l'impact de la prédation sur la dynamique des populations de proies dans une approche plurispécifique, et

en prenant en compte les interactions possibles avec les autres facteurs structurant les paramètres démographiques.

Contrairement à ce qu'on peut penser de façon intuitive, il n'est pas évident qu'un prédateur ait un effet négatif sur le taux de croissance d'une population de proies, du fait de mécanismes de compensation liés à deux processus non antagonistes : la limitation des phénomènes de densité-dépendance et la sélection de certains types de proies (Burnham & Anderson, 1984). Le taux de multiplication d'une population peut être plus fort en présence de prédation, qui, en diminuant la densité, peut avoir un impact positif sur la survie naturelle ou sur la reproduction. En outre, la sélectivité du prédateur joue un rôle prépondérant quant à l'impact qu'il peut avoir sur la dynamique des

populations de ses proies. En effet, si la sélection des animaux dont les risques de mortalité naturelle sont plus forts que la moyenne (animaux en moins bonne condition physique ou d'une classe d'âge avec faible survie, comme les jeunes ou les sénescents), la mortalité induite par le prédateur sera de type compensatoire et l'impact de la prédation pourra être négligeable. Du fait de ces mécanismes, la relation prédateur-proies varie en interaction avec de nombreux facteurs (densité et structure en sexe et âge de la population de proies, habitat, chasse, pathologies, climat, présence d'autres espèces de proies sur lesquelles le loup peut se reporter...), qu'il est nécessaire de prendre en compte pour comprendre l'impact réel de la présence du loup sur la dynamique des populations de proies. Pour illustrer cette nécessité, l'exemple du Parc national de Yellowstone (États-Unis) est frappant. L'effectif de la population de cerfs y a fortement chuté après le retour du loup, ce qui a conduit dans un premier temps à considérer de manière consensuelle la prédation comme responsable (White & Garrott, 2005) ; jusqu'à ce qu'une étude incluant divers facteurs soit menée. Il s'est alors avéré qu'une succession d'hivers particulièrement rigoureux, combinée à une augmentation du tableau de chasse, était les principaux facteurs expliquant cette diminution des effectifs de cerfs, et que la prédation par le loup n'avait eu qu'un impact négligeable (Vucetich *et al.*, 2005). La relation prédateur-proies est encore complexifiée dans les systèmes plurispécifiques, compte tenu

des multiples possibilités d'ajustement de la pression de prédation à la disponibilité relative des proies (report de prédation). Au sein des massifs alpins colonisés par le loup, cerfs, chamois, mouflons, chevreuils, bouquetins et sangliers vivent en sympatrie et font partie intégrante du régime alimentaire du loup (Flühr, 2012). L'abondance relative des différentes espèces de proies en présence, ou des différentes classes de sexe et d'âge au sein d'une espèce, va par conséquent moduler l'impact numérique de la prédation.

L'effet de la prédation sur la dynamique des populations de proies ne se résume donc pas à un nombre d'animaux tués, mais ne peut s'estimer que par la mesure fine du taux de mortalité (ou son complément, le taux de survie) de chaque espèce proie en présence, tout en prenant en compte l'ensemble des facteurs structurant les paramètres démographiques.

Le Programme prédateur-proies : une étude à double-entrée

C'est dans cette optique qu'un programme d'étude des relations prédateur-proies entre le loup et les ongulés sauvages a été initié en 2005 dans les Alpes-Maritimes au sein du massif du Mercantour, dans la vallée de la Haute-Tinée. Cette étude a été menée par l'ONCFS, en partenariat avec Le Parc national du Mercantour, la Fédération départementale des chasseurs des Alpes-Maritimes (FDC 06), le Parc naturel régional des Bauges (Savoie/Haute-Savoie) et le

CNRS. L'objectif principal du projet visait à mesurer l'impact du loup sur la dynamique des populations de quatre espèces de proies (chamois, cerf, chevreuil, mouflon) majoritaires dans son régime alimentaire, en s'appuyant sur la comparaison de deux sites présentant la même diversité d'espèces d'ongulés, mais des conditions de prédation contrastées : un site où le loup est installé en meute depuis plus de quinze ans (massif du Mercantour), et un site témoin sans meute installée où l'ONCFS mène des études sur le chamois depuis 1985 et sur le chevreuil et le mouflon depuis 2003 (massif des Bauges).

Basée sur le suivi en parallèle d'ongulés et de loups marqués individuellement, pour estimer les paramètres démographiques des proies et pour avoir un suivi direct du comportement de prédation des loups, cette étude est unique en Europe par son approche focalisée à la fois sur les proies et sur les prédateurs.

Une pression de marquage considérable dans le Mercantour

Plus de 300 ongulés marqués et suivis individuellement au fil des ans...

Entre 2005 et 2011, 219 chamois, 45 chevreuils, 26 mouflons et 15 cerfs ont été capturés et équipés de colliers VHF avec détecteur de mortalité dans le site du Mercantour, afin de pouvoir déterminer les taux de survie par capture-marquage-recapture (CMR). Les nombres de cerfs et

mouflons marqués ont été trop faibles pour conduire cette analyse, mais les taux de survie des chamois et chevreuils ont pu être estimés (§ suivant). Nous nous sommes concentrés dans cette étude sur la survie adulte, puisque ce sont les variations de ce paramètre qui ont la plus grande influence sur les fluctuations du taux de croissance des populations de grands herbivores.

... et 4 loups équipés de colliers GPS pour suivre la prédation en direct

En parallèle du marquage des ongulés, 4 loups ont été capturés, par piégeage au sol ou télé-anesthésie depuis hélicoptère, et marqués à l'aide de colliers GPS/GSM équipés de capteurs de température et d'activité. Dans l'objectif de suivre les actes de prédation sur l'ensemble de l'année, chaque mois a été divisé en deux périodes égales de suivi intensif (une localisation toutes les 30 minutes la nuit + une localisation diurne) et léger (une localisation toutes les 6 heures). En phase de suivi intensif, les zones sur lesquelles les loups étaient restés plus d'une heure étaient visitées le lendemain matin, afin de repérer les actes de prédation au plus tôt après la mise à mort. L'ensemble de ces données (localisations + température et rythmes d'activité) fournissent en outre des informations spatio-temporelles qui permettent pour la première fois en France d'établir avec précision, sur la période de suivi, l'utilisation du territoire par une meute (zones de prédation, de repos, corridors de déplacements) et la nature des proies tuées.



▲ Biche équipée d'un collier VHF au sein d'une harde.

Un impact du loup différent sur la survie du chevreuil et du chamois

Pour le chevreuil, une mortalité accrue durant les hivers très enneigés

En ce qui concerne le chevreuil, les analyses ont été réalisées sur 42 et 46 individus respectivement dans le Mercantour et dans les Bauges. L'âge précis ne pouvant être déterminé chez le chevreuil à la capture, la survie a été estimée pour les adultes (\geq à deux ans). Aucune différence entre sexes n'a été décelée, dans les deux sites. Dans le Mercantour, le meilleur modèle montre un taux de survie annuel variant en fonction de la rigueur hivernale (approximée par l'épaisseur de neige cumulée en avril). Dans les Bauges, bien que les conditions hivernales aient également montré une forte variabilité avec l'occurrence d'hivers très rudes, les chevreuils ont eu une survie constante chaque année, ne dépendant pas des conditions hivernales. Les résultats, synthétisés dans le **tableau 1**, indiquent que les chevreuils ont une survie similaire dans le Mercantour (avec loup) et dans les Bauges (sans loup) les années à hiver clément, mais souffrent d'une mortalité accrue dans le Mercantour les années à fort enneigement.

Pour le chamois, des taux de survie adulte équivalents entre sites avec et sans loups

Dans le cas du chamois, les analyses ont été réalisées entre 2005 et 2013 sur 130 femelles et 88 mâles dans le Mercantour, entre 1991 et 2012 sur 238 femelles et 84 mâles dans les Bauges. Notre échantillon ne nous permet pas d'avoir des estimations sur la classe d'âge des sénescents (> 12 ans) et nos résultats portent donc sur les juvéniles (1-2 ans), jeunes adultes (2-8 ans) et vieux adultes (8-12 ans).

Dans le Mercantour, sur la durée de l'étude (2005-2013), le modèle sélectionné indique une survie constante dans le temps, à l'exception d'une mortalité accrue en 2007-2008 et 2008-2009 quand une épidémie de kérato-conjonctivite a sévi, suivie d'un hiver extrêmement rude. Les résultats montrent que, en dehors de ces années exceptionnelles, les chamois ont une survie similaire dans les Bauges (sans loups) et dans le Mercantour (avec loups), au moins jusqu'à douze ans (**tableau 2**).

Une survie globalement pas meilleure en absence du loup...

Contrairement à ce qui pouvait être attendu de manière intuitive, chamois et chevreuils ne survivent globalement pas mieux en absence du loup que dans un site avec présence permanente d'une meute depuis plus de quinze ans.



▲ La louve L2 en cours d'anesthésie, équipée d'un collier GPS.

Les chevreuils souffrent d'une mortalité accrue en présence de loups uniquement les années à fort enneigement, suggérant une interaction entre prédation et conditions climatiques.

Les taux de survie des chamois sont similaires dans les deux situations, à l'exception de deux années pendant lesquelles un hiver rude a succédé à une épidémie de kérato-conjonctivite. Même si une interaction entre prédation et contexte environnemental défavorable n'est pas à exclure, elle semble cependant peu probable. En effet, en 2007-2008, la majorité des chamois marqués dont le cadavre a été retrouvé étaient clairement morts de maladie, et les taux de mortalité étaient similaires à ceux d'une population

d'isards subissant la même épidémie mais sans présence de loups (Crampe, 2008). En 2008-2009, hiver extrême dans les Alpes-du-Sud, l'accroissement de la mortalité que nous avons détecté a été moindre que ce qui a été observé dans d'autres populations sujettes à des conditions hivernales similaires (Rughetti *et al.*, 2011). Cela n'empêche pas que les loups aient pu profiter de l'affaiblissement des chamois ; mais dans ce cas, la prédation aura certainement été compensatoire (les loups ont tué des animaux qui seraient morts de toute façon).

L'analyse des comportements de prédation des loups équipés de colliers GPS permet de mieux comprendre les mécanismes en jeu derrière ces résultats.

Tableau 1 Taux de survie [IC 95 %] du chevreuil en présence (Mercantour) et en absence (Bauges) de loups.

	Mercantour (n = 42)	Bauges (n = 46)
Hivers « cléments »	0,90 [0,76-0,96]	0,92 [0,86-0,96]
Hivers enneigés	0,73 [0,62-0,82]	

Tableau 2 Taux de survie [IC 95 %] du chamois en présence (Mercantour) et absence (Bauges) de loups.

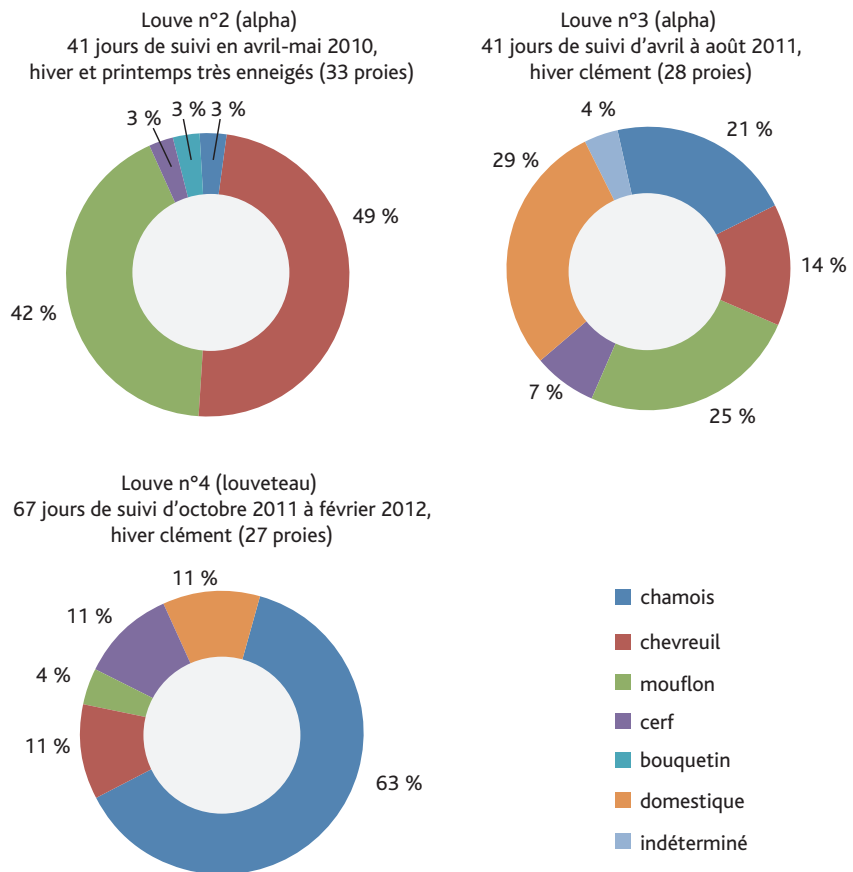
Estimations hors années à mortalité anormale liée à une épidémie de kérato-conjonctivite.

	Classe d'âge	Mercantour	Bauges
Femelles	1-8 ans	0,94 [0,90-0,96]	0,96 [0,93-0,97]
	8-12 ans	0,84 [0,75-0,90]	0,87 [0,83-0,91]
Mâles	1-2 ans	0,90 [0,74-0,97]	0,95 [0,67-0,99]
	2-12 ans	0,95 [0,91-0,97]	0,87 [0,82-0,91]

Une prédation opportuniste, dépendante des facteurs environnementaux et de la saison

Les actes de prédation de la meute ont pu être approchés finement grâce au suivi intensif et en temps réel des trois louves marquées en 2010 (L2), 2011 (L3) et 2012 (L4). Le suivi de la première louve marquée (L1), blessée et au comportement atypique (souvent seule et avec de longues périodes de repos), n'a permis aucune détection d'acte de prédation. Les données GPS obtenues au cours de phases de suivi intensif (une localisation/demi-heure pendant la nuit) ont permis de contrôler le matin même tous les actes de prédation ayant eu lieu la nuit précédente, pour déterminer l'espèce, le sexe et la classe d'âge des animaux tués. Les colliers avaient été programmés afin de pouvoir suivre le comportement de prédation au cours de périodes réparties tout au long de l'année, mais nous avons malheureusement « perdu » prématurément les trois louves marquées : mort à l'automne des deux premières (accidentelle pour L2, braconnage pour L3) et dispersion en dehors du site d'étude de L4 en fin d'hiver. Toutes trois ont cependant pu être suivies au cours de périodes contrastées en termes de saisons et de conditions climatiques, et les données récoltées ont mis en évidence des régimes alimentaires très différents (figure 1) :

Figure 1 Répartition des proies tuées lors du suivi d'un des membres de la meute de loups de Haute-Tinée en 2010, 2011 et 2012.



▲ Suivi télémétrique (survie/mortalité) des ongulés équipés de VHF.

© J.-P. Bergon/ONCFS

- L2, louve alpha reproductrice, a été suivie de manière intensive pendant 41 nuits entre avril et mai 2010. L'enneigement très important cet hiver/printemps a rendu le chevreuil plus vulnérable à la prédation (16 chevreuils tués et 1 seul chamois sur 33 proies retrouvées). Le mouflon a également représenté une part importante des proies, principalement les agneaux au moment du pic des naissances ;

- L3, qui a remplacé L2 en tant que femelle alpha reproductrice, a aussi été suivie pendant 41 nuits, d'avril à août 2011. Cette année-là, l'hiver a été plus clément et la neige avait entièrement disparu dès le mois d'avril. Chevreuils et chamois représentent alors une part similaire du régime alimentaire (6 chamois et 4 chevreuils sur 28 proies retrouvées). Comme l'année précédente, les agneaux de mouflons ont constitué une part importante des proies en avril. Les moutons représentent une part non négligeable du régime alimentaire de la meute en été ;

- L4, jeune de l'année dont la mère (L3) est morte quelques semaines auparavant, a été suivie pendant 67 nuits, de mi-octobre 2011 à mi-février 2012. Ces données hivernales complètent celles des autres louves (printemps et été). Cet hiver était clément et dans ces conditions, plus de 60 % des actes de prédation se sont portés sur la seule

espèce chamois. Cette jeune femelle a été suivie pendant une phase de déstructuration sociale de la meute (louve alpha branconnée). Elle a régulièrement été observée sur des actions de charognage, ce qui explique le faible nombre de proies retrouvées (n = 27) par rapport au nombre de jours du suivi, comparé aux deux autres louves (figure 1).

La vulnérabilité et l'abondance des proies mises à profit...

Un enseignement fort de ce suivi est que le loup est opportuniste et construit son régime alimentaire de façon à tirer parti de la vulnérabilité et de l'abondance de différents types de proies : agneaux de mouflon au printemps, chevreuils sur fort manteau neigeux, moutons lorsqu'ils sont à proximité...

Le fait que le chevreuil ait constitué une grande part du régime alimentaire de la meute au cours du printemps très enneigé confirme les résultats obtenus sur la survie. Chez cette espèce, conditions climatiques et prédation interagissent pour impacter la survie : la présence du loup ne diminue la survie moyenne des adultes que lorsque les hivers sont très enneigés. Moins adapté au milieu de montagne que le chamois, les

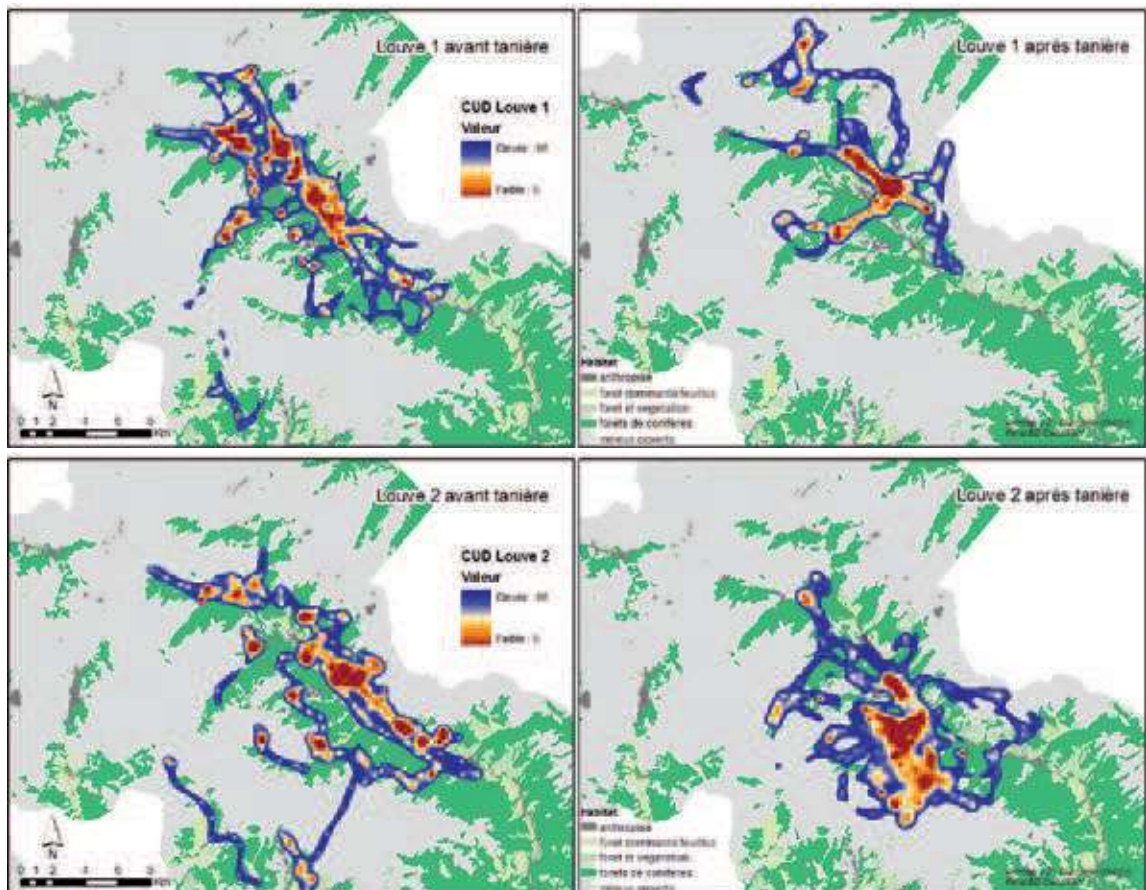
conditions hivernales difficiles rendent le chevreuil très vulnérable à la prédation : il constitue peu de réserves de graisse et voit sa condition physique rapidement détériorée en cas de raréfaction des ressources, comme c'est le cas sous fort couvert neigeux. Il est en outre physiquement vite entravé par la neige, qui limite fortement ses capacités de fuite. Profitant de cette vulnérabilité, les loups accentuent alors la prédation sur cette espèce, au point de diminuer la survie moyenne de la population. Ces résultats rejoignent ceux trouvés par Delgiudice *et al.* (2002) sur le cerf de Virginie.

La possibilité d'interaction entre l'épisode de kérato-conjonctivite, qui a affecté la survie des chamois du Mercantour, et la prédation n'a pas pu être investiguée en l'absence de loup équipé de GPS cette année-là.

Une pression de prédation hétérogène au sein du domaine vital de la meute

L'analyse spatiale des données issues des colliers GPS, hors période d'entrée en tanière, a permis de cartographier précisément les zones les plus fréquentées par les loups. Grâce à de nouvelles méthodes, qui permettent de prendre en compte non seulement la distribution des points dans l'espace,

Figure 2 Domaine vital des louves L2 (louve 1) et L3 (louve 2) et intensité d'utilisation du territoire déterminés à partir des données de localisation GPS.



mais aussi leur enchaînement dans le temps, la mesure de l'utilisation du milieu a pu être décomposée en 1) la fréquence de passage et 2) le temps de résidence de l'animal en un endroit donné. Ces résultats, couplés aux données de température et d'activité du collier, permettent de mettre en évidence des noyaux de zones de chasse interconnectés par des corridors de passage des loups (Houstin, 2012 – *figure 2*). Chez les deux louves pour lesquelles l'ensemble des données est disponible (nous ne disposons pas des données « activité » de la dernière louve car son collier n'a pas pu être récupéré), les zones correspondant à une activité de chasse ont été concentrées dans la zone cœur du domaine vital (*figure 2*). En conséquence, la grande majorité (> 70 %) des actes de prédation que nous avons détectés a lieu au cœur du territoire de la meute, suggérant que la pression de prédation sur les ongulés vivant sur ce territoire n'est pas homogène. Ce résultat implique qu'il pourrait y avoir une spatialisation de l'impact de la prédation au sein du territoire d'une meute. Si cette hypothèse se confirmait, les ongulés vivant au sein des noyaux de chasse de la meute auraient potentiellement plus de risques de mourir sous la dent des loups que ceux vivant en périphérie. Ceci reste à être vérifié par un suivi annuel des loups, en parallèle d'un suivi d'ongulés marqués à la fois au cœur et en périphérie du territoire de la meute.

Vers de nouvelles pistes de recherche...

L'étude menée en Haute-Tinée a fourni des résultats précieux sur le comportement alimentaire opportuniste du loup, sur l'influence très faible de la prédation sur la survie du chamois et sur son impact variant en fonction des conditions climatiques sur la survie du chevreuil. Mais ces résultats soulèvent de nouvelles questions et nécessitent d'être approfondis pour aboutir à une compréhension fine de l'impact de la prédation par le loup sur la répartition et la dynamique spatiales des proies, afin de pouvoir appliquer ces enseignements à la gestion.

La poursuite de cette étude sur un nouveau site, où chasse et prédation interagissent, où cerfs et mouflons pourront également être suivis, où le recul temporel permettra de prendre en compte la variabilité environnementale et où la spatialisation de la prédation au sein du territoire de la meute sera appréhendée, devrait nous permettre d'approfondir la compréhension du fonctionnement des écosystèmes alpins en présence de loups et de proposer des modifications éventuelles des modes de gestion des espèces dans leur milieu. ●



▲ Carcasses de chamois et de chevreuil retrouvées le jour suivant la nuit de la prédation, grâce aux localisations GPS d'un loup appartenant à la meute suivie.

© J.-P. Bergeon/ONCFS



© J.-A. Esmiol/ONF Bayons



Quel impact des prédateurs sur la vigilance des ongulés de montagne ?

Cas du chamois et du mouflon



© Kempf

▲ *L'histoire se finira bien pour ce chamois, même si, visiblement, il n'avait pas identifié le prédateur le plus dangereux pour lui...*

Les grands mammifères herbivores ont développé un grand nombre de réponses comportementales afin d'éviter le risque de prédation, comme des modifications de la taille de groupe, la retraite dans des zones refuges, une réduction de l'activité ou une augmentation de la vigilance. Ces comportements anti-prédateurs sont coûteux en énergie. Les zones refuges, par exemple, sont généralement pauvres en ressources alimentaires (e.g. Benhaïem *et al.* (2008) sur le chevreuil) et le temps consacré à la vigilance se fait au détriment de l'alimentation (Lima & Dill, 1990) ; ce qui peut induire un ralentissement de la croissance, une diminution du succès de reproduction ou une augmentation du risque de mortalité. Ces effets indirects sont maintenant connus pour contribuer de manière importante à l'impact global de la prédation sur la dynamique des populations de grands herbivores (Creel & Christianson, 2008). Étudier comment les proies ajustent leur comportement de vigilance au risque

Un prédateur impacte la démographie de ses proies par les effets directs de la prédation (mort de la proie), mais aussi par des effets indirects liés aux dépenses énergétiques que les proies subissent pour échapper à la prédation. Dans l'objectif d'avoir une compréhension globale de la relation prédateur-proies, une étude a été mise en place dans le cadre du PPP sur le comportement de vigilance des chamois et des mouflons, en comparant des situations de pression de prédation par le loup très contrastées.

de prédation est par conséquent important pour pouvoir comprendre l'influence globale des prédateurs sur les populations de proies.

La vigilance étant coûteuse, le temps alloué à cette activité par un individu doit prendre en compte à la fois le risque réel de prédation et la capacité de l'individu à supporter le coût d'une vigilance accrue, dans un rapport coût/bénéfice. En effet, de

nombreuses études ont montré que le niveau de vigilance dépendait à la fois de l'intensité de la prédation et des caractéristiques individuelles des proies. Ainsi, les femelles suitées dont le jeune est très vulnérable à la prédation sont souvent plus vigilantes que leurs congénères (e.g. Childress & Lung, 2003). De même, l'espèce la plus vulnérable est plus vigilante que les autres dans des systèmes plurispécifiques (Hunter & Skinner,

1998 ; Landré *et al.*, 2001). Par ailleurs, les individus vivant en absence de prédateurs sont moins vigilants que ceux de la même espèce soumis à la prédation (Reimers *et al.*, 2011). Enfin, lorsque la pression de prédation varie dans le temps, les proies augmentent leur vigilance uniquement pendant la période dangereuse (Benhaïem *et al.*, 2008 ; Benoist *et al.*, 2013). Dans certains cas en revanche, les animaux n'augmentent pas leur niveau de vigilance face à un risque de prédation élevé, car ils sont dans l'impossibilité de supporter les coûts liés à une diminution du temps passé en alimentation (Winnie & Creel, 2007).

Chamois et mouflons dans des situations de prédation très contrastées

Dans le cadre du PPP, nous avons étudié comment chamois et mouflons ajustaient leur niveau de vigilance en profitant des situations de prédation très différentes qui règnent dans le Mercantour et dans les Bauges.

Dans le Mercantour, les deux espèces doivent faire face à la prédation par le loup ; en revanche, vivant majoritairement en zone cœur du Parc national, elles sont

soumises à une pression de chasse limitée. À l'inverse, dans les Bauges, elles sont toutes deux chassées assez intensivement, mais soumises à une prédation lupine faible ou inexistante (incursion d'un seul loup au cours des hivers 2005-2006 et 2006-2007).

Pour tirer un avantage maximal de ces situations contrastées, nous avons observé le comportement d'individus des deux espèces dans les deux sites au cours de différentes périodes, ce qui nous a permis d'accentuer encore le contraste de prédation. Les observations ont été conduites au printemps (2005-2007) et en saison de chasse (2011) dans les Bauges, pour comprendre comment les individus ajustaient le temps passé en vigilance à une variation saisonnière du risque de prédation par la chasse. Dans le Mercantour, ces observations ont été menées sur deux périodes et deux sites présentant une différence notable d'intensité de prédation par le loup. En 1995-1997, en phase de recolonisation des loups (période 1), nous avons comparé deux sites avec des pressions de prédation différentes : un site (Haute-Tinée) avec seulement incursion de un ou deux loups (période 1 – prédation faible) et un site (Vésubie) où une meute de 7-8 loups venait de s'installer (période 1 – prédation forte). En 2005-2007 (période 2), nous avons

récolté des données en Haute-Tinée, quand les loups étaient installés en meute de deux à cinq individus depuis sept-dix ans (période 2 – prédation forte).

En ce qui concerne la variabilité de l'intensité du risque de prédation par le loup entre espèces/individus du même site, dans le Mercantour les mouflons ont été fortement sélectionnés par le loup à son arrivée et ont alors subi une pression de prédation plus forte que les chamois (Espuno *et al.*, 2004). Dans les Bauges, la pression de chasse est restée similaire pendant toute la durée de l'étude sur chamois et mouflons, mais avec un historique de sélection des chamois mâles, qui ont donc longtemps fait face au risque de prédation par la chasse le plus élevé.

Une pression d'observation considérable

Les relevés ont consisté à observer un individu actif (*i.e.* non couché) en continu pendant dix minutes, afin de tester si le niveau de vigilance des chamois et des mouflons variait en fonction des sites/périodes, et si les deux espèces avaient des réponses similaires. La taille de groupe est connue pour modifier le temps passé par un individu en vigilance (*e.g.* Elgar, 1989) et il a été tenu



© G. Millischer/PNM

▲ D'après les observations faites dans le Mercantour, la vigilance des ongulés sauvages augmente avec l'intensité de la présence du loup.

compte de ce facteur. Cependant, nous avons choisi de ne pas présenter les résultats concernant cette variable, afin de nous concentrer sur la réponse des deux espèces au risque de prédation.

Dans les Bauges, les observations ont porté sur 250 chamois et 41 mouflons au printemps et 161 chamois en saison de chasse. Dans le Mercantour, 348 chamois et 668 mouflons ont été observés en période 1 – prédation faible, 120 et 272 respectivement en période 1 – prédation forte, 440 et 71 en période 2 – prédation forte. Les mouflons étaient beaucoup moins nombreux que les chamois dans les Bauges et dans le Mercantour en 2005-2007, expliquant pourquoi nous avons obtenu moins d'observations sur cette espèce. Trop peu de mouflons ont pu être observés en période de chasse dans les Bauges pour être intégrés dans l'analyse.

Un ajustement apparent de la vigilance au risque de prédation...

Le cas des chamois et des mouflons face au loup dans le Mercantour

Les chamois et les mouflons ont montré des niveaux de vigilance très différents entre les trois situations de pression de prédation dans le Mercantour.

En Haute-Tinée, ils se sont montrés bien plus vigilants en 2005-2007, quand une meute de loups était installée depuis plus de sept ans (forte pression de prédation) qu'en 1995-1997, quand seulement un ou deux loups visitaient le site (faible pression de prédation). En Vésubie, en 1995-1997, quand les ongulés faisaient face à une pression de prédation forte mais récente (premières années d'installation d'une meute de sept-huit loups), les deux espèces avaient un niveau de vigilance supérieur à celui des animaux vivant sous un risque de prédation faible (Haute-Tinée en 1995-1997), mais inférieur à celui des animaux confrontés à la présence durable d'une meute (Haute-Tinée en 2005-2007), pourtant de plus faible taille (*figure 1*).

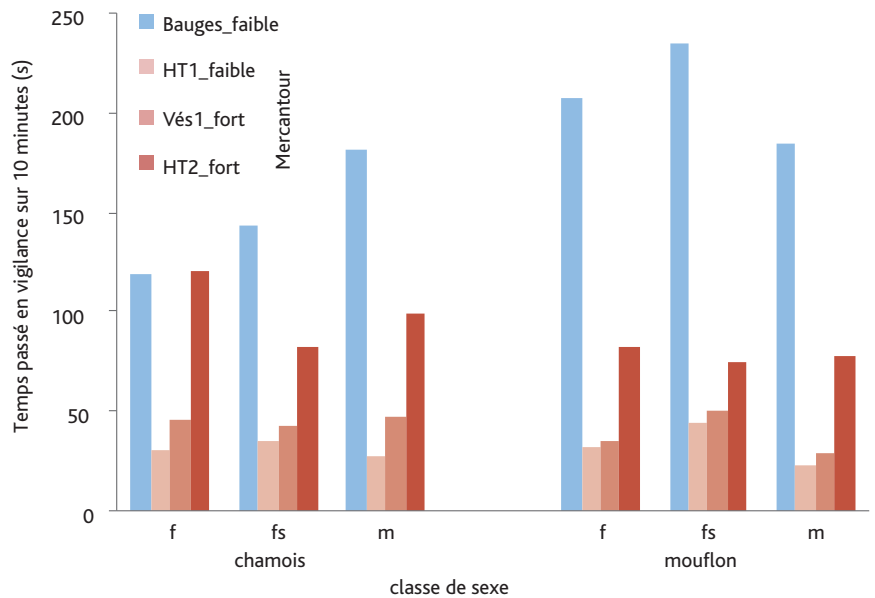
Ces résultats suggèrent, d'une part, que les ongulés augmentent le temps alloué à la vigilance avec le risque de prédation et que des individus naïfs sont capables d'ajuster rapidement leur comportement face à une nouvelle menace. Des études sur l'impala et le gnou après la réintroduction de lions et de guépards en Afrique du Sud (Hunter & Skinner, 1998), ou sur le cerf et le bison après recolonisation par le loup dans le Parc national de Yellowstone aux États-Unis (Laundré *et al.*, 2001), ont montré des résultats similaires. D'autre part, il semble que la durée d'exposition des proies à la présence du prédateur puisse influencer leur niveau

de vigilance. Même si elles répondent immédiatement à l'arrivée d'un prédateur en augmentant le temps passé en vigilance (résultats de la période 1), il se peut qu'il existe une phase d'apprentissage au cours de laquelle elles ajustent leur comportement (*cf.* Laundré *et al.* (2001) pour des résultats similaires). Il est également possible que les proies perçoivent un niveau de risque plus élevé dans les situations où elles cohabitent depuis longtemps avec le prédateur.

Le cas des chamois femelles face à la chasse dans les Bauges

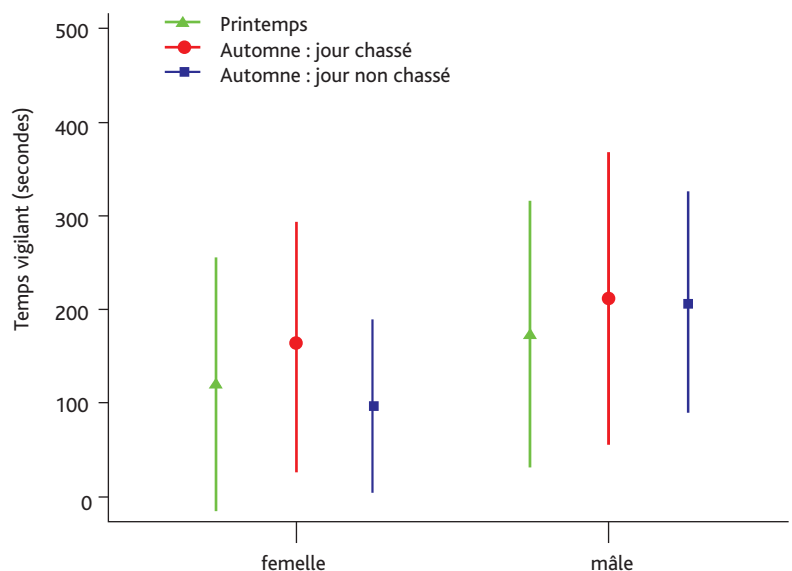
Les chamois femelles ont passé plus de temps en vigilance les jours chassés comparativement aux jours non chassés (*figure 2*) et au printemps (hors saison de chasse). Ce résultat est conforme à ce qui était attendu, sous l'hypothèse que les individus ajustent leur comportement anti-prédateur à une échelle temporelle fine.

Figure 1 Temps passé en vigilance (corrige pour la taille de groupe) par chamois et mouflons dans différentes situations de prédation.



Bauges_faible : peu de loups (présence d'un individu au cours de deux hivers durant la période d'étude), mais chasse et tourisme importants.
 Mercantour : chasse et tourisme modérés, présence de loups d'intensité variable. HT1_faible : présence récente de loups isolés (Haute-Tinée 1995-1997) ; Vés1_fort : présence récente de meute (7-8 individus - Vésubie 1995-1997) ; HT2_fort : présence durable de meute (2 à 5 individus - Haute-Tinée 2005-2007) ;
 F : femelles non suivées ; fs : femelles suivées ; m : mâles.

Figure 2 Temps passé en vigilance (corrige pour la taille de groupe) par les chamois mâles et femelles au printemps et à l'automne pendant les jours chassés et non chassés dans les Bauges.





▲ Bien que plus vulnérables face au loup, les mouflons sont apparus moins vigilants que les chamois, étonnamment...

Le cas des chamois mâles face à la chasse dans les Bauges

Dans les Bauges, en matière de chasse du chamois, les mâles ont longtemps été tirés préférentiellement. C'est pourquoi ils montrent un niveau de vigilance supérieur à celui des femelles, en accord avec l'hypothèse selon laquelle au sein d'une espèce, les individus les plus vulnérables doivent être les plus vigilants (*figure 1*).

L'ensemble de ces résultats montre que les individus ajustent leur comportement de vigilance au risque de prédation auquel ils ont à faire face.

... Mais la réalité est plus complexe

Plusieurs autres résultats suggèrent cependant que l'ajustement de la vigilance au risque de prédation est un processus complexe, qui met en œuvre des caractéristiques individuelles liées aux contraintes physiologiques ou à l'environnement.

Des mouflons plus ciblés par les loups, mais moins vigilants que les chamois

Bien qu'ils aient été plus vulnérables à la prédation par le loup, notamment lors de la phase de recolonisation du prédateur, les mouflons ont montré un niveau de vigilance inférieur à celui du chamois dans le Mercantour (*figure 1*). Ce résultat est en contradiction avec ce qui a été observé dans plusieurs systèmes plurispécifiques, dans lesquels l'espèce la plus vulnérable à la prédation avait un niveau de vigilance supérieur (e.g. Laundré *et al.* (2001) sur le bison et le cerf, Périquet *et al.* (2012) sur l'impala et le zèbre, Crosmarty *et al.* (2012) sur l'impala, le grand koudou et l'hippopotame noir).

Des chamois mâles n'ajustant pas leur vigilance à la chasse

Contrairement aux femelles, les chamois mâles n'augmentent pas le temps passé en vigilance durant les jours de chasse dans les Bauges (*figure 2*) et ont montré un niveau

de vigilance élevé dans tous les cas (*figure 1*).

Des chamois et mouflons beaucoup plus vigilants en absence de loups

Contrairement à ce qu'on attendait, chamois et mouflons ont un niveau de vigilance moindre dans le Mercantour, alors qu'ils doivent faire face à la prédation par le loup tout au long de l'année, que dans les Bauges, où le risque de prédation par le loup est faible ou inexistant et où les animaux font face à un risque fort de « prédation » par la chasse uniquement durant un laps de temps limité dans l'année (*figure 1*).

Ces résultats surprenants reflètent le fait que le risque de prédation n'est pas le seul facteur qui détermine le comportement de vigilance des proies, mais que divers mécanismes interagissent pour structurer le comportement individuel de vigilance.

Un comportement structuré par un ensemble de mécanismes

La théorie de l'allocation des ressources

La théorie de l'allocation des ressources (Lima & Bednekoff, 1999) prédit que, lorsque la prédation varie au cours du temps au sein d'un système, les proies doivent allouer plus de temps à la vigilance pendant les périodes à haut risque, et au contraire maximiser l'alimentation pendant les périodes à faible risque. Dans le Mercantour, le loup étant un chasseur principalement nocturne, cette théorie prédit que les proies devraient être plus vigilantes la nuit et au contraire optimiser l'alimentation durant la journée. La chasse étant pratiquée de jour, l'inverse est attendu dans les Bauges. Nos observations ayant été conduites exclusivement pendant la journée, elles ont donc été probablement biaisées vers les périodes de faible risque dans le Mercantour et de fort risque dans les Bauges. Cela pourrait expliquer pourquoi les mouflons étaient moins vigilants que les chamois dans le Mercantour, et pourquoi les deux espèces étaient moins vigilantes dans le site avec loups que dans celui sans loup.

Cependant, cette théorie ne peut expliquer l'augmentation observée du niveau de vigilance avec l'intensité de la présence du loup dans le Mercantour, et, si la variation journalière de l'allocation à la vigilance en réponse à la variation de la pression de prédation peut expliquer une partie du comportement de vigilance, d'autres mécanismes entrent forcément en jeu.

Les contraintes physiologiques

Face au risque de prédation, les individus n'ont pas la même capacité à maintenir un haut niveau de vigilance au détriment de l'alimentation, et ceux qui sont en mauvaise condition physique sont souvent moins vigilants, bien que plus vulnérables à la prédation (Beale & Monaghan, 2004). Winnie & Creel (2008) ont montré par exemple que les cerfs mâles, bien que sélectionnés par les loups, allouaient très peu de temps à la vigilance par rapport aux femelles. Dans leur étude, les mâles étaient en très mauvaise condition physique et n'auraient pas pu supporter les coûts énergétiques liés à une forte allocation de temps à la vigilance au détriment de l'alimentation. Ils n'avaient donc pas d'autre choix que de maximiser le gain d'énergie pour éviter de mourir de faim, même si le risque de prédation en était accru.

Une contrainte énergétique de ce type pourrait expliquer pourquoi les mouflons sont moins vigilants que les chamois dans le Mercantour. Le mouflon étant plus gros que le chamois (d'environ 25 %), il a des besoins énergétiques absolus supérieurs, qui

peuvent engendrer des contraintes sur le temps passé à s'alimenter limitant la possibilité d'augmenter la vigilance. Ce patron n'est cependant pas observé dans les Bauges, où les mouflons sont plus vigilants que les chamois et bien plus vigilants que dans le Mercantour. La façon dont un individu ajuste le temps alloué à la vigilance en rapport avec celui dévolu à l'alimentation dépend de son état physiologique, lequel est largement déterminé par la qualité de son habitat. Nous ne disposons malheureusement d'aucunes données permettant de comparer la qualité de l'habitat entre Mercantour et Bauges ; mais il est possible que les différences de patron de vigilance soient en partie liées à des différences de contextes environnementaux.

La perception du risque

Un résultat très étonnant de notre étude est le fort niveau de vigilance montré par les chamois et les mouflons dans les Bauges, même en dehors de la période de chasse, quand les animaux ne font face à aucun risque de prédation par le loup. Les chamois mâles, longtemps tirés préférentiellement à la chasse, maintiennent un niveau de vigilance supérieur tout au long de l'année, suggérant qu'ils se « sentent en danger » en permanence. Situé entre Grenoble et Chambéry, le massif connaît une fréquentation touristique extrêmement forte tout au long de l'année, avec des randonneurs à pied, à VTT, à ski, à raquettes, ou des parapentistes sillonnant le site dans ses moindres





© P. Massit/ONCFS

◀ *Chez le chamois, les mâles ont montré un niveau de vigilance supérieur à celui des femelles tout au long de l'année là où ils sont chassés.*

recoins. En revanche, dans le Mercantour, la fréquentation touristique est principalement estivale et cantonnée aux chemins de randonnée. Au vu de nos résultats, il semble que le dérangement humain soit perçu comme un risque fort, face auquel les animaux adoptent un niveau de vigilance élevé.

Des pistes de travail à approfondir...

Bien que la vigilance soit un sujet d'étude privilégié par la communauté scientifique depuis plus de trente ans, elle reste compliquée à comprendre. Les patrons de vigilance sont le fruit de processus complexes qui dépendent non seulement du risque réel de prédation, mais aussi des caractéristiques

de l'habitat ou des attributs individuels. De nouvelles études contrôlant la disponibilité alimentaire, la qualité phénotypique des individus ou la variabilité spatio-temporelle du risque de prédation sont requises, pour approfondir notre compréhension de la réponse comportementale des proies face au risque de prédation.

Au vu de nos résultats obtenus dans les Bauges, il est nécessaire, maintenant qu'il est reconnu que les comportements anti-prédateurs ont un impact indirect considérable sur la démographie des proies, de prêter une attention forte à l'impact des perturbations humaines sur le comportement de vigilance des animaux sauvages, à une époque où les activités de pleine nature augmentent et se diversifient.

La poursuite de cette étude sur un nouveau site, où loups, chasseurs/chiens et ongulés seront équipés simultanément d'un système de localisation GPS, devra permettre d'appréhender la réponse des proies au risque de prédation à une échelle de temps et d'espace plus fine. L'éventuelle modification du rythme nyctéméral des proies en réponse à la prédation nocturne du loup pourra également être approchée, grâce aux données sur l'activité des animaux suivis qui seront fournies par les localisations GPS. ●

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement l'ensemble des agents du Service départemental ONCFS des Alpes-Maritimes, du Parc national du Mercantour, de la Fédération départementale des chasseurs des Alpes-Maritimes et de l'équipe technique ONCFS des Bauges, qui ont participé à ce programme. Nous remercions également les nombreux stagiaires et personnels temporaires ayant permis de collecter de précieuses informations, tant sur le Mercantour que sur les Bauges.

Enfin, tous nos remerciements à Per Ahlqvist et Ulf Grinde, l'équipe suédoise de la Station de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, qui nous ont permis de capturer deux des louves suivies dans ce programme. ●



Bibliographie

- ▶ Beale, C.M. & Monaghan, P. 2004. Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice? *Animal Behaviour* 68: 1065-1069.
- ▶ Benhaïem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A.J.M., Morellet, N. & Verheyden, H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour* 76: 611-618.
- ▶ Benoist, S., Garel, M., Cugnasse, J.-M. & Blanchard, P. 2013. Human Disturbances, Habitat Characteristics and Social Environment Generate Sex-Specific Responses in Vigilance of Mediterranean Mouflon. *Plos One* 8: 10.
- ▶ Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 1984. Tests of compensatory vs. additive hypothesis of mortality in mallards. *Ecology* 65:105-112.
- ▶ Childress, M.J. & Lung, M.A. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour* 66: 389-398.
- ▶ Crampe, J.-P. 2008. Kérato-conjonctivite de l'isard. L'épizootie de 2007-08 en vallée de Cauterets : modalités et conséquences démographiques. Rapport interne Parc National des Pyrénées.
- ▶ Creel, S., Winnie, J., Maxwell, B., Hamlin, K. & Creel, M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86: 3387-3397.
- ▶ Creel, S. & Christianson, D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 194-201.
- ▶ Crosmary, W.G., Makumbe, P., Cote, S.D. & Fritz, H. 2012. Vulnerability to predation and water constraints limit behavioural adjustments of ungulates in response to hunting risk. *Animal Behaviour* 83: 1367-1376.
- ▶ DelGiudice, G.D., Riggs, M.R., Joly, P. & Wei, P. 2002. Winter severity, survival, cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *The Journal of Wildlife Management* 66: 698-717.
- ▶ Elgar, M.A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds – a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 64: 13-33.
- ▶ Espuno, N. 2004. Impact du loup (*Canis lupus*) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour. PhD, Univ. Montpellier II, France.
- ▶ Flühr, J. 2011. Analyse spatio-temporelle du régime alimentaire du loup (*Canis lupus*) dans les Alpes françaises. Master 1 « Ingénierie en Ecologie et Gestion de la Biodiversité » Univ. Montpellier 2 / ONCFS, CNERA PAD.
- ▶ Houston, A. 2012. Analyse spatiale de l'occupation territoriale de loups (*Canis lupus*) suivis par GPS. Rapport Diplôme d'Agronomie approfondie AgroParisTech / ONCFS, CNERA PAD.
- ▶ Hunter, L.T.B. & Skinner, J.D. 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: The role of predation pressure. *Behaviour* 135: 195-211.
- ▶ Laundré, J.W., Hernandez, L. & Altendorf, K.B. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401-1409.
- ▶ Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- ▶ Lima, S.L. & Bednekoff, P.A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649-659.
- ▶ Périquet, S., Todd-Jones, L., Valeix, M., Stapelkamp, B., Elliot, N., Wijers, M., Pays, O., Fortin, D., Madzikanda, H., Fritz, H., Macdonald, D.W. & Loveridge, A.J. 2012. Influence of immediate predation risk by lions on the vigilance of prey of different body size. *Behavioral Ecology* 23: 970-976.
- ▶ Reimers, E., Lund, S. & Ergon, T. 2011. Vigilance and fright behaviour in the insular Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Canadian Journal of Zoology* 89: 753-764.
- ▶ Rughetti, M., Toigo, C., Von Hardenberg, A., Rocchia, E. & Festa-Bianchet, M. 2011. Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriologica* 56: 329-333.
- ▶ Vucetich, J.A., Smith, D.W. & Stahler, D.R. 2005. Influence of harvest, climate, and wolf predation on Yellowstone elk, 1961-2004. *Oikos* 111: 259-270.
- ▶ White, P.J. & Garrott, R.A. 2005. Yellowstone's ungulates after wolves – expectations, realizations, and predictions. *Biological Conservation* 125: 141-152.
- ▶ Winnie, J. & Creel, S. 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour* 73: 215-225.