

Attrape-moi si tu peux : comportement anti-prédateur des chamois face au loup

Ethology Ecology & Evolution, 2017

Vol. 29, No. 6, 589–598, <https://doi.org/10.1080/03949370.2016.1271016>



Taylor & Francis
Taylor & Francis Group



Catch me if you can: antipredatory behaviour of chamois to the wolf

CAROLINA BARUZZI, SANDRO LOVARI and NICCOLÒ FATTORINI*

Research Unit of Behavioural Ecology, Ethology and Wildlife Management, Department of Life Sciences, University of Siena, Siena, Italy

Résumé

Le comportement anti-prédateur est un processus multifactoriel – qui par exemple dépend des caractéristiques du paysage, tactiques d'évasion des proies, probabilité de rencontrer des prédateurs, type de prédateur, âge, sexe et l'état physique de la proie. Les ongulés présentent une vaste gamme de stratagèmes anti-prédateurs. Comme les réactions des ongulés de montagnes vis-à-vis de leurs prédateurs sont encore mal comprises, par la présente nous rapportons deux interactions entre des chamois des Apennins, *Rupicapra pyrenaica ornata* et des loups *Canis lupus* dans une zone protégée au centre des Apennins, en Italie. Les chamois mâles et femelles ont présenté des réactions différentes à la présence du loup. Alors que les femelles et les juvéniles s'enfuient dans un terrain plus escarpé, à l'arrivée du loup, les mâles ont montré des tactiques alternatives anti-prédateur. Dans un cas, le mâle chamois présent ne s'est pas enfui, mais a continué à surveiller les déplacements du loup depuis une dalle de roche au pied d'un éboulis escarpé, c'est-à-dire près d'un terrain de fuite potentiel. Dans l'autre cas, les deux mâles se sont précipités pour se cacher dans la forêt. Les femelles ont formé une barrière entre leurs jeunes et le loup. La vigilance a considérablement augmenté, bien que les chamois ont repris leurs activités alimentaires normales environ 10 minutes après les visites du loup. La fuite des membres du troupeau dans différentes directions a peut-être contribué à tromper le prédateur. Dans les deux cas, le comportement anti-prédateur du chamois s'est révélé efficace pour prévenir la prédation.

INTRODUCTION

La nécessité de fuir les prédateurs a été l'un des principaux facteurs déterminant l'évolution comportementale et morphologique des ongulés (Lull, 1904; Eisenberg & McKay 1974), en particulier dans les habitats ouverts et les terrains escarpés, comme par exemple les espèces montagnardes (Schaller, 1977; Bleich, 1999; Caro et al., 2004). Les ongulés montrent un large éventail de réponses antiprédatrices (voir Caro et al. 2004 pour une revue), dont la plupart tirent parti de la présence de conspécifiques (Lehtonen & Jaatinen 2016): la vie de groupe diminue la probabilité d'être capturé (Hamilton 1971; Biswas et al. 2014), tout comme les notions perturbatrices (Sumpter et al. 2008; Jones et al. 2011; Olson et al. 2013), la défense coopérative (Berger 1979; Lingle 2001) et la vigilance accrue (par exemple Pulliam 1973; Bertram 1980). Inversement, les espèces plus petites et/ou solitaires - surtout si elles vivent dans des habitats fermés - ont tendance à échapper aux prédateurs en se cachant dans la végétation (voir Jarman 1974 pour un aperçu).

L'éventail des stratégies antiprédatrices montrées par les espèces proies, c'est-à-dire fuir ou combattre, est liée à plusieurs facteurs, comme par exemple: le sexe, l'habitat, la taille du groupe, la condition physique et la technique de chasse des prédateurs (Fitzgibbon & Lazarus 1995; Bleich 1999; Lingle & Pellis 2002; Caro et al. 2004). Bien que des combats pour dissuader les prédateurs aient été rapportés chez les ongulés (par exemple, Berger 1979; Cote et al. 1997; Lingle & Pellis 2002; Stankowich & Caro 2009), la fuite est la réponse la plus courante (Eisenberg & McKay 1974; Caro et al. 2004).

Les terrains escarpés pour les ongulés de montagne comprennent des falaises, des corniches et des éboulis abrupts, ils ont des adaptations anatomiques (Lull 1904; Couturier 1938) pour se déplacer rapidement et en toute sécurité sur un terrain difficile et ont tendance à s'y réfugier s'ils sont attaqués (par exemple par le loup *Canis lupus*: mouflon de Dall *Ovis dalli*, Murie 1944; Bouquetin nubien

Capra ibex, Kohlmann et al. 1996; chèvre de montagne *Oreamnos americanus*, Cote et al. 1997; par coyote *Canis latrans*: mouflon bighorn *Ovis canadensis*, Bleich 1999).

Dans le centre des Apennins (Italie), les chamois femelles *Rupicapra pyreanica ornata* vivent dans des hardes mixtes avec des chevreaux, des yearlings et quelques mâles subadultes tout au long de l'année, excepté pendant le rut (c'est-à-dire en novembre), quand les mâles adultes les rejoignent et poursuivent les subadultes pour les éloigner (Lovari 1977; Lovari & Cosentino 1986). Localement les prédateurs potentiels des chamois, sont l'ours brun *Ursus arctos*, le loup et l'aigle royal *Aquila chrysaetos* (Fico et al. 1984; Lovari 1984; Locati 1990), même si la proportion de chamois dans leur régime alimentaire est négligeable (<0,04% pour l'ours brun, Ciucci et al. 2014; <2% pour le loup Patalano et Lovari 1993). Les chamois, lorsqu'ils sont en danger, cherchent généralement refuge sur des pentes rocheuses et des crêtes escarpées (Lovari & Cosentino 1986; Lovari 1987), car ils présentent une anatomie adaptée pour se déplacer rapidement sur ces terrains (Couturier 1938; Lovari 1987). La défense coopérative des femelles contre les prédateurs aériens, qui peuvent prédater les chevreaux, a été rapportée (Locati 1990; Scornavacca & Brunetti 2015), alors qu'aucune information sur l'évitement des prédateurs terrestres par les chamois n'est disponible.

Nous rapportons ici la réponse antiprédatrice des chamois des Apennins au cours d'interactions avec un loup dans les parcs nationaux des Abruzzes, du Latium et de la Molise (ALMNP, Apennins, Italie). Aussi, nous avons vérifié si les chamois augmenteraient leur vigilance après une interaction avec un prédateur, et si un autre comportement social, à savoir une agression intra-groupe et si les rythmes d'activité peuvent également varier suite à une attaque.

RESULTATS

Cas 1

À 16h15, l'un de nous (S. Lovari) et un autre observateur étaient assis environ 10 m au dessus d'une harde de chamois. Le groupe était composé de 12 femelles adultes, deux yearlings, 11 chevreaux et un mâle adulte. Tous les individus - à l'exception du mâle adulte - pâturaient sur une pente rocheuse escarpée (45°) entrecoupé de touffes d'herbe. Au pied, le mâle adulte était allongé et ruminait sur une dalle de roche. A 16h18, tous les chamois arrêtaient toute activité pour regarder attentivement la lisière de la forêt et continuèrent à surveiller plusieurs minutes dans la direction, sans bouger. À 16h21, un renard roux apparut au bord de la forêt et passa près (<15 m) du groupe de chamois sans marquer d'attention apparente. À un rythme soutenu, le renard roux suivit un sentier animalier parallèle au pied de la prairie rocheuse et disparu derrière quelques rochers. Aucun chamois ne quitta sa position, mais tous observèrent les mouvements du renard et continuèrent à regarder pendant quelques minutes dans la direction où le renard disparu. Après cela, ils n'ont pas repris leurs activités d'alimentation précédentes mais ont commencé à regarder attentivement dans la direction d'où était venu le

renard roux. À 16h26, un loup au trot, probablement un femelle adulte (déterminée en fonction de la proportion corporelle de la taille et de l'absence de testicules visibles, cf. Ciucci & Boitani 2003), est apparue soudainement à la lisière de la forêt, exactement au même endroit où le renard roux était apparu. Immédiatement après l'apparition du loup, les femelles avec les jeunes se sont précipitées dans les éboulis sur environ 25 m dans un groupe serré, vers une falaise avec rebords, avec les femelles formant une barrière entre les chevreaux et le loup. Le mâle adulte se leva et regarda les mouvements du loup qui passa à une distance d'environ 15 m de lui. Le loup jeta un coup d'œil rapide au groupe de chamois et continua de suivre les pas du renard roux, qui n'était plus visible. Il n'a eu aucune tentative d'attaquer les chamois.

Le loup a disparu après le renard roux. Tous les chamois regardaient attentivement dans la direction que le loup avait prise. Après plusieurs minutes, les femelles avec les jeunes reprirent le pâturage, tout en montant lentement. Le mâle adulte surveillait en direction du renard roux / le loup pendant environ 20 minutes, puis le loup est revenu du même endroit. Pendant ce temps, les femelles avec les jeunes avaient gravi les éboulis sur environ 50 m, au pied d'une falaise, à une distance relativement sûre du loup. Une fois de plus, le mâle adulte regardait simplement le prédateur, sans bouger de son endroit en position debout. Le loup a trotté, ne prêtant apparemment aucune attention aux chamois, et disparu dans la forêt d'où il était apparu. Les femelles et les chevreaux ont commencé à grimper sur la falaise, tandis que le mâle surveillait toujours la lisière de la forêt pendant environ 5 minutes, avant de se coucher sur le même bloc de roche et de reprendre la rumination. La totalité de l'interaction a duré environ 40 min.

Cas 2

À 8h50, deux d'entre nous (C. Baruzzi, N. Fattorini) observions une harde mélangée sur le site A (Fig. 1). Le groupe était composé de sept femelles adultes, une subadulte, un éterlou, deux mâles adultes et trois mâles subadultes. Le patch de graminoïdes où les chamois paissaient (site B, figure 1: altitude = 1820 m; couvert rocheux <15%; pente = 45°; distance de la falaise la plus proche = environ 150 m) a été fréquemment utilisé comme site d'alimentation et site de repos par la même harde. À 08h58, trois yearlings, se dirigeant vers l'Est sur le principal éboulis du mont Boccanera, se sont présentés et se sont arrêtés à côté d'un rocher (site C, Fig. 1: altitude = 1890 m; couverture rocheuse = 100%; pente > 60°; distance de la falaise la plus proche = ca 50 m). À 09h00, tous les individus du groupe principal (site B) ont relevé la tête et regardèrent le Cavuto Pass (au sud-ouest, Fig. 1), puis ont fui la zone de pâturage dans deux directions opposées. Les mâles adultes ont couru vers le nord, passant à environ 2 m de nous (site A, fig. 1) et se sont précipités dans le bois. Les autres membres du troupeau ont fui vers le sud, une zone de prairie plus élevée et beaucoup plus escarpée (site D, Fig. 1: altitude = 1940 m; couverture rocheuse = environ 50%; pente > 60°; distance de la falaise la plus proche = environ 20 m). Quelques secondes plus tard, un loup en train de courir (probablement une jeune femelle) se présenta depuis le col de Cavuto (sud-ouest) et

chassa les yearlings situés dans le site C, à environ 150 m. La louve a tenté de grimper dans les éboulis (vitesse moyenne = environ 3 m/s), mais elle a abandonné la chasse à environ 15 m des yearlings, où s'élevaient les éboulis rocheux escarpés. Les yearlings s'échappèrent au-delà de la crête du mont Boccanera, disparaissant de notre vue. Le loup changea de direction et se déplaça vers la forêt. Pendant la chasse, tous les chamois groupés sur le site D regardèrent le prédateur. Lorsque le loup disparu, le groupe (site D) était composé de six femelles adultes, une femelle subadulte et un mâle subadulte. Tous les autres individus s'étaient cachés. Ils ont probablement trouvé refuge au-delà de la crête du mont Boccanera. Nous avons terminé nos observations à 12h30, lorsque le groupe s'est déplacé au-delà de la crête de la montagne, disparaissant de notre vue.

La tentative de prédation n'a modifié de manière significative ni le modèle d'activité des chamois (Tableau 1; test t bilatéral: $t = 1,688$, $df = 22$, $p = 0,105$) ni le taux d'interaction intra-groupe (tableau 1; test t bilatéral: $t = 0,522$, $df = 22$, $p = 0,606$). De plus, après l'attaque du loup, les chamois n'ont pas augmenté leur fréquence de levage de la tête (tableau 1; test t unilatéral: $t = 0,719$, $df = 4$, $p = 0,255$), mais ont prolongé la durée de la levée de la tête (tableau 1; test t unilatéral: $t = -2,076$, $df = 16$, $p = 0,027$) et ont passé une plus grande proportion de temps à balayer (Tableau 1; chisquared test: $2 = 492,14$, $df = 1$, $P < 0,0001$).

DISCUSSION

Les réponses anti-prédateurs constituent un compromis entre de nombreux facteurs tels que les caractéristiques et leurs effets sur la recherche de nourriture et la tactique d'évasion de la proie, la probabilité de rencontre de prédateurs, le type de prédateur, ainsi que l'âge, le sexe et l'état physique de la proie (voir Seyfarth et al. 1980; Caro et al. 2004 pour une revue; voir aussi Stankowich & Blumstein 2005; Wirsing et al. 2010).

Alors que le loup peut chasser les chamois (Gazzola et al. 2007 pour le chamois alpin *Rupicapra rupicapra*), le renard roux ne se nourrit que de carcasses en hiver (Cagnacci et al. 2003 chamois alpin) et, à notre connaissance, aucune prédation active n'a été signalée par les renard sur les chamois. En conséquence, dans le cas 1, le groupe de chamois femelles et de jeunes ne s'est pas éloigné lorsque le renard s'est présenté, mais ils se sont précipités vers le sommet lorsque le loup est apparu. Différentes classes d'âge et de sexes peuvent réagir différemment à l'attaque d'un prédateur. En dehors de la saison de reproduction, la plupart des chamois mâles adultes mènent une existence solitaire dans les forêts des zones rocheuses, tandis que les femelles avec leurs jeunes et les yearlings ont tendance à fréquenter les prairies de hautes altitudes, à moins que la couverture de neige ne les empêche (Lovari & Cosentino 1986). Comme les loups ont tendance à être dans la forêt pendant la journée (Ciucci et al. 1997), on peut s'attendre à ce que les chamois mâles interagissent avec eux plus souvent que les groupes de femelles. En particulier, comme les mâles ont tendance à vivre de façon solitaire, on devrait s'attendre à ce qu'ils comptent sur leur propre

vigilance pour éviter la prédation, alors que les femelles s'appuient davantage sur la vigilance du groupe (par exemple, Lipetz & Bekoff 1982; Alados 1985). En outre, les femelles doivent éviter également la prédation de leur progéniture, ce qui les rend particulièrement méfiantes (par exemple, avec un taux de vigilance supérieur à celui des boucs, Ferretti et al. 2014). En conséquence, dans nos deux observations, les chèvres et leurs chevreaux ont rapidement réagi à la présence du loup en se déplaçant vers le haut des éboulis et les falaises, tandis que les mâles ont gardé un contrôle minutieux des mouvements du loup depuis une position relativement sûre (au pied du couloir, cas 1), ou se sont précipités vers le bois, vraisemblablement pour se cacher (cas 2). En fait, la distance d'un site de refuge et la sélection d'un habitat sûr pour la protection de la progéniture est une priorité chez les femelles ongulées (par exemple: Bon et al. 1995; Namgail et al. 2004; Ciuti et al. 2009).

La fuite des mâles, des femelles et des yearlings dans différentes directions (cas 2) a été inattendue. Lorsqu'elles sont attaquées par un prédateur, les proies devraient avoir tendance à former des groupes restreints pour se confondre (par exemple Krakauer 1995; Bednekoff et Lima 1998) et les ongulés de montagne auraient cherché refuge sur des falaises et sur des terrains d'évasion plus escarpés (par exemple, Fox et al. 1992; Bleich 1999; Namgail et al. 2004). Rechercher un abri sur les pentes raides des montagnes devrait être l'option la plus pratique pour tous les membres du groupe que nous avons observés dans le deuxième cas. En fait, la fragmentation du groupe lors d'une attaque par un prédateur peut réduire la probabilité d'une évasion réussie, puisqu'un prédateur peut concentrer son attention sur un individu ou une cible «retardataire» (chez les ongulés: Kruuk 1972; Fitzgibbon 1990). Alors que la plupart des espèces présentent des mouvements coordonnés tout en restant cohésif dans le groupe attaqué par un prédateur, c'est-à-dire qu'ils tirent parti des effets de dilution et de confusion, il existe des exceptions: par exemple, les membres d'un groupe d'ongulés hautement social peuvent fuir simultanément dans différentes directions pour tromper le prédateur (Lingle 2001, pour le cerf à queue blanche *Odocoileus virginianus*). De plus, la pente croissante du versant (point B = 45°, point C > 60°; Fig. 1) et le sol instable et accidenté des éboulis ont probablement été déterminants dans l'échec de capture du loup.

Après les jeunes, les yearlings constituent la classe d'âge la plus vulnérable à une attaque de prédateur (Murie 1944; Cote et al. 1997): dans le deuxième cas, ils se sont enfuis dès que le loup est apparu et se sont réfugiés sur la plus haute crête du mont Boccanera (cf. Bleich 1999, pour les jeunes mouflons réagissant aux attaques de coyotes).

Attendre qu'un prédateur franchisse la distance de sécurité d'une proie est une pratique courante pour les espèces proies potentielles avant de fuir, afin de ne pas gaspiller d'énergie et / ou cesser de se nourrir inutilement (Ydenberg & Dill 1986). Dans une région où les bonnes parcelles de fourrage sont peu nombreuses et localisées, comme par exemple dans notre site d'étude (cf. Lovari et al. 2014), les chamois femelles peuvent

être réticente à les abandonner, à moins de passer à des zones d'alimentation plus sûres. En fait, dans nos deux observations, les femelles se sont déplacées vers des zones beaucoup plus abruptes tout en cherchant toujours la possibilité de s'échapper vers un terrain pour éviter la prédation et les ongulés de montagnes ont tendance à ne pas s'éloigner ce type de milieu, même pour se nourrir (par exemple, le bouquetin asiatique *Capra ibex*: Fox et al. 1992; le bharal *Nayaur Pseudois*: Namgail et al. 2004; le mouflon sarde *Ovis orientalis*: Ciuti et al. 2009). Ainsi, les pâturages utilisés par les chamois proches des terrains d'évasion devraient être localisés, inventoriés et gérés de manière appropriée (par exemple, en appliquant un régime de protection spécial pour éviter les parcours de bétail, les sentiers de randonnée et les pistes cyclables en liberté), en particulier si l'espèce est présente (Lovari et al. 2014; Ferretti et al. 2015).

Lovari et Locati (1991) ont décrit les caractéristiques du sifflet d'alerte des chamois en accord avec sa prétendue fonction d'alarme pour ses conspécifiques (Krämer, 1969). Pour les ongulés, Caro et al. (2004) ont suggéré que l'alerte avait peut-être évolué comme un moyen de dissuasion de poursuites, comme un signal dirigé vers le prédateur plutôt qu'un signal d'alarme à destination des conspécifiques. Caro (1986) a également observé que le fait de bondir (**stotting** : action par laquelle l'ongulé bondi dans les airs en levant les quatre pattes du sol simultanément) action considérée comme un signal visuel pour indiquer une poursuite chez certaines espèces d'ongulés, n'était pas effectué lorsqu'un prédateur est à proximité.



« Stotting »

Dans le cas 1, le prédateur était très proche (<15 m) et le chamois était déjà alerté quand le loup s'est soudainement présenté, et aucun sifflet d'alarme n'a été poussé. Dans le cas 2, bien qu'à distance (environ 120 m), le loup était bien en vue de tous les chamois qui, dans les faits, ont immédiatement réagi à sa présence en se précipitant. Dans les deux cas, un signal d'avertissement de la présence du prédateur aurait été

redondant, ce qui confirmerait la suggestion de Caro et al. (2004). Ainsi, siffler peut être assimilé au fait de bondir (stotting).

Les attaques de prédateurs laissent souvent une perception de risque chez la proie («**hypothèse de sensibilité à la menace**», Helfman 1989). Nos résultats du cas 2 ont montré que les chamois femelles n'avaient pas modifié leur fréquence de soulèvement de la tête, mais qu'elles ont augmenté la durée de levage de la tête après l'attaque (+ 80%; tableau 1). À son tour, le temps passé à « scanner les environs » a augmenté (+ 1000%; Tableau 1). Ainsi, comme nous l'avions prédit, la vigilance des chamois a été renforcée après l'attaque. Cela a également eu lieu dans le cas 1, où le mâle adulte s'est figé et a regardé longuement dans la direction du renard roux / loup. Contrairement à nos prévisions, l'activité des chamois et les interactions intra-groupe n'ont pas varié après l'attaque (tableau 1). En conséquence, Lima et Dill (1990) ont conclu que la prise de décision concernant les proies potentielles est un compromis entre le risque de la prédation et les avantages de l'exercice d'une activité donnée. Nos résultats sont en accord avec Bertolino (2003) et Scornavacca et Brunetti (2015) qui ont rapporté que, environ 10 minutes après l'attaque infructueuse d'un aigle contre des chamois, le groupe a repris ses activités de vie normale.

Les interactions entre les chamois et leurs prédateurs sont encore mal comprises. Enregistrer les attaques des prédateurs sur les ongulés de montagnes est un événement rare, en particulier sur les chamois qui vivent dans une zone géographique où la guildes des grands prédateurs est faible, c'est-à-dire 2-3 espèces. En outre, le terrain accidenté et difficile de la montagne, surtout s'il est boisé, réduit la possibilité d'assister à des événements de prédation et de recueillir des informations pertinentes, en comparaison avec les zones ouvertes (par exemple Murie 1944; Schaller 1972; Carbyn & Trottier 1988; Caro 1994). Dans notre zone d'étude, le loup s'appuie sur un système de proies multiples, à savoir le cerf rouge *Cervus elaphus*, le sanglier *Sus scrofa*, chevreuils *Capreolus capreolus*, chamois et lièvre brun *Lepus europaeus* (Patalano & Lovari 1993). Ainsi, bien que les tentatives de prédation sur les chamois peuvent ne pas se produire souvent, cet ongulé a maintenu un comportement anti-prédateur efficace, déterminé par la combinaison des caractéristiques du terrain local, du risque de prédation et de l'investissement parental des deux sexes.