

# Le risque de prédation affecte-t-il l'utilisation de l'espace chez une espèce d'ongulés introduite ? Le cas d'une colonie alpine de mouflons méditerranéens

European Journal of Wildlife Research (2022) 68:66  
<https://doi.org/10.1007/s10344-022-01611-9>

ORIGINAL ARTICLE



## Does predation risk affect spatial use in an introduced ungulate species? The case of a Mediterranean mouflon alpine colony

Paolo Tizzani<sup>1</sup> · Mattia Bessone<sup>1</sup> · Luca Rossi<sup>1</sup> · Pier Giuseppe Meneguz<sup>1</sup>

Received: 18 April 2022 / Revised: 30 July 2022 / Accepted: 23 August 2022  
© The Author(s) 2022

### Résumé

On sait que le risque de prédation affecte l'utilisation spatiale des espèces proies, imposant un compromis entre les besoins alimentaires et l'évitement de la prédation. En conséquence, les espèces proies peuvent quitter les zones d'alimentation de haute qualité pour utiliser des parcelles d'habitat sous-optimales, mais plus sûres, définies comme des « zones refuge ». Dans cette étude, nous décrivons les changements dans l'utilisation spatiale d'une espèce d'ongulé introduite, le mouflon méditerranéen *Ovis aries musimon*, suite à la recolonisation (en 1996) des loups *Canis lupus* dans le domaine de chasse d'Albergian (Alpes occidentales Italiennes). Depuis 1988, nous avons suivi la population de mouflons par des comptages printaniers à partir de points d'observation. Nous avons géoréférencé toutes les observations et enregistré la taille et la structure des groupes repérés. Enfin, nous avons identifié les refuges disponibles en sélectionnant des parcelles caractérisées par (i) la présence de rochers et (ii) des valeurs élevées de raideur et de rugosité. Nous avons constaté que les mouflons **réduisaient** significativement la distance moyenne des zones de refuge au fil des années, la distance moyenne annuelle des refuges étant inférieure de 56 % après la recolonisation de la zone par les loups (c'est-à-dire  $93,8 \pm 32,1$  contre  $213,1 \pm 40,9$  m). L'analyse des paramètres orographiques a montré que les mouflons utilisaient des parcelles présentant des valeurs plus élevées en termes d'élévation, de pente, de rugosité, et une différence significative pour ces trois paramètres lors de la comparaison des années précédant et suivant le retour du loup. Les deux sexes étaient significativement affectés, mais les brebis étaient particulièrement sensibles et sélectionnaient des parcelles plus proches des zones de refuge ( $75,8 \pm 30,3$  m) que les mâles ( $131,0 \pm 53,6$  m). Nos résultats suggèrent que la présence de nouveaux prédateurs peut modifier la distribution d'une espèce introduite telle que le mouflon méditerranéen, déclenchant la résurgence d'un comportement anti-prédation.

### INTRODUCTION

Chez les ongulés, la sélection de l'habitat est influencée par des facteurs tels que la disponibilité et la qualité du fourrage (Albon et Langvatn 1992 ; Fryxell et al. 2004), les perturbations anthropiques (Swenson 1982 ; Apollonio et al. 2005), la compétition interspécifique (Forsyth et Hickling 1998 ; Namgail et al. 2007) et le risque de prédation (Festa-Bianchet 1988 ; Creel et al. 2005). Ainsi, les habitats caractérisés par des espèces végétales abondantes et hautement nutritives, de faibles perturbations anthropiques, l'absence de compétition avec d'autres espèces d'ongulés et l'absence de concurrents et de prédateurs sont susceptibles d'être particulièrement favorables. Cependant,

différents facteurs peuvent produire des changements dans l'utilisation spatiale des ongulés, les forçant à s'installer dans des zones non optimales (Festa-Bianchet 1988 ; Wittmer et al. 2005 ; Namgail et al. 2007). Ceci est vrai en particulier pour les espèces habitant des habitats limités en sources, avec de nombreux exemples rapportés chez les espèces sauvages Caprinae (par ex, le mouflon d'Amérique *Ovis canadensis* - Tilton et Willard 1982 ; le chamois des Appenins *Rupicapra pyrenaica ornata* - Lovari et Cosentino 1986 ; le mouflon méditerranéen *Ovis aries musimon* - Cransac et Hewison 1997 ; le mouflon de Dall *Ovis dalli dalli* - Corti et Shackleton 2002 ; le bouquetin des Alpes *Capra ibex* - Grignolio et al. 2007 ; 2019 ; et le mouflon de Stone *Ovis dalli stonei* - Walker et al. 2007).

Le risque de prédation peut également avoir une influence déterminante sur la sélection spatiale des proies, en affectant leur distribution (Festa-Bianchet 1988 ; Ripple et Beschta 2004 ; Bongi et al. 2008), leur grégarisme (Lima et Dill 1990) et leur niveau de vigilance (Hochman et Kotler 2007). Sous la pression des prédateurs, il est probable que les ongulés modifient leur comportement alimentaire et finissent par quitter les zones de fourrage de haute qualité pour s'installer dans des zones plus sûres vis-à-vis des prédateurs (Festa-Bianchet 1988 ; Walker et al. 2007) : une réponse adaptative, fonction de ce qui est communément défini comme un « **paysage de la peur** » de l'espèce (Ripple et Beschta 2003). Les **zones refuge** sont supposées être d'une importance critique pour la survie à long terme des populations de proies (Festa-Bianchet 1988 ; Ripple et Beschta 2004 ; Grignolio et al. 2007). Les caractéristiques de ces zones dépendent de l'écologie des différentes espèces d'ongulés. Les habitats proches tels que les forêts sont choisis parce qu'ils réduisent la probabilité d'être repéré par un prédateur (par exemple, le cerf élaphe *Cervus elaphus* - Creel et al. 2005 ; le chevreuil *Capreolus capreolus* - Bongi et al. 2008), tandis que les environnements ouverts sont souvent préférés par les espèces grégaires, car ils augmentent les chances de voir une menace possible à distance (par exemple, *O. canadensis* - Risenhoover et Bailey 1985 ; Wakelyn 1987). Certaines espèces choisissent des zones accidentées, difficilement accessibles, où les attaques des prédateurs sont moins susceptibles de se produire (par exemple, les pentes rocheuses, bouquetin de Nubie *Capra nubiana* - Kotler et al. 1994 ; *C. ibex* - Grignolio et al. 2007 ; 2019 ; les pentes raides et les falaises, *O. canadensis* - Bleich 1999 ; *O. dalli dalli* - Corti et Shackleton 2002) ou moins susceptibles de réussir (Baruzzi et al. 2017). D'autres espèces utilisent des habitats proches des activités humaines qui sont plus probablement évités par les prédateurs (cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* - Hebblewhite et Merrill 2009). En outre, les différences liées au sexe dans l'utilisation de l'habitat sont également décrites, la ségrégation sexuelle étant censée augmenter le succès de la reproduction, selon deux hypothèses principales, examinées dans Ruckstuhl et Neuhaus (2002). **L'hypothèse « stratégie de reproduction - risque de prédation » prédit que les mâles choisissent des zones où le fourrage est plus abondant mais où le risque de prédation est plus élevé, tandis que les femelles maximisent la survie de leur progéniture en utilisant des habitats plus sûrs au détriment de la qualité nutritionnelle** (Geist 1971 ; Mooring et al. 2003 ; Grignolio et al. 2007). En revanche, « **l'hypothèse de la sélection des fourrages** » (Main et al. 1996) postule que les ongulés femelles ont tendance à sélectionner des sites de meilleure qualité pour s'alimenter, en se séparant des mâles afin de répondre aux exigences nutritionnelles plus élevées de la lactation (Fattorini et al. 2019). Le mouflon méditerranéen *O. aries musimon* a été initialement introduit sur les îles de Corse (France) et de Sardaigne (Italie) au début du Néolithique (Vigne 1992). Depuis la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle, les mouflons ont également été introduits en Europe continentale à des fins cynégétiques (Uloth 1972). Ces moutons sauvages préfèrent les collines ou les chaînes de montagnes basses où ils privilégient les habitats ouverts entrecoupés de forêts et de zones rocheuses, si elles sont disponibles (Pfeffer 1967 ; Apollonio et Meneguz 2003). Dans les Alpes, où

ils ont été introduits dans la première moitié du vingtième siècle (Pfeffer 1967), les mouflons montrent une préférence pour les prairies et l'interface arbustes/prés (Pfeffer 1967 ; Apollonio et Meneguz 2003). Les chiens errants (Perco 1977 ; Rossi et al. 1988 ; Cugnasse 1992 ; Nasiadka et al. 2021) et les loups (Meriggi et Lovari 1996 ; Poulle et al. 1998 ; Ståhlberg et al. 2017 ; Nasiadka et al. 2021) sont les principaux prédateurs du mouflon méditerranéen en Europe. Depuis la dernière décennie du siècle dernier, les loups recolonisent avec succès les Alpes, où ils avaient été éradiqués au début du vingtième siècle (Fabbri et al. 2007), bien avant l'introduction des premiers mouflons Européens. Par conséquent, l'interaction loup-mouflons était un événement totalement nouveau dans la région.

L'objectif de cette contribution est de décrire les changements dans l'utilisation spatiale du mouflon dans les Alpes occidentales (Italie), en utilisant une série prolongée de 25 ans de données de comptage de mouflons, collectées avec la même méthode, sous la supervision de l'un des auteurs (PGM). Les comptages ont été effectués pendant la saison des naissances, au début du printemps, lorsque le risque de prédation est susceptible d'être plus fort, car les mouflons adultes sont affaiblis par la privation nutritionnelle de l'hiver et les agneaux sont plus vulnérables à la prédation (Main et al. 1996). Nous nous attendions à ce que, selon l'hypothèse du « **paysage de la peur** » (Ripple et Beschta 2003), les loups présents dans la zone d'étude (i) influencent négativement la distance annuelle moyenne des mouflons par rapport aux zones refuge disponibles, et (ii) forcent les mouflons à sélectionner des sites présentant des caractéristiques différentes, par rapport aux années précédant le retour des loups. Enfin, nous avons cherché à savoir si, selon l'hypothèse « stratégie de reproduction - risque de prédation » (Ruckstuhl et Neuhaus 2000), le comportement spatial serait plus affecté par le risque de prédation chez les femelles que chez les mâles.

## MATERIAUX ET METHODES

Le troupeau de mouflons étudié habite dans le domaine de chasse d'Albergian (7 170 ha, 45°2'0" N ; 7°3'0" E), sur le versant Italien des Alpes occidentales. La zone a une altitude moyenne de  $1\ 852 \pm 457,2$  m a.s.l. (minimum = 980 ; maximum = 3 049) et une pente moyenne de  $28 \pm 10,9^\circ$  (minimum = 0,2 ; maximum = 70,7). La forêt mixte de conifères (*Larix decidua* et *Pinus sylvestris*) est présente aux altitudes inférieures, tandis que les arbustes (*Rhododendron ferrugineum*, *Juniperus* spp. et *Vaccinium* spp.) et les prairies extensives dominent au-dessus de la limite des bois, à environ 2 000 m d'altitude. Les mouflons ont été introduits en 1962, avec 12 individus fondateurs originaires de la Croatie actuelle (Rossi et al. 1988). La zone d'étude abrite également le chamois nordique *R. rupicapra*, le bouquetin des Alpes *C. ibex*, le chevreuil *C. capreolus*, le cerf élaphe *C. elaphus* et le sanglier *Sus scrofa* (Rossi et al. 1988). Des prédateurs potentiels sont présents, à savoir l'aigle royal *Aquila chrysaetos*, le renard roux *Vulpes vulpes* et le loup *Canis lupus*, le dernier étant revenu en 1996 après avoir été localement éteint pendant environ 70 ans (Fabbri et al. 2007). Depuis lors, une à trois meutes de loups se sont succédé dans la région, et deux autres meutes ont colonisé la zone à partir de 2001 (Marucco et Avanzinelli 2010). Le nombre moyen de loups dans chaque meute, mesuré à la fin de l'hiver, serait de  $4,2 \pm 1,8$  (Marucco et Avanzinelli 2010).

Pendant toute la durée de l'étude, le troupeau a fait l'objet d'une chasse récréative réglementée selon un système de quotas annuels (Tableau supplémentaire 1) définis suite à des évaluations annuelles de la population de mouflons basées sur les comptages. De 1988 à 2012, nous avons enregistré la taille et la structure (composition par sexe et âge) de la population de mouflons par des comptages printaniers effectués à partir de 9 points d'observation, balayant 85 sous-zones (Cruveille et Tufféry

1981). Le troupeau était en forte densité de 1988 à 1995 (**phase H** - valeur moyenne de la densité :  $12,0 \pm 1,0$  animaux/100 ha ; **abondance absolue** moyenne :  $618,5 \pm 49,2$  individus) tandis qu'un fort déclin s'est produit entre 1996 et 1999, de 641 à 146 individus (**phase D**). Ensuite, le troupeau a persisté à une densité relativement plus faible de 2000 à 2012 (**phase L** - valeur moyenne de la densité :  $1,9 \pm 0,4$  animaux/100 ha ; **abondance absolue** moyenne :  $132 \pm 43,5$  individus), sans aucun signe de récupération. Lors des comptages, les observations ont été rapportées par sous-zone sur des cartes papier (échelle 1:10 000), puis géoréférencées comme le centroïde de la sous-zone où chaque individu ou groupe a été repéré (précision  $\pm 50$  m). Un shapefile de points a été construit avec un logiciel SIG open-source (Qgis 2.0.1 - Quantum GIS Development Team, 2013).

Afin d'étudier les changements dans l'utilisation spatiale des mouflons, trois trames orographiques, à savoir l'élévation, la pente et l'indice de rugosité du terrain - TRI (Riley et al. 1999), ont été dérivées du modèle numérique d'élévation de la zone d'étude (dem - 50-m résolution - ProjCRS ED50 32 N) fourni par le Catalogue Cartographique Régional (<http://www.geoportale.piemonte.it/cms/>). Le TRI fournit une mesure quantitative objective de l'hétérogénéité topographique. Les informations relatives à l'occupation du sol proviennent des Plans Forestiers Locaux avec une résolution native de 1:10.000 (ProjCRS ED50 32 N) (Catalogue Cartographique Régional du Piémont - <http://www.sistemapiemonte.it/montagna/sifor/>).

Nous avons défini les « **zones refuge** » disponibles comme des parcelles caractérisées par au moins une des caractéristiques suivantes : (i) présence de pentes rocheuses ou de prairies rocheuses, (ii) une valeur de pente supérieure à  $36^\circ$  (troisième quartile de la distribution des valeurs de pente dans la zone d'étude), et (iii) une valeur de TRI supérieure à 29 (troisième quartile de la distribution des valeurs de TRI dans la zone d'étude). De cette façon, nous avons obtenu une carte matricielle des « zones refuge » que nous avons utilisée pour calculer une carte matricielle de la distance entre les localisations de mouflons et le site de refuge le plus proche (QGIS 2.0.1 – « Proximity tool »).

Nous avons considéré la distance moyenne annuelle (YAD) par rapport à une « zone refuge » potentielle comme un indice de la réponse du troupeau à la pression de prédation (QGIS 2.0.1 – « Outil d'échantillonnage ponctuel »). Nous avons obtenu les valeurs YAD pour chaque groupe observé en utilisant la formule suivante :

$$YAD = \sum_{n=1}^{n=i} \left[ \frac{(d_1 * n_1)}{n_{TOT}}, \frac{(d_2 * n_2)}{n_{TOT}}, \dots, \frac{(d_i * n_i)}{n_{TOT}} \right]$$

où  $d_i$  est la distance d'une localisation par rapport à la zone de refuge la plus proche,  $n_i$  est le nombre de mouflons repérés dans la seule localisation, et  $n_{TOT}$  représente le nombre total de mouflons comptés chaque année. L'utilisation de  $n_{TOT}$  a permis de normaliser l'indice par la taille de la population de mouflons au cours des années.

Nous avons utilisé cet indice pour évaluer (i) les valeurs de YAD des « zones refuges » en **phases H** et **L**, (ii) la tendance des valeurs de YAD de 1988 à 2012, et (iii) les « hypothèses de ségrégation sexuelle » (Main et al. 1996 ; Ruckstuhl et Neuhaus 2000), en comparant la tendance de YAD au fil des années chez (1) les brebis  $\geq 1$  an et les agneaux vs (2) les mâles  $> 1$  an.

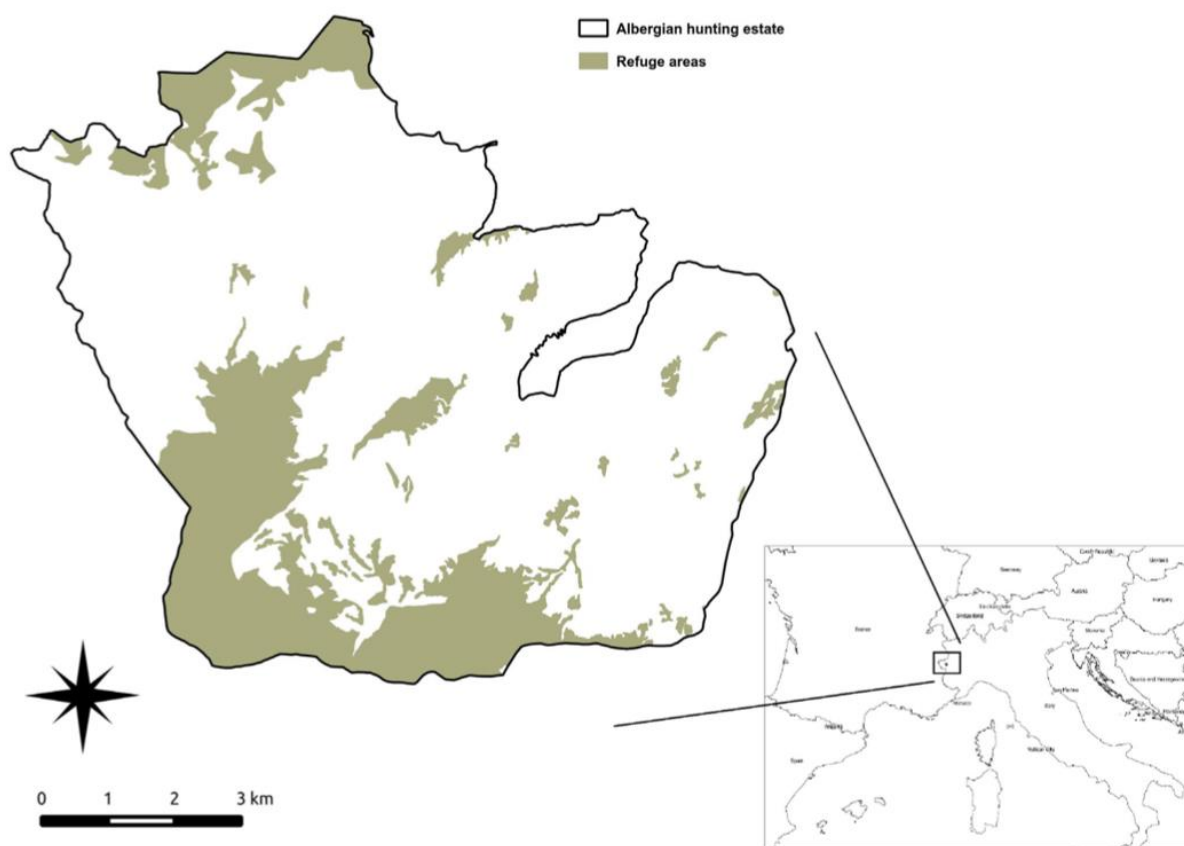
Pour évaluer la **réponse** de la population au risque de prédation, nous avons également considéré les caractéristiques orographiques (c'est-à-dire l'élévation, la pente et le TRI) associées à toutes les

localisations pour évaluer : (i) les valeurs moyennes de chaque caractéristique dans les **phases H** et **L**, et (ii) la tendance de ces valeurs de 1988 à 2012.

Entre 1996 et 2000 (**phase D**), la zone d'étude a été affectée par deux saisons hivernales exceptionnellement sévères, en particulier 1995/1996, qui ont entraîné une mortalité massive due à la famine (PGM communication personnelle). Afin d'éviter un **effet confusionnel** de ces conditions météorologiques inhabituelles sur l'utilisation spatiale du troupeau (en particulier la couverture neigeuse), nous avons exclu cette période de notre analyse comparative. Nous avons vérifié la normalité de toutes les séries de données, en effectuant un test de Shapiro-Wilk. Selon les résultats des tests, nous avons utilisé soit un test non paramétrique de Mann-Whitney, soit un test *t* de Student pour comparer ces paramètres avant et après le retour des loups dans la zone d'étude (**phases H** et **L**) et pour tester l'**hypothèse** de la « ségrégation sexuelle ». En conséquence, nous avons utilisé les tests de corrélation de Pearson ou de Spearman pour évaluer la tendance de ces paramètres entre 1988 et 2012. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées et les figures ont été créées à l'aide de R version 3.0.2 (R Core Team 2013).

## RESULTATS

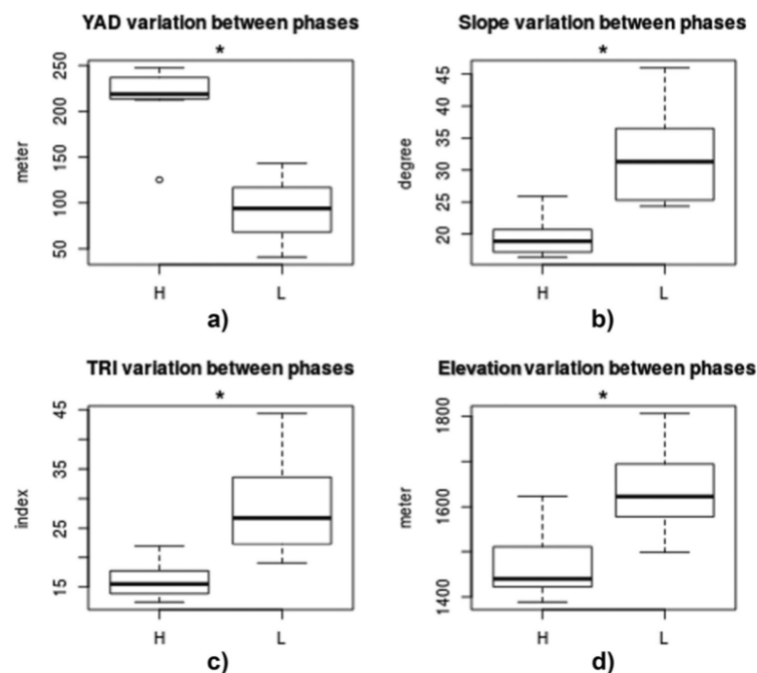
Pendant la période d'étude, 7 804 mouflons appartenant à 235 groupes ont été observés dans 54 sous-zones différentes. La taille moyenne des groupes était de  $34,8 \pm 42,2$  mouflons, soit  $55,6 \pm 56,4$  dans la phase H à haute densité (fourchette : 1-232) et  $17,9 \pm 16,1$  dans la phase L (fourchette : 1-75). Sur la base des critères proposés, 1 712 ha (23,9 % de la zone d'étude) ont été identifiés comme « zones refuge » (Fig. 1).



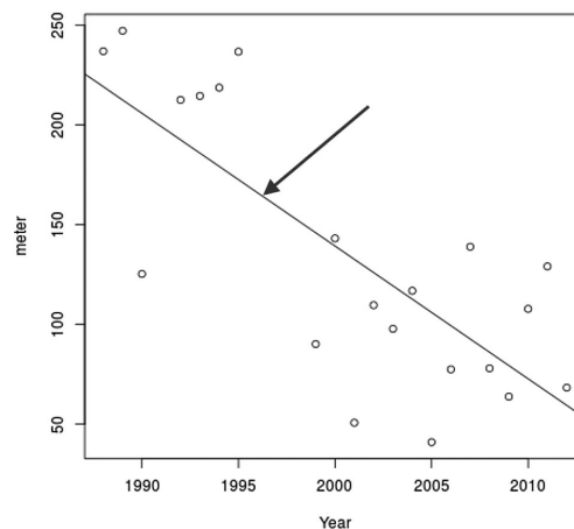
**Fig. 1.** Zones refuge disponibles identifiées dans le domaine de la chasse d'Albergian (Qgis 2.0.1)



La YAD différait significativement entre les phases H et L, c'est-à-dire la phase de faible densité (Fig. 2a), raccourcissant de  $213,1 \pm 40,9$  à  $93,8 \pm 32,1$  m ( $W = 95$  ;  $p < 0,001$ ). La YAD de la « zone refuge » la plus proche a montré une tendance négative significative au fil des ans ( $\rho = -0,66$  ;  $p < 0,01$  - Fig. 3).



**Fig. 2.** Variation de la distance aux zones de refuge et des paramètres orographiques entre les phases H (haute densité) et L (basse densité). Dans le sens des aiguilles d'une montre, variation entre les phases de : YAD (distance moyenne annuelle) des zones refuge ; pente ; TRI (indice de rugosité du terrain) ; altitude. Toutes les comparaisons sont statistiquement significatives ; \* =  $p < 0,05$



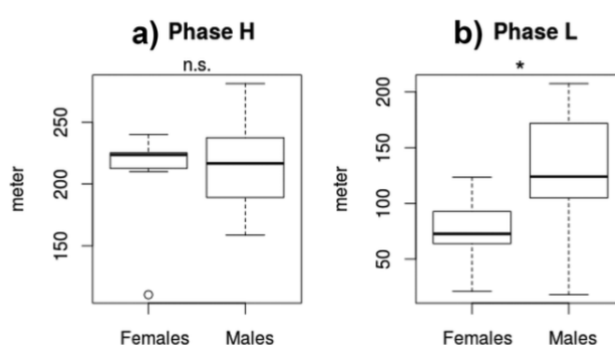
**Fig. 3.** Variation de la valeur YAD (distance moyenne annuelle) par rapport aux zones de refuge au fil des ans. En abscisse, l'année et en ordonnée, la valeur YAD. La flèche noire indique l'année de recolonisation par le loup

Les paramètres orographiques des localisations différaient entre les phases H et L (Fig. 2b-d et Tableau 1), et toutes les valeurs ont significativement augmenté au fil des ans : l'élévation ( $r = 0,59$  ;  $p < 0,01$ ), la pente ( $r = 0,65$  ;  $p < 0,01$ ), et le TRI ( $r = 0,65$  ;  $p < 0,01$ ).

**Tableau 1.** Variation des paramètres orographiques entre les **phases H** (haute densité) et **L** (basse densité) et niveau de signification

	<b>H</b> (High density)	<b>L</b> (Low density)	<b>Comparison</b>
<b>Slope (degree)</b>	19.6 ± 3.4	32.1 ± 6.9	$t = -5.5506; p < 0.001$
<b>Ruggedness (TRI)</b>	16.2 ± 3.3	28.3 ± 7.5	$t = -5.1712; p < 0.001$
<b>Elevation (meter)</b>	1,474.0 ± 80.7	1,634.1 ± 97.6	$t = -3.9875; p < 0.001$

Pendant la **phase H**, les mouflons des deux sexes ont utilisé des parcelles situées à une distance similaire de la « zone refuge » la plus proche (brebis et agneaux -  $207,1 \pm 43,7$  m ; mâles -  $215,8 \pm 41,6$  m ;  $W = 23$  ;  $p = \text{n.s.}$  - Fig. 4), alors que dans la **phase L**, les brebis se trouvaient significativement plus près que les mâles des « zones refuge » ( $75,8 \pm 30,3$  vs.  $131,0 \pm 53,6$  m ;  $W = 34$  ;  $p < 0,01$  - Fig. 4). Une tendance négative significative de la YAD a été observée tant chez les brebis et les agneaux ( $\rho = -0,72$  ;  $p < 0,001$ ) que chez les mâles ( $r = -0,52$  ;  $p < 0,05$ ).



**Fig. 4.** Comparaison de la distance moyenne annuelle (DMA) par rapport aux zones refuge entre les sexes dans les **phases H** (haute densité) et **L** (basse densité) ; \* =  $p < 0,05$

## DISCUSSION

A notre connaissance, il s'agit de la première étude en Europe qui étudie les effets de la présence du loup sur l'utilisation spatiale du mouflon méditerranéen. Jusqu'à présent, d'autres études ont traité de l'habitat et de l'utilisation spatiale du mouflon, mais toutes se réfèrent à des zones exemptes de loups (Dubois et al. 1994 ; Bon et al. 1995 ; Cransac et Hewison 1997 ; Ciuti et al. 2009 ; Darmon et al. 2011 ; Marchand et al. 2015 ; Bourgoïn et al. 2018).

« Les **zones refuge** » sont essentielles à la persistance des mouflons, même dans les zones où les loups sont absents, mais où des prédateurs tels que les aigles et les humains sont présents (Bon et al. 1995 ; Ciuti et al. 2009). Chez le mouton sauvage, les « zones refuge » ont été caractérisées comme des pentes abruptes de terrains rocheux brisés (*O. aries* - Pfeffer 1967 ; *O. canadensis* - Smith et al. 1991, Bleich 1999 ; *O. dalli* - Corti et Shackleton 2002). Nous avons donc considéré la pente comme une caractéristique essentielle d'une « zone refuge » ainsi que l'indice de rugosité topographique (TRI), un autre facteur important pour identifier les « zones refuge » (Frair et al. 2005 ; Laporte et al. 2010 ; Ciuti et al. 2012).

Nos données confirment nos hypothèses de travail. Tout d'abord, nous avons montré que les mouflons réduisaient significativement leur distance moyenne des zones de refuge au fil des années, conformément à Pfeffer (1967) et Bon et al. (1995) qui ont suggéré que cette espèce, sous la pression de prédation, se déplace vers des terrains accidentés et escarpés laissant des parcelles de meilleure qualité fourragère. Le même comportement a été observé pour d'autres espèces (Festa-

Bianchet 1988 ; Berger et al. 2001 ; Walker et al. 2007 ; Grignolio et al. 2019) et il est cohérent avec le « **paysage de la peur** » (Ripple et Beschta 2003). **Notre hypothèse est également confirmée par le fait que la YAD depuis les zones refuge a diminué de 56% (de 213 à 94 m) dans la phase de faible densité L, après la recolonisation par les loups en 1996, ce qui soutient l'idée que la première réaction du troupeau a été un changement d'utilisation spatiale, par un déplacement vers des zones plus sûres** (Creel et al. 2005). Par conséquent, les mouflons semblent avoir modifié leur distribution en **réponse** à l'installation des prédateurs, les individus exploitant des parcelles plus proches des zones refuge étant plus susceptibles d'éviter la prédation, au cours de la phase L.

Nos attentes ont également été confirmées par l'analyse des paramètres orographiques. Le troupeau a changé son utilisation spatiale au cours des années, en sélectionnant des parcelles avec des valeurs plus élevées en termes d'élévation, de pente et de rugosité pendant la **phase L**. Les changements d'élévation, en réaction aux prédateurs en raison de la protection des agneaux, ont été rapportés par Festa-Bianchet (1988) en se référant aux brebis *O. canadensis* pendant la période de pré-sevrage.

De façon remarquable, nos résultats mettent en évidence que les mouflons des deux sexes (et pas seulement les brebis avec des agneaux) se sont rapprochés des zones refuge au fil des ans, bien que les brebis aient été plus touchées que les mâles. **Ces résultats sont conformes à nos hypothèses et concordent avec les principales prédictions de l'hypothèse « stratégie de reproduction - risque de prédation » (Ruckstuhl et Neuhaus 2000) : (i) les mâles choisissent des sites de meilleure qualité (abondance de fourrage), même avec un risque de prédation plus élevé ; (ii) les femelles choisissent des sites à risque de prédation réduit, même avec une abondance de fourrage plus faible.** Cependant, nous n'avons pas été en mesure de tester directement ces prédictions car nous n'avons pas mesuré la disponibilité du fourrage pendant la période d'étude.

Nos résultats sont également cohérents avec les études rapportant un développement du comportement anti-prédateur avec l'augmentation du risque de prédation (Berger et al. 2001 ; Ale et Brown 2009). Comme mentionné ci-dessus, les mouflons étudiés ont subi un **crash** de population sévère entre 1995 et 1998, dû à un événement de mortalité massive causé par la famine hivernale (PGM, observation personnelle). Une reprise était attendue dans les années suivantes, comme cela a été observé dans d'autres populations de mouflons sauvages (Boussès et al. 1994 ; Moorcroft et al. 1996). Cependant, le troupeau s'est installé à de faibles effectifs. Le retour d'un prédateur majeur en 1996 (Marucco et al. 2005) a probablement affecté la viabilité du troupeau de mouflons dans notre zone d'étude, empêchant le rétablissement des effectifs antérieurs. Les troupeaux de mouflons du côté Français des Alpes occidentales ont diminué en nombre peu après l'établissement de meutes de loups dans leur domaine vital (Poulle et al. 1997 ; Espuno 2004). En Europe, les mouflons font partie des proies favorites du loup, et il a été rapporté qu'ils font l'objet d'une sélection positive même lorsqu'ils sont en sympatrie avec d'autres ongulés (Meriggi et Lovari 1996 ; Poulle et al. 1998 ; Ståhlberg et al. 2017 ; Nasiadka et al. 2021). Les raisons possibles de cette sensibilité à la prédation, par rapport aux ongulés indigènes sympatriques, peuvent être : (i) les compétences limitées lors des déplacements sur des terrains enneigés (Cruveille et Tufféry 1981) ; (ii) la faiblesse apparente du comportement anti-prédateur efficace des brebis avec agneaux (Ferrier M. communication personnelle) ; **et (iii) le fait que le mouflon est le seul ongulé, sur les six espèces présentes dans la zone d'étude, qui émet des vocalisations inhabituellement fortes et persistantes de la naissance à l'âge de 7 mois** (Apollonio et Meneguz 2003).



Cependant, bien que nos résultats soutiennent notre hypothèse selon laquelle la présence d'un prédateur majeur a eu un fort impact sur l'utilisation spatiale des proies, ils n'expliquent pas si la prédation a affecté le bon rétablissement de ce troupeau de mouflons.

**D'autres variables** pourraient également avoir joué un rôle dans le schéma décrit, à savoir **(i)** la compétition intraspécifique, **(ii)** la pression de chasse, **(iii)** les facteurs dépendant de la densité, et **(iv)** les changements climatiques.

La taille des populations de cerfs et de chamois a augmenté de manière significative au fil des années dans le Domaine de chasse d'Alberg (PGM, données non publiées). Ces espèces ont montré un chevauchement alimentaire important avec le troupeau de mouflons dans cette étude (Bertolino et al. 2009). Cependant, il n'y a pas d'indication claire dans la littérature sur la compétition entre le mouflon et le cerf rouge, les études disponibles suggérant que les mouflons semblent surpasser le cerf rouge en Hongrie (Nahlik et Dremmel 2017) et en Ukraine (Smagol et al. 2019). De même, la compétition avec le chamois serait favorable au mouflon dans les Alpes (Pfeffer et Settimo 1973 ; Chirichella et al. 2013).

La chasse a toujours été pratiquée dans la zone d'étude, aussi bien avant qu'après le retour du loup dans la région. De façon remarquable, le seul changement dans l'activité de chasse a été que le nombre de mouflons récoltés a diminué en même temps que la taille de la population, avec le nombre de mouflons abattus réduit à moins de 10 animaux/an dans la période suivant le retour du prédateur (moyenne annuelle récoltée = 6,8 individus ; données non publiées du PGM). **De plus, il a souvent été démontré que les populations d'ongulés surexploitées peuvent se rétablir relativement rapidement si la chasse est interdite ou considérablement réduite** (Coulson et al. 2004). Par conséquent, on aurait pu s'attendre à un schéma inverse en réponse à la réduction de la chasse, avec des animaux moins menacés et donc plus susceptibles d'étendre leur aire de répartition.

**La densité de la population pourrait également avoir influencé l'utilisation spatiale du troupeau.** La population s'est effondrée de 77 % en seulement 4 ans (phase décroissante D), après deux victoires particulièrement sévères. **Des densités plus faibles pourraient avoir empêché l'agrégation des individus et, par conséquent, réduit l'effet de dilution fourni par les grands groupes** (Hamilton 1971). En conséquence, une augmentation du risque de prédation perçu pourrait avoir poussé le troupeau à utiliser des parcelles plus sûres (Kotler et al. 1994 ; Bleich 1999 ; Corti et Shackleton 2002 ; Grignolio et al. 2007 ; 2019). Cependant, d'autres auteurs ont montré le contraire, la grégarité des ongulés augmentant avec la densité de population (Pépin et Gerard 2008 ; Vander Wal et al. 2013). De plus, selon la théorie sur la sélection de l'habitat en fonction de la densité et la distribution libre idéale (Fretwell et Lucas 1970), on s'attend à ce qu'à faible densité, le mouflon sélectionne des parcelles avec une plus grande abondance de fourrage, en raison d'une moindre compétition intraspécifique, même en présence de loups (van Beest et al. 2016). Enfin, selon ce qui a été observé dans une population de bouquetins des Alpes, où les modifications des schémas comportementaux des bouquetins (y compris les changements dans l'utilisation de l'espace) après la recolonisation de la zone par le loup ne pouvaient pas être expliquées par les seuls changements de densité (Grignolio et al. 2019), la densité seule n'explique pas l'absence de récupération après la phase D.

Enfin, il existe de plus en plus de preuves que le réchauffement des températures induit par le changement climatique incite les ongulés sauvages à se déplacer en altitude, où des pâturages plus nutritifs sont présents (Büntgen et al. 2017 ; Lovari et al. 2020). Selon **l'hypothèse** de la sélection

du fourrage (Main et al. 1996), on s'attend à ce que les femelles ongulées sélectionnent des parcelles avec un fourrage plus nutritif pour répondre aux demandes énergétiques de la lactation (Fattorini et al. 2019). Si cela était vrai, la diminution plus forte de la YAD pour les femelles pourrait être le résultat de l'action conjointe du risque de prédation et du réchauffement climatique, entraînant une augmentation de l'élévation de la chasse de la brebis vers des terrains plus nutritifs. Pour démêler les effets de ces deux facteurs (Main 2008), les études futures devraient évaluer les changements de productivité des pâturages en fonction des facteurs climatiques (par exemple, la température moyenne) au cours de la période d'étude.

En conclusion, notre étude permet de mieux comprendre le rôle joué par la prédation du loup sur la population de mouflons Albigeois. Plutôt qu'un simple impact direct de la prédation, nous suggérons un **effet mixte direct et indirect**, ce dernier impliquant un changement d'utilisation de l'habitat par un déplacement vers des parcelles plus sûres. Ce résultat a été souvent rapporté pour d'autres ongulés (Kotler et al. 1994 ; Bleich 1999 ; Corti et Shackleton 2002 ; Grignolio et al. 2007 ; 2019), mais à notre connaissance, il n'a pas été clairement démontré jusqu'à présent pour le mouflon méditerranéen (mais voir : Pfeffer 1967 ; Bon et al. 1995 ; Ciuti et al. 2009).

Afin d'obtenir une vision plus large des déterminants ayant un impact sur la dynamique et la viabilité des populations d'ongulés en liberté, nous recommandons que les effets indirects, tels que ceux décrits dans cette étude, soient pris en compte pour une gestion et une conservation efficace des populations d'ongulés exotiques et indigènes. Au fur et à mesure que les populations d'ongulés sauvages augmentent en Europe, elles étendent également leur aire de distribution, générant des conflits à grande échelle entre l'homme et la faune sauvage, par exemple en termes de dommages aux cultures et de collisions (Apollonio et al. 2010 ; Carpio et al. 2020). Les résultats de notre étude suggèrent que le rétablissement des prédateurs à l'échelle Européenne pourrait contribuer à limiter et à réguler la croissance des populations d'ongulés sauvages. De cette manière, elle pourrait être considérée comme un outil de gestion durable, en particulier dans les zones naturelles ou protégées (Pascual-Rico et al. 2020).