


Réponses temporelles des ongulés et des mésocarnivores à l'exposition aux loups : une étude de cas sur l'écologie de la peur dans le parc national du Grand Paradis

Published by Associazione Teriologica Italiana Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy	Volume 33 (2): 186–191, 2022	OPEN ACCESS
Available online at: http://www.italian-journal-of-mammalogy.it	doi:10.4404/hystrix-00553-2022	
Research Article		
Ungulates and mesocarnivores temporal responses to wolf exposure: a case study on the ecology of fear in Gran Paradiso National Park		
Beatrice BERARDI ^{1,*} , Marco Alberto BOLOGNA ¹ , Bruno BASSANO ²		
¹ Dipartimento di Scienze, Università Roma Tre, Viale G. Marconi 446, 00146 Roma, Italy ² Parco Nazionale del Gran Paradiso, Via Pio VII 9, 10123 Torino, Italy		

Résumé

Pour les espèces proies et les mésocarnivores, la peur des prédateurs peut entraîner des stratégies comportementales qui réduisent le risque de prédation et la compétition interspécifique. Deux stratégies courantes sont l'évitement spatial des zones à haut risque et la modification des schémas d'activité. Cette étude a examiné, à l'aide de caméra-traps, le rôle du risque de prédation du loup (*Canis lupus*) dans l'élaboration des schémas temporels de quatre espèces d'ongulés et de deux espèces de mésocarnivores dans une zone protégée des Alpes occidentales Italiennes. En outre, nous avons examiné les différences potentielles dans le comportement anti-prédateur de deux espèces (le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*)) liées à la classe d'âge ou au sexe des individus. L'activité du sanglier a été assez similaire à celle du loup, mais les jeunes et les subadultes ont été enregistrés davantage dans les sites à faible risque. Quant à la proie principale du loup, à savoir le chevreuil, son activité est devenue plus diurne dans les zones à risque, avec des pics différents entre mâles et femelles. Le renard roux (*Vulpes vulpes*) s'est avéré être fortement associé au loup, en termes de cycle journalier, suggérant une interaction positive probablement due au phénomène de facilitation trophique. Ces résultats nous permettent de mieux comprendre la diversité des relations interspécifiques et les réponses des communautés au loup gris, une espèce dont l'aire de répartition en Europe a connu une expansion récente.

INTRODUCTION

Le concept d'écologie de la peur a été adopté au cours des deux dernières décennies pour décrire l'ensemble de l'impact des prédateurs sur les populations et les communautés de proies (Okarma, 1995 ; Brown, 1999 ; Kie, 1999 ; Creel et al., 2005 ; Winnie et Creel, 2007 ; Kittle et al., 2008 ; Zanette et Clinchy, 2019). La recherche sur « l'écologie de la peur » part de l'hypothèse que le rôle écologique des prédateurs ne s'arrête pas à la mise à mort directe, mais que les efforts déployés par les proies pour éviter la prédation peuvent entraîner une réduction de la survie, avec des effets en cascade à toutes les échelles écologiques (Gaynor et al., 2020 ; Daversa et al., 2021). Par exemple, lorsque les prédateurs sont abondants, les proies mangent moins et passent plus de temps à être vigilantes, et il a été démontré que cela réduit la croissance et la reproduction des proies (Creel et al., 2014). Dans la littérature

écologique, la **peur** est définie comme une perception consciente ou inconsciente du risque de prédation et se manifeste par des comportements spécifiques. La combinaison de la variation spatiale du risque de prédation, de la perception du risque et de la réponse des proies crée ce que l'on appelle le « **paysage de la peur** » (Gaynor et al., 2019). Les stratégies les plus courantes pour éviter la mort consistent à ajuster les schémas spatiotemporels ou à moduler les niveaux de vigilance, la recherche de nourriture, les déplacements, le regroupement et le comportement social (Ripple et Beschta, 2004 ; Theuerkauf et Rouys, 2008 ; Wirsing et al., 2010 ; Kuijper et al., 2013 ; Peers et al., 2018). Ces réponses varient en fonction de facteurs individuels tels que le sexe, l'âge, le statut reproductif et l'état corporel (Bontardelli et al., 2003 ; Winnie et Creel, 2007 ; Pipia et al., 2008). L'écologie de la peur est d'une importance majeure pour la conservation des grands carnivores. En effet, les grands prédateurs peuvent également influencer les réseaux trophiques où vivent d'autres carnivores (en particulier les espèces de petite et moyenne taille), par la compétition, la prédation interspécifique ou la facilitation trophique par l'approvisionnement en charognes. Par conséquent, de nombreux carnivores modifient leur utilisation de l'espace et leur activité afin de minimiser la compétition et la prédation (Forsyth et al., 2019). La complexité de cette dynamique est affectée par la disponibilité des ressources, le type d'habitat et la structure de la communauté (Sivy et al., 2018). La peur que les grands prédateurs induisent chez les mésocarnivores et les grands herbivores peut affecter la structure et la fonction de l'écosystème tout entier, de sorte que l'évolution du « **paysage de la peur** », due à la perte des grands carnivores dans certaines zones et à leur expansion dans d'autres, représente un problème de conservation constant (Clinchy et al., 2016).

En Amérique du Nord, il a été observé que le loup affecte l'habitat et la sélection des ressources chez le wapiti, l'orignal et le cerf de Virginie (Okarma, 1995 ; Creel et al., 2005 ; Winnie et Creel, 2007 ; Kittle et al., 2008). En Europe, l'exposition à ce prédateur augmente les niveaux de vigilance et façonne les tactiques de fuite des chamois et influence les schémas spatiaux et temporels de plusieurs espèces d'ongulés et de mésocarnivores (Baruzzi et al., 2017 ; Torretta et al., 2016 ; Grignolio et al., 2019 ; Rossa et al., 2021). L'analyse des schémas temporels est un bon moyen de visualiser le paysage de la peur, car elle fournit des informations sur les niveaux d'évitement du prédateur et les interactions comportementales entre les espèces. Habituellement, dans les systèmes loups-ongulés, les schémas temporels présentent un chevauchement partiel et résultent d'un compromis entre les besoins alimentaires et les stratégies anti-prédateurs. Chez les mésocarnivores, ces schémas sont également le résultat de la répartition des niches, d'où un certain degré d'évitement, selon l'espèce. En Italie, peu d'études sur le loup se sont concentrées sur la structure du paysage de la peur (Torretta et al., 2016 ; Mori et al., 2020 ; Rossa et al., 2021). Compte tenu de ce qui précède, les résultats sont importants pour élargir les connaissances sur le rôle écologique du loup dans les Alpes, qui sont considérées comme une zone prioritaire pour la conservation et l'un des points chauds de biodiversité les plus riches en Europe (Gazzola et al., 2005). Dans cet article, nous avons cherché à étudier dans une zone protégée du nord-ouest des Alpes Italiennes, à l'aide de pièges photographiques, l'effet du risque de prédation du loup sur les schémas temporels de quatre espèces d'ongulés [le chamois alpin (*Rupicapra rupicapra*), le sanglier, le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le chevreuil] et de deux espèces de mésocarnivores [le blaireau (*Meles meles*) et le renard roux]. En particulier, nous voulons vérifier si (i) la présence du loup peut modifier les patrons temporels des autres espèces de grands mammifères évaluant l'ampleur de toute variation sur les proies principales (chevreuil et

chamois ; voir Larentis, 2016) ; **(ii)** l'activité des espèces cibles diffère entre les sites plus ou moins utilisés par le prédateur supérieur ; **(iii)** s'il existe des différences spécifiques au sexe dans la distribution temporelle du chevreuil, liées à un comportement proactif anti-prédateur ; et enfin **(iv)** si la proportion d'adultes, de subadultes et de jeunes sangliers change entre les sites plus ou moins utilisés par le loup.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

L'étude s'est déroulée dans la vallée de Soana (45°30'8,94" N 7°32'48,52" E), une zone Alpine du parc national du Grand Paradis (environ 710 km², nord-ouest de l'Italie ; Fig. 1), qui s'étend sur 152,6 km² de 345 à 3408 m d'altitude. Le climat est continental, avec une couverture neigeuse prolongée en hiver et des étés courts et frais (Bisio, 2003). La couverture végétale se compose de 10% de forêts de feuillus dominées par le hêtre (*Fagus sylvatica*), 15% de forêts de conifères dominées par le mélèze (*Larix decidua*) et l'épicéa Européen (*Picea abies*), 10% d'arbustes Alpines, 30% de prairies Alpines et 35% d'éboulis siliceux, de falaises et de glaciers (Giuliano et al., 2019 pour des informations générales). Cinq ongulés sauvages résident dans notre zone d'étude : le sanglier, le cerf élaphe, le chevreuil, le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) et le chamois des Alpes. Les carnivores comprennent le renard roux, le blaireau, la belette (*Mustela nivalis*), l'hermine (*Mustela erminea*), la fouine (*Martes foina*), la martre des pins (*Martes martes*) et une meute stable de sept loups Italiens (B. Bassano et E. Avanzinelli, données inédites). D'autres espèces de lagomorphes et de rongeurs sont également présentes dans la vallée de la Soana. La zone est protégée de la chasse depuis 1922 et la densité de population humaine y est très faible.

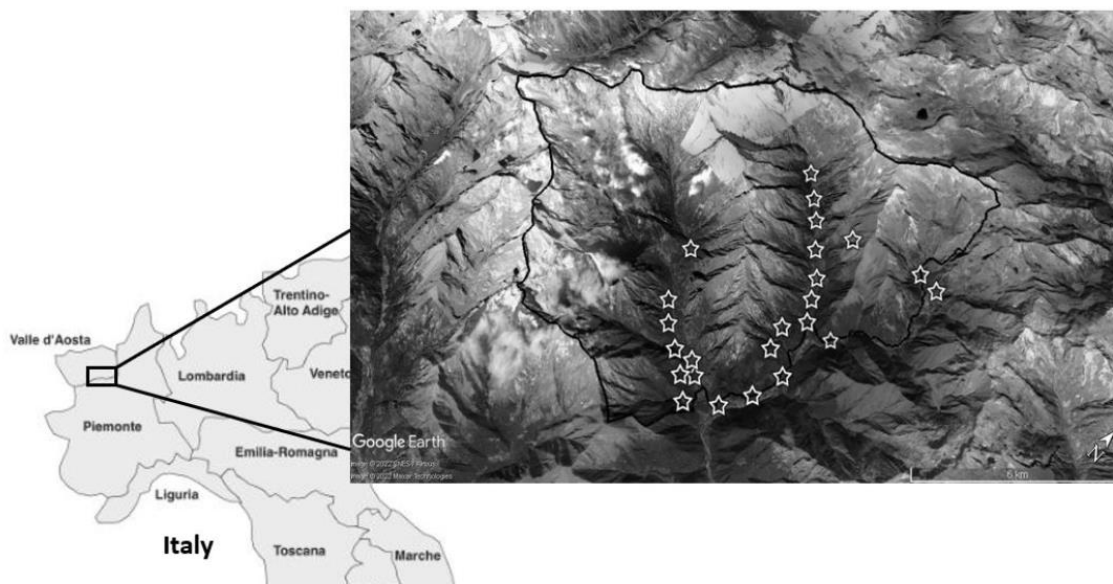


Figure 1 - Carte de la zone d'étude montrant l'emplacement des pièges photographiques. La ligne noire marque les limites de la vallée de la Soana

Collecte de données : piégeage photographique

Des données sur les schémas temporels ont été collectées à l'aide de pièges photographiques pendant deux hivers consécutifs, de novembre 2016 à mars 2017 et de novembre 2017 à mars 2018. Au total, 24 caméras sensibles au mouvement (IR-Plus UV565HD) ont été placées sur autant de sites dans la zone d'étude, à une hauteur de 50 cm du sol et à une

distance d'environ 500 m (Rehman et al., 2021). Nous avons utilisé les mêmes 24 sites les deux années.

La conception de notre étude était opportuniste en raison des ressources limitées. Les points appropriés pour installer les caméras ont été choisis en fonction des signes de présence des loups, afin de maximiser les détections. Nous avons également utilisé la présence d'espèces de proies pour identifier les emplacements des caméras. Toutes les caméras ont été réglées pour enregistrer des vidéos de 60 secondes, indiquant l'heure et le jour de la capture, sans délai de déclenchement et avec un décalage minimum de 5 secondes. Nous avons vérifié les caméras tous les 10 jours pour remplacer les piles et télécharger les fichiers (Oberosler et al., 2017).

Collecte des données : traitement des vidéos

L'analyse des vidéos a permis d'identifier les espèces cibles, la date et l'heure de l'enregistrement, le nombre d'individus et l'emplacement du piège photographique. De plus, nous avons noté le sexe du chevreuil et la classe d'âge du sanglier. Les vidéos dans lesquelles il n'était pas possible de reconnaître les espèces et leurs caractéristiques ont été écartées. Afin de réduire les pseudo-répliques, les enregistrements multiples d'une même espèce en moins de 30 minutes ont été considérés comme un seul événement, en prenant comme référence la date et l'heure de la première vidéo.

Modèles temporels

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R, version 4.0.3 (R Core Team, 2020), en utilisant les packages « **activity** », « **circular** » et « **overlap** » (Lund et al., 2017 ; Selon Ridout et Linkie (2009), nous avons étudié les schémas d'activité temporelle de deux manières : **(a)** Nous avons divisé les enregistrements de chaque espèce en 4 classes : **jour** (entre 1 heure après le lever du soleil et 1 heure avant le coucher du soleil), **nuit** (entre 1 heure après le coucher du soleil et 1 heure avant le lever du soleil), **aube** (entre 1 heure avant le lever du soleil et 1 heure après le lever du soleil) et **crépuscule** (entre 1 heure avant le coucher du soleil et 1 heure après le coucher du soleil). Ensuite, nous avons déterminé l'utilisation de chaque classe en utilisant l'indice d'électivité d'Ivlev, qui varie de -1 (évitement) à +1 (préférence), zéro indiquant une sélection aléatoire (Sanchez-Hernandez et al., 2014). L'indice d'électivité d'Ivlev (E) est issu de l'écologie trophique. Il mesure l'utilisation des types d'aliments (r) par rapport à leur abondance ou disponibilité dans l'environnement (p), avec la formule $E_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$, où r_i est la proportion d'aliments dans le régime alimentaire et p_i la proportion d'aliments dans l'environnement (Lechowicz, 1982). Nous avons utilisé cette formule pour comparer la disponibilité relative des différents moments de la journée en fonction de la durée totale de la journée (p_i) et de leur utilisation relative par chaque espèce (r_i). Comme certains jours sont plus disponibles que d'autres, nous avons obtenu les heures de lever et de coucher du soleil pendant chaque période de fonctionnement de la caméra en utilisant le logiciel Moonphase (version 3.3) (Rossa et al., 2021) ; **(b)** Nous avons calculé les modèles temporels sur une échelle de 4 mois (décembre-mars) en appliquant la méthode d'estimation de la densité de Kernel. Cette méthode renvoie une fonction de densité spécifique dans laquelle l'aire sous la courbe représente la probabilité d'observer un animal à chaque moment de la journée.

Coefficients de chevauchement

L'évaluation du chevauchement temporel entre le loup et les autres espèces a été réalisée par le calcul non paramétrique du coefficient de chevauchement (Δ) (Montoya et al., 2019). L'estimation du chevauchement peut prendre des valeurs allant de 0 (pas de chevauchement temporel) à 1 (chevauchement complet). Pour chaque espèce, nous avons choisi le coefficient Δ_1 lorsque nous avons moins de 75 enregistrements temporels, et le coefficient Δ_4 lorsque le nombre d'enregistrements temporels était supérieur à 75. Enfin, nous avons dérivé des intervalles de confiance à 95% pour les coefficients de chevauchement par un rééchantillonnage bootstrap de 999.

Modèles temporels dans les sites avec une faible activité des loups et une forte activité des loups

Pour analyser les schémas d'activité quotidienne des proies et des carnivores entre les sites plus ou moins intensément utilisés par les loups, nous avons déterminé le taux de passage moyen des loups parmi tous les sites (nombre d'observations/nombre de jours opérationnels du piège photo) (Obersler et al., 2017 ; Rossa et al., 2021), En utilisant la moyenne comme valeur seuil (0,15 observation/jour), nous avons obtenu 6 « **sites de forte activité du loup** » (HWS), dans lesquels la présence du loup est égale ou supérieure à 0,15, et 19 « **sites de faible activité du loup** » (LWS), dans lesquels la présence du loup est inférieure à 0,15. Nous avons ensuite comparé les coefficients de chevauchement Δ entre le loup et chaque espèce dans les deux types de sites.

Réponses sexospécifiques des chevreuils et structure d'âge des sangliers

Considérant que les stratégies anti-prédatrices des ongulés peuvent être affectées par des caractéristiques individuelles telles que la classe d'âge et le sexe, nous avons décidé **1)** de comparer comment les activités des chevreuils femelles et mâles se chevauchent avec les loups et **2)** de déterminer la structure d'âge des sangliers et les fréquences de capture de chaque groupe d'âge entre les HWS et les LWS. Pour le premier objectif, nous avons estimé le coefficient de chevauchement Δ entre le loup et chaque sexe. Pour le deuxième objectif, la population de sangliers a été divisée en trois classes d'âge : jeunes : < 1 an ; subadultes : 1-3 ans ; adultes : > 3 ans. En ce qui concerne la distinction des classes d'âge, notre approche s'est appuyée principalement sur la couleur du pelage, brun avec des bandes longitudinales foncées chez les jeunes individus, uniformément rouge chez les subadultes et brun foncé chez les adultes. Les subadultes ont été distingués des adultes également sur la base de la distribution homogène de la masse corporelle, contrairement aux adultes où elle est plus développée dans les membres antérieurs (Mattioli et De Marinis, 2009). Nous avons ensuite calculé les fréquences relatives de chaque classe d'âge à deux niveaux spatiaux : la zone d'étude et les SAP/HWS. La comparaison de la structure de l'agneau au sein de la zone d'étude et de la zone d'élevage a été réalisée à l'aide du test du carré de Pearson pour les tableaux de contingence (Bontardelli et al., 2003).

RESULTATS

Statistiques sommaires et modèles temporels

En 3717 jours-caméras, nous avons collecté 1830 vidéos. Les statistiques descriptives et les enregistrements de chaque espèce sont présentés dans le Tableau 1.

Tableau 1 - Liste des enregistrements de pièges photographiques de chaque espèce. L'occupation naïve (ψ) est calculée comme le nombre de sites où l'espèce a été piégée divisé par l'ensemble des sites échantillonnés ($n = 24$). Le taux de capture (ou RAI : indice d'abondance relative) a été calculé comme le nombre de captures divisé par le nombre total de jours d'utilisation de la caméra et multiplié par 100 (c'est-à-dire les enregistrements pour 100 jours d'utilisation de la caméra)

Species	Guild	Records	RAI	Native ψ
Red fox	Omnivores	864	23.24	0.76
Roe deer	Herbivores	283	7.61	0.56
Wolf	Carnivores	280	7.53	0.92
Wild boar	Omnivores	141	3.79	0.72
Red deer	Herbivores	123	3.31	0.48
Badger	Omnivores	99	2.66	0.52
Alpine chamois	Herbivores	40	1.08	0.32

Les résultats de l'indice d'Ivlev (matériel supplémentaire : Figure SF1) montrent que le loup, le sanglier, le blaireau et le renard roux sont principalement actifs la nuit. Les estimations de la densité du noyau pour chaque espèce, avec des intervalles de confiance à 95%, sont présentées dans la Figure 2.

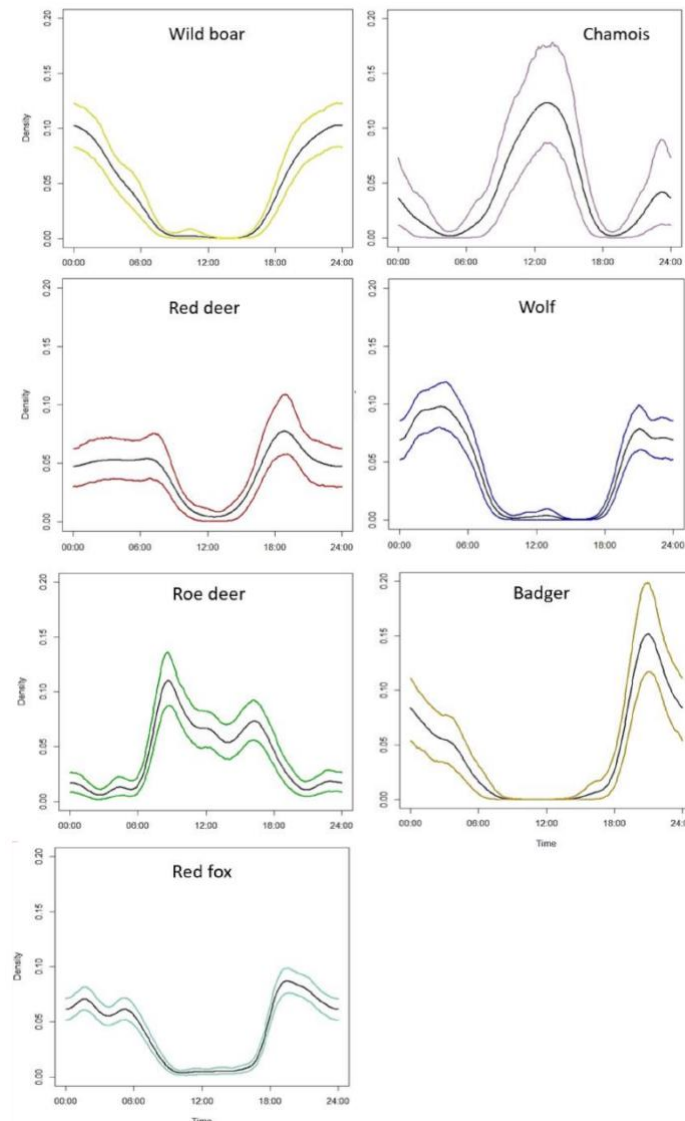


Figure 2 - Schémas d'activité temporelle des espèces étudiées. Les lignes colorées représentent les intervalles de confiance à 95%

Chevauchement interspécifique

Le coefficient de chevauchement entre le loup et le renard roux est élevé ($\Delta = 0,82$), de même qu'entre le loup et le sanglier ($\Delta = 0,81$). Des valeurs delta légèrement inférieures apparaissent pour le blaireau et le cerf élaphe ($\Delta = 0,69$). A l'inverse, le chevauchement entre le loup, le chevreuil et le chamois est très faible ($\Delta = 0,23$) (Fig. 3 et 4).

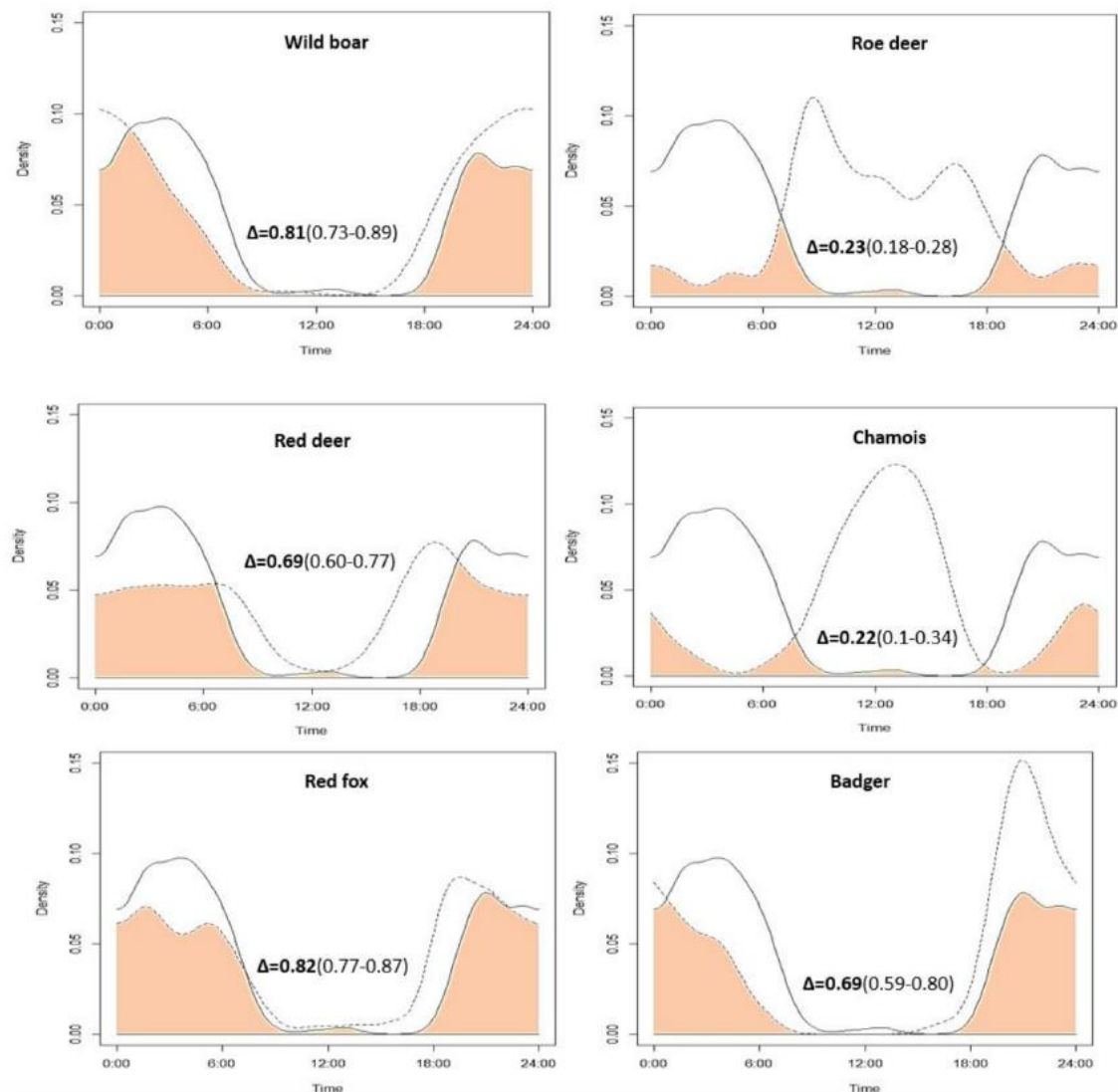


Figure 3 - Chevauchement temporel entre le loup et les espèces étudiées. La ligne continue indique l'activité du loup

Comparaison entre LWS et HWS

Ces analyses ne concernent que le sanglier, le chevreuil, le blaireau et le renard roux, car un minimum de 40 enregistrements est nécessaire pour construire des intervalles de confiance à 95%. Le Tableau 2 montre le nombre total d'enregistrements pour chaque espèce dans les HWS et LWS.

Le chevauchement temporel entre le blaireau et le loup tend à augmenter dans le HWS, comme le montre la différence entre les intervalles de confiance pour les deux scénarios. La quantité de sangliers, de chevreuils et de renards roux qui se chevauchent avec les loups n'est pas affectée par le fait que l'utilisation du loup soit élevée ou faible. Néanmoins, le chevreuil a un pic d'activité différent de celui des loups lorsque l'utilisation des loups est élevée (Fig. 5).

Tableau 2 - Nombre de vidéos pour chaque espèce dans les sites à forte présence de loups et dans les sites à faible présence de loups. Dans les sites à forte présence de loups, le taux de passage des prédateurs supérieurs est égal ou supérieur à la moyenne. En LWS, le taux de passage est inférieur à la moyenne

Species	HWS	LWS
Wild boar	100	43
Roe deer	98	188
Red fox	415	449
Badger	59	40

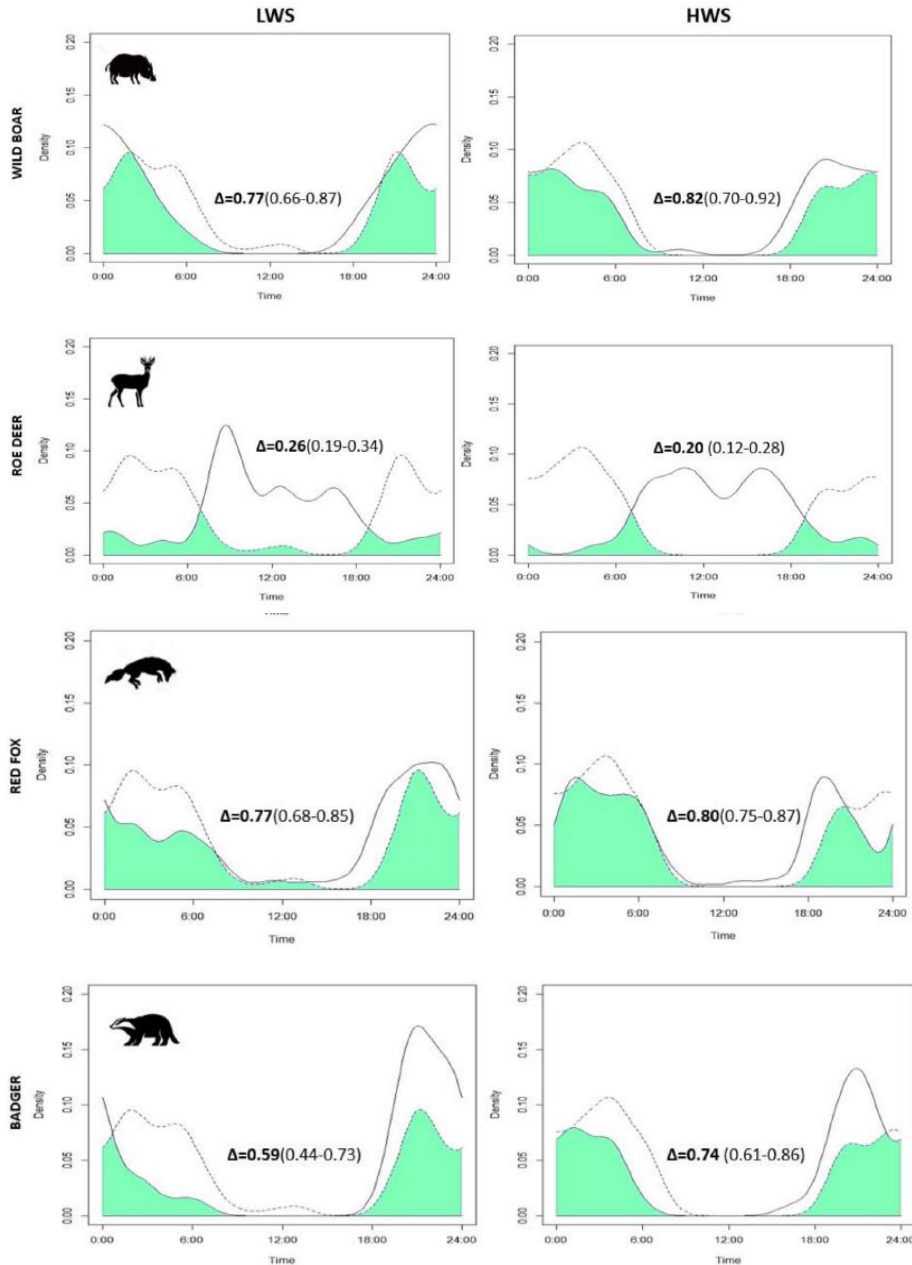


Figure 5 - Modèles d'activité quotidienne (densités de noyaux) du sanglier, du renard roux, du blaireau et du chevreuil dans les HWS et LWS. La zone vert clair représente le chevauchement avec le loup. La ligne en pointillé indique l'activité du loup, la ligne continue se rapporte à l'activité des autres espèces. Les coefficients de chevauchement (Δ) sont indiqués avec leurs intervalles de confiance

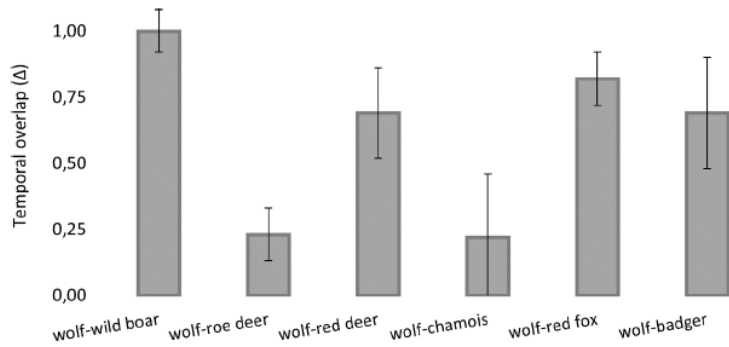


Figure 4 - Coefficients de chevauchement (Δ) des schémas d'activité temporelle entre le loup et six espèces de mammifères avec leurs intervalles de confiance à 95%.

Réponses spécifiques au sexe du chevreuil

La taille de l'échantillon a été constante pour cette analyse : nous avons recueilli 108 enregistrements de chevreuils mâles et 141 enregistrements de chevreuils femelles. Pour les deux sexes, le chevauchement temporel avec le loup est très faible. De plus, les chevreuils mâles et femelles n'ont pas de modèle temporel significativement différent, comme le montre la valeur de leurs intervalles de confiance. Au contraire, ils ont des pics d'activité différents de ceux des loups : l'activité des femelles se concentre sur les heures de la journée, tandis que le cycle journalier des mâles semble bimodal avec un pic après le lever du soleil et un autre avant le coucher du soleil (Fig. 6).

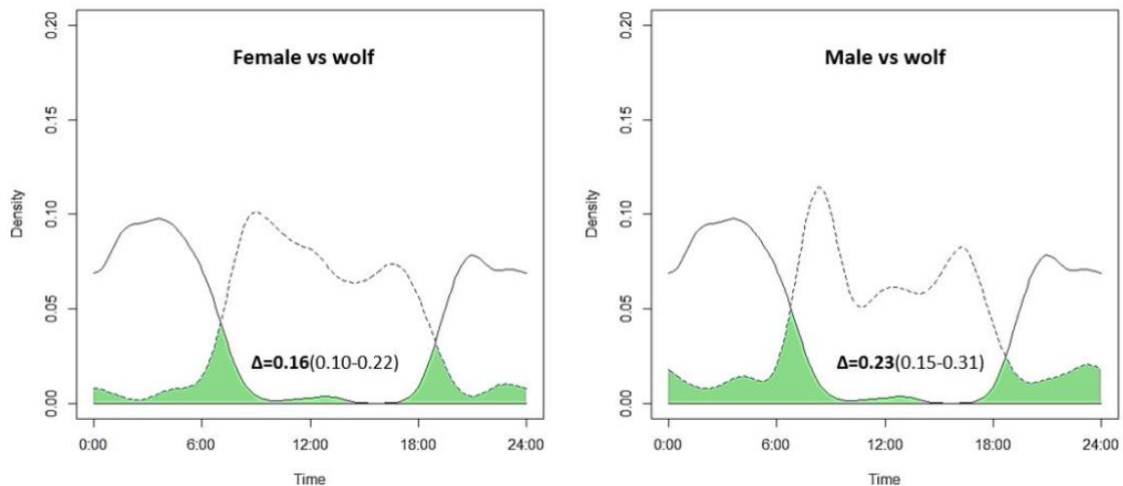


Figure 6 - Modèles d'activité quotidienne (densités de Kernel) entre le loup, le mâle et la femelle rôdeur. La zone verte représente le chevauchement avec le loup. La ligne continue indique l'activité du loup, la ligne pointillée celle du chevreuil. Les coefficients de chevauchement (Δ) sont indiqués avec leurs intervalles de confiance.

Structure d'âge des sangliers

Durant notre période d'étude, 70% des sangliers capturés par les caméras étaient adultes. La proportion de subadultes était de 28%, celle des jeunes de 2% (Figure SF2). Il existe une relation significative (test du chi carré : $\chi^2=19, p<0,05$) entre les classes d'âge des HWS/LWS et des sangliers : Les HWS se caractérisent par un plus grand nombre d'individus adultes et un plus petit nombre de groupes d'adultes, de subadultes et de jeunes (Fig. 7).

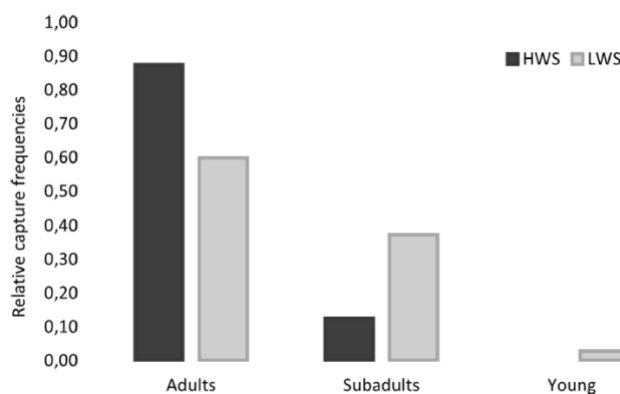


Figure 7 - Proportion d'adultes, de subadultes et de jeunes sangliers dans les HWS et les LWS

DISCUSSION

Effets de la présence du loup sur les ongulés

La structure du **paysage de la peur** dépend de la fréquence de la présence du loup dans la zone et de la façon dont il tire profit de son territoire de chasse (Kittle et al., 2008). L'interaction entre ces facteurs crée des **refuges** spatiaux et temporels pour les proies. Par conséquent, la variable temporelle, qui correspond au cycle quotidien d'une espèce, est une dimension de niche dans laquelle les proies peuvent se différencier des prédateurs, augmentant ainsi leurs chances de survie (Smith et al., 2019). Nous attendions de cette recherche une validation de la relation dynamique typique des **systèmes prédateur-proie** : le loup était censé synchroniser son schéma de chasse avec la période de la journée durant laquelle les proies sont les plus vulnérables ; à l'inverse, les ongulés, en particulier les proies principales, étaient censés réduire le chevauchement temporel avec le loup en exploitant ses périodes de temps mort ou en abandonnant l'activité durant les périodes à haut risque (Monterroso et al., 2013). **Les résultats obtenus montrent que le loup est strictement nocturne, en hiver dans la vallée de la Soana, ce qui est cohérent avec d'autres résultats** (Pagon et al., 2013 ; Rossa et al., 2021) et avec sa stratégie de chasse. En effet, le loup est un prédateur nocturne et crépusculaire qui utilise les conditions de faible luminosité pour s'approcher des ongulés sans être détecté (Ripple et Beschta, 2004). Le chevauchement entre le loup et sa principale proie, le chevreuil, s'est avéré faible. L'interprétation de ce résultat doit prendre en compte le fait que les niveaux d'activité du chevreuil atteignent un pic minimum durant les nuits d'hiver dans les régions tempérées, en conséquence de l'hypométabolisme nocturne de cette espèce, une adaptation physiologique pour économiser de l'énergie (Pagon et al., 2013). Dans les HWS, le cycle journalier du chevreuil présente un schéma diurne bimodal. S'il est vrai que le chevreuil est plus diurne en hiver (Benesch et al., 2013 ; Stache et al., 2013 ; Niedballa et al., 2019), il a également été prouvé que les schémas bimodaux des ruminants correspondent à des stratégies de lutte contre les prédateurs. Une étude récente menée dans neuf régions géographiques d'Europe, montre une plasticité marquée des patrons d'activité diurnes des chevreuils en réponse à la variation spatio-temporelle du risque de prédation. En particulier, en présence de leur principal prédateur naturel, les chevreuils sont relativement plus diurnes (Bonnot et al., 2020). Ainsi, les deux pics de chevreuils observés dans la vallée de la Soana peuvent refléter une intensification des efforts de pâturage lorsque le risque de prédation est faible (Monterroso et al., 2013). Des facteurs endogènes, tels que le sexe des individus, déterminent l'activité des chevreuils, mais les fluctuations ne se produisent qu'au printemps et en été, lors de la phase de territorialité des mâles (Pagon et al., 2013). Il est donc concevable que les différents pics d'activité observés entre mâles et femelles soient causés

par des différences d'invulnérabilité à la prédation entre les sexes, liées à l'organisation sociale de l'espèce. En effet, pendant l'hiver, les mâles sont solitaires alors que les femelles vivent en petits groupes, et l'agrégation augmente la détection des prédateurs (Lingle, 2001). Une stratégie anti-prédateur basée sur l'évitement temporel du prédateur est fonctionnelle pour une espèce dont les possibilités de fuite en cas de rencontre sont faibles. En fait, le chevreuil n'est pas adapté aux environnements enneigés (Ripple et Beschta, 2004 ; Canalis, 2016). **L'activité du chevreuil dans la vallée de la Soana reflète la tendance bimodale normale de l'espèce en hiver** (Kamler et al., 2007). Il y a un changement intéressant par rapport à l'activité du loup, peut-être parce que le cerf élaphe est la deuxième proie en termes de biomasse (Larentis, 2016). Cependant, un échantillon plus important est nécessaire pour étudier les effets du risque de prédation sur ce ruminant. Le schéma temporel du sanglier est assez similaire à celui du loup. Nous pouvons expliquer ce résultat par deux considérations : premièrement, le sanglier n'est pas l'élément principal du régime alimentaire du loup dans la vallée de Soana (Larentis, 2016) ; **deuxièmement**, pendant la période d'étude, la population de sangliers était principalement composée d'adultes, pour lesquels le risque de prédation est très faible, étant donné que le loup en Italie se nourrit de subadultes et de carcasses (Mori et al., 2016). Toutefois, des groupes de jeunes sangliers avec des femelles adultes et des groupes de mâles adultes et subadultes ont été repérés principalement dans les zones à faible risque. La faible valeur du chevauchement entre le chamois et le loup est conforme à ce qui était attendu, compte tenu du fait que cet ongulé est une espèce très diurne. Les proies ayant une forte probabilité d'échapper à une rencontre avec le prédateur ne modifient pas leur comportement temporel ou spatial en guise de réponse anti-prédateur. La stratégie de fuite du chamois repose typiquement sur la capacité à atteindre des parois rocheuses rapidement inaccessibles (Wirsing et al., 2010).

Effets de la présence du loup sur les carnivores

La coexistence entre différentes espèces de carnivores est favorisée par la réduction de l'étendue de l'utilisation d'une ou plusieurs dimensions de la niche, et cela peut se produire par une ségrégation spatiale et/ou temporelle (Monterroso et al., 2014). Dans les habitats alpins, la couverture neigeuse affecte le régime alimentaire du renard roux, qui devient strictement dépendant des carcasses d'ongulés pour compenser le manque de petits mammifères, de fruits et d'insectes. **Le chamois Alpin est la carcasse d'ongulé la plus consommée par le renard roux dans le parc national du Grand Paradis pendant l'hiver (Giuliano et al., 2019) et, parallèlement, la deuxième proie du loup** (Larentis, 2016). Les prédateurs du loup sur les chevreuils et les chamois laissent un nombre important de carcasses sur le territoire, et il est possible que le renard roux tire profit du suivi des mouvements et de l'activité du loup, selon des études qui ont prouvé que dans des conditions de stress élevé, comme celles de la saison froide, les grands prédateurs facilitent indirectement les mésocarnivores (Prugh et Sivy, 2020). En ce qui concerne le blaireau, sur la base de travaux antérieurs, nous nous attendions à un faible chevauchement d'activité avec le loup (Torretta et al., 2016). **Nos résultats montrent le contraire** : le chevauchement est important et l'activité du blaireau augmente dans les zones à risque. Même s'il est bien connu que le blaireau est strictement nocturne en toutes saisons (San et al., 2007), cela explique en partie nos résultats. A l'heure actuelle, les données sur la relation entre le loup et le blaireau Européen sont rares, cette question mérite donc d'être approfondie. Cette étude porte effectivement sur l'impact d'une meute de sept loups. **Les tendances comportementales, les personnalités et la culture** de cette meute, ainsi que les conditions locales spécifiques et la

personnalité des autres espèces, peuvent grandement affecter la transférabilité de ces résultats à d'autres localités. Nous reconnaissons également qu'un plan d'échantillonnage opportuniste a ses limites, en particulier parce qu'il peut estimer de manière incorrecte la détection, étant donné que les espèces ont des probabilités de détection différentes, ou que la détectabilité change entre les différents sites, mais dans certains cas, si les ressources sont limitées et si les données ne sont pas utilisées pour estimer l'occupation des espèces ou les relations espèce-habitat, il peut être approprié (Stein et al., 2008 ; Ash et al., 2021). Les relations interspécifiques sont extrêmement complexes et régulées par des mécanismes subtils, et ont le potentiel d'affecter le comportement individuel, les traits phénotypiques et la dynamique des populations. Par conséquent, pour comprendre en profondeur comment le risque de prédation du loup peut structurer les écosystèmes Alpains et, par conséquent, le rôle futur de cette espèce en expansion en Europe, nous encourageons une recherche à long terme basée sur un plan d'échantillonnage rigoureux, étendu à toutes les saisons et prenant en compte les spécificités des différentes meutes de loups ainsi que les propriétés émergentes des communautés.