Les compromis entre le risque de prédation et la recherche de nourriture diffèrent selon les stratégies migratoires chez les ongulés migrateurs

Ecology, 90(12), 2009, pp. 3445–3454
© 2009 by the Ecological Society of America

Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate

MARK HEBBLEWHITE[1,2,3] AND EVELYN H. MERRILL[2]

[1]*Wildlife Biology Program, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, College of Forestry and Conservation, University of Montana, Missoula, Montana 59812 USA*
[2]*Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9 Canada*

Résumé

Les **compromis** entre le risque de prédation et la recherche de nourriture déterminent fondamentalement le choix des ressources par les animaux. Chez les ongulés migrateurs, ces compromis peuvent se produire à grande échelle spatiale par le biais de la migration, qui permet « d'échapper » à la prédation, mais ils peuvent également se produire à des échelles spatiales plus fines. Des auteurs précédents suggèrent que les ongulés éviteront le risque de prédation à la plus grande échelle, bien que peu d'études aient examiné les compromis à plusieurs échelles afin de tester les avantages relatifs de l'évitement des risques à différentes échelles. En nous appuyant sur des modèles spatiaux précédemment développés sur le fourrage et le risque de prédation par les loups, nous avons testé les compromis à grande échelle et à une échelle plus fine, au sein du domaine vital, pour les wapitis (*Cervus elaphus*) migrateurs et non migrateurs pendant l'été dans les Rocheuses Canadiennes, dans le parc national Banff (BNP) et dans la province voisine de l'Alberta, au Canada. La migration a réduit l'exposition au risque de prédation par les loups de 70% par rapport aux résidents à l'échelle du paysage ; à l'échelle fine, les migrants ont utilisé des zones qui étaient, en moyenne, 6% plus riches en termes de digestibilité du fourrage. **En revanche**, en renonçant à la migration, les wapitis résidents ont été exposés à un risque de prédation plus élevé, mais ils ont réduit ce risque à l'échelle fine à seulement 15% de plus que les migrants en utilisant des zones proches de l'activité humaine, que les loups évitaient. **Ainsi**, les résidents ont payé le prix de leur tentative d'éviter le risque de prédation par une qualité de fourrage inférieure. Les résidents ont **toutefois** pu compenser cela en utilisant des zones riches en fourrage proches de l'activité humaine, où ils ont pu se nourrir de manière plus sélective tout en évitant le risque de prédation. L'activité humaine a efficacement dissocié la corrélation positive entre la haute qualité du fourrage et la prédation par les loups, offrant ainsi une stratégie **alternative** efficace aux résidents, similaire aux conclusions récentes dans d'autres systèmes. Bien que les ongulés semblent capables d'équilibrer le risque et le fourrage à différentes échelles spatiales, l'évitement du risque à grande échelle peut être plus efficace en l'absence de refuges contre la prédation créés par l'homme.

Mots clés : Parc national Banff, Alberta, Canada ; *Cervus elaphus* ; wapiti ; sélection de l'habitat ; migration ; migration partielle ; refuges ; compromis entre risque et fourrage ; prédation par les loups.

INTRODUCTION

Les ongulés consomment des plantes et sont consommés par des prédateurs. Ils doivent donc adopter des stratégies comportementales pour trouver un équilibre entre l'accès à la nourriture et le risque de prédation (Festa-Bianchet 1988, Fryxell et al. 1988, Houston et al. 1993). Les avancées théoriques issues d'expériences à petite échelle sur la manière dont les animaux font ces compromis (Gilliam et Fraser 1987) ne permettent qu'une compréhension limitée des environnements réels, car les **compromis** peuvent se produire à différentes échelles spatio-temporelles (Lima et Zollner 1996, Lima 2002, Dussault et al. 2005). Par exemple, la migration des ongulés est une stratégie à grande échelle qui leur permet « d'échapper » à la prédation en se déplaçant au-delà de l'aire de répartition des prédateurs non migrateurs (Fryxell et al. 1988, Rettie et Messier 2000). Rettie et Messier (2000) soutiennent que l'évitement de la prédation sera le plus courant à grande échelle spatiale. **Cependant**, il sera rare de pouvoir échapper complètement à la prédation, même en migrant à grande échelle spatiale, en partie parce que la migration elle-même est souvent risquée (Lank et al. 2003, Schmaljohann et Dierschke 2005) et parce que tous les ongulés ne sont pas migrateurs. **En outre**, les ongulés peuvent éviter les prédateurs à petite échelle spatiale en exploitant l'hétérogénéité de la distribution des prédateurs (c'est-à-dire les refuges), en évitant temporairement l'activité des prédateurs ou en réduisant leur vulnérabilité grâce à des mécanismes comportementaux (Hamilton 1971, Hernandez et Laundre 2005, Gude et al. 2006, Poole et al. 2007, Winnie et Creel 2007). Comprendre comment les herbivores tels que les ongulés font des compromis entre le risque et la recherche de nourriture à différentes échelles spatiales est donc une question importante en écologie. Bien que les ongulés fassent certainement des compromis entre le risque et la recherche de nourriture à différentes échelles, il peut y avoir des avantages relatifs plus importants à une échelle qu'à une autre. Par exemple, éviter les risques à la plus grande échelle spatiale peut « libérer » les ongulés et leur permettre de se concentrer sur la recherche de nourriture à une échelle spatiale plus petite, où le coût direct de la recherche de nourriture pour éviter le risque de prédation peut être plus élevé (Houston et al. 1993, Brown et Kotler 2004).

Cependant, peu d'études ont directement abordé les **compromis** à plusieurs échelles entre la sélection du fourrage et l'évitement des prédateurs. **Au contraire**, les études précédentes ont évalué indépendamment les avantages de la recherche de nourriture ou de l'évitement des prédateurs (Bergerud et al. 1990, Mysterud et al. 2001, Hebblewhite et Merrill 2007, 2008), et ont le plus souvent utilisé des indicateurs indirects du risque de prédation ou de recherche de nourriture, tels que la profondeur de la neige, les types de couverture végétale ou les abris (Mysterud et al. 1999, Johnson et al. 2002, Pierce et al. 2004, Dussault et al. 2005). Les progrès dans la compréhension de ce que Lima et Zollner (1996) appellent « l'écologie comportementale des paysages écologiques » ou Brown et Kotler (2004) « le paysage de la peur » ont été entravés par la difficulté de quantifier le risque et le fourrage à des échelles suffisamment grandes pour être réalistes.

Les approches expérimentales telles que les densités d'abandon (Brown et Kotler 2004), bien que prometteuses, doivent être étendues à de grands paysages afin de comprendre les conséquences des compromis entre risque et nourriture (Lima et Zollner 1996, Schmitz 2005). Les progrès récents dans la capacité à mesurer la disponibilité du fourrage à l'échelle du paysage grâce à la télédétection (Pettorelli et al. 2005) et à modéliser spatialement le risque

de prédation (Kristan et Boarman 2003, Hebblewhite et al. 2005, Hebblewhite et Merrill 2007, 2008) offrent de nouvelles possibilités d'aborder les **compromis** entre risque et alimentation pour les ongulés à toutes les échelles pertinentes pour la gestion des écosystèmes et la conservation des espèces. La variation spatiale du risque de prédation et du fourrage donnera lieu à un continuum allant d'un risque faible et d'un fourrage faible à des zones à risque élevé et à fourrage élevé, et les ongulés pourraient être en mesure de trouver un compromis au sein ou entre les échelles spatiales dans leurs stratégies comportementales afin d'éviter la prédation tout en ayant accès au fourrage.

Dans cet article, nous testons les compromis à plusieurs échelles dans la sélection entre la biomasse fourragère herbacée (ci-après « fourrage ») et le risque de prédation par les loups (ci-après « risque ») pour une population de cerfs wapitis (*Cervus elaphus*) partiellement migratrice dans les Rocheuses Canadiennes. La migration **partielle** est classiquement définie comme le fait que certains wapitis migrent et d'autres non (Kaitala et al. 1993). Nous testons si le fait d'éviter le risque à plus grande échelle « libère » les wapitis des compromis entre risque et fourrage à des échelles plus fines à l'aide de fonctions de sélection des ressources (RSF) basées sur des données télémétriques (Manly et al. 2002). Les RSF relient la probabilité de sélection d'une unité de ressource à des covariables telles que le risque et le fourrage, et ont permis de relier avec succès l'aptitude physique aux conséquences de la sélection de l'habitat chez le cerf élaphe (McLoughlin et al. 2006).

La comparaison de la sélection des ressources et de l'exposition entre les wapitis migrateurs et non migrateurs (résidents) fournit un modèle comparatif solide pour déterminer comment différentes stratégies migratoires font des compromis entre risque et pâturage à différentes échelles spatiales. Nous évaluons l'effet de la sélection des ressources à l'échelle du domaine vital (sélection à l'échelle du paysage) et à l'échelle du domaine vital estival (sélection à l'échelle du domaine vital) afin de déterminer les effets sur l'exposition au risque de prédation et la qualité du pâturage. Pour les migrants, si l'hypothèse selon laquelle la migration « libère » les ongulés pour sélectionner leur fourrage à des échelles spatiales plus fines était vraie, nous nous attendions à ce que la sélection du fourrage reste constante et ne dépende pas du risque de prédation (pas de compromis ni d'interaction entre le risque et le fourrage). **En revanche**, nous nous attendions à ce que la sélection des ressources par les résidents soit régie par une interaction entre le fourrage et la prédation à l'échelle de l'aire de répartition, indiquant que leur stratégie de recherche de nourriture changeait dans les zones à la fois riches en fourrage et en prédation (Pulliam 1989, Houston et al. 1993). Malgré les avantages hypothétiques de la migration, le nombre de wapitis résidents augmentait (Hebblewhite et al. 2006) ; d'autres travaux ont suggéré que cela pouvait s'expliquer par le fait que l'activité humaine peut offrir un refuge à petite échelle contre la prédation (par exemple, Berger 2007). Nous avons testé cette hypothèse en examinant les corrélations entre le fourrage et le risque pour les migrants et les résidents proches et éloignés de l'activité humaine. Si les loups évitent les humains (Hebblewhite et Merrill 2008), nous nous attendrions à une corrélation plus faible entre le risque et le fourrage à proximité de l'activité humaine.

METHODES

La zone d'étude couvrait environ 7 000 km² des Rocheuses Canadiennes dans le parc national Banff (BNP) et les terres provinciales adjacentes de l'Alberta, au Canada. Les wapitis **migrateurs** et **résidents** utilisaient le même territoire hivernal (et donc les mêmes sources

de nourriture et les mêmes risques), nous nous sommes donc concentrés ici uniquement sur la période de migration **estivale**. Les loups étaient les principaux prédateurs (Hebblewhite 2006) d'une population de wapitis partiellement migratrice qui migrait vers les aires d'hivernage du PNB et hivernait dans l'aire d'hivernage de Ya Ha Tinda (YHT) à l'extérieur du PNB (Hebblewhite et al. 2006). L'activité humaine était concentrée sur le HT à l'extérieur du BNP (Hebblewhite et Merrill 2008). Les wapitis ont été capturés à l'aide de deux pièges en forme de corral (n = 129) et d'un filet tiré par hélicoptère (n = 15) pendant les hivers 2002-2004, conformément aux protocoles approuvés de capture d'animaux. Pour cet article, nous avons utilisé les données de 109 femelles adultes équipés de 104 colliers VHF et 27 colliers GPS (colliers de positionnement global ; certains individus portaient les deux) (LOTEK Ltd., Newmarket, Ontario, Canada) pendant la période de migration estivale (1er juin-30 septembre ; Hebblewhite et al. 2006) de 2002 à 2004. Parmi les spécimens équipés d'un collier, 67 étaient des migrants et 44 des résidents. Nous avons recueilli les positions VHF des wapitis équipés d'un collier chaque semaine depuis les airs ou chaque jour depuis le sol, et n'avons inclus que les wapitis équipés d'un collier VHF avec plus de 10 positions par mois. Les données GPS ont été filtrées selon un calendrier de relocalisation cohérent de 2 heures. L'erreur de localisation (erreur du collier GPS = 34 m, erreur du collier VHF = 218 m) et le biais du taux de fixation (<10%) étaient suffisamment faibles pour ne pas influencer les modèles RSF (Hebblewhite et al. 2007, 2008). Voir Hebblewhite et al. (2006) pour plus d'informations sur le climat et la végétation de la zone d'étude.

Compromis à plusieurs échelles entre le fourrage et le risque de prédation

Nous avons évalué la sélection des ressources par les wapitis en fonction du fourrage, de la prédation et de leur interaction à deux échelles spatiales pendant l'été (voir planche 1). À l'échelle du paysage, la disponibilité du fourrage et la prédation ont été comparées entre les aires de répartition estivales des migrants et des résidents. Au sein des aires de répartition estivales, nous avons évalué les compromis entre le fourrage et la prédation à l'aide des RSF (Manly et al. 2002). Nous avons évalué les conséquences de ces stratégies de sélection des ressources en comparant l'exposition au risque et la biomasse fourragère et la digestibilité des zones d'été des migrants et des résidents, sur la base d'estimations tirées de recherches antérieures (Hebblewhite et al. 2008).

Modèle de biomasse fourragère

Pendant l'été, ce qui importe le plus pour les ongulés n'est pas nécessairement la quantité de biomasse fourragère, mais sa **qualité** ou sa **digestibilité**, car les ongulés doivent trouver un **compromis** entre la qualité et la quantité du fourrage (Fryxell 1991, Wilmshurst et al. 1995). Nous avons précédemment montré que la digestibilité diminuait de manière non linéaire avec l'augmentation de la biomasse fourragère (r^2 = 0,36). **Ainsi**, la sélection par les wapitis d'une biomasse fourragère maximale indiquerait qu'ils évitent le fourrage de haute qualité, tandis que la sélection d'une biomasse fourragère intermédiaire ou inférieure indiquerait une sélection de fourrage de haute qualité (Fryxell 1991, Hebblewhite et al. 2008). Nous nous sommes concentrés uniquement sur le fourrage **herbacé** (plantes herbacées, graminées), car la qualité du fourrage pour les wapitis dépend de la végétation herbacée et non arbustive en été (Hebblewhite et al. 2008).

La disponibilité de la biomasse fourragère herbacée pour les wapitis a été modélisée entre 2002 et 2004 à l'aide d'un modèle fourrager dynamique dans un système d'information

géographique (SIG) ; tous les détails sont fournis dans Hebblewhite et al. (2008). Nous avons utilisé un échantillonnage aléatoire stratifié (n = 983 parcelles) pour échantillonner le fourrage (masse sèche g/m² de plantes herbacées et graminoïdes) au pic de la saison de croissance (4 août) dans toutes les strates de couverture terrestre. Le pic de biomasse fourragère herbacée (g/m²) a été cartographié spatialement avec une résolution de 30 m² par pixel à l'aide des meilleurs modèles linéaires généraux prédictifs (GLM) de covariables spatiales. **Ensuite**, la **croissance** du fourrage a été modélisée spatialement sur toute la saison de croissance, du début (8 mai) à la fin (15 octobre), sous forme de « cartes » de 16 jours à l'aide de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) avec une taille de pixel de 250 m provenant des satellites MODIS (Huete et al. 2002, Pettorelli et al. 2005) dans un habitat ouvert, et dans des parcelles (n = 30) échantillonnées environ 3,5 fois par saison dans un habitat fermé.

Il existait une forte relation entre la biomasse au sol, le NDVI et les covariables spatiales (altitude), ce qui a permis d'obtenir un modèle spatial prédictif solide pour la biomasse fourragère (r^2 = 0,75 ; Hebblewhite et al. 2008). Nous avons utilisé ces relations pour développer un modèle spatio-temporel dynamique de la biomasse fourragère (avec une taille de pixel de 30 m²) ajusté en fonction de la dynamique phénologique dans toute la zone d'étude (avec une taille de pixel MODIS de 250 m²). **Ainsi**, pour chaque emplacement télémétrique des wapitis, nous avons déterminé la disponibilité prévue de la biomasse fourragère à chaque intervalle MODIS de 16 jours. Nous interprétons les différentes expositions à la biomasse fourragère entre les stratégies migratoires en termes de pourcentage de digestibilité, en utilisant la relation négative précédemment établie entre la biomasse fourragère et la qualité du fourrage mesurée par la digestibilité (Hebblewhite et al. 2008). Toutes les analyses SIG ont été effectuées dans ArcGIS 9.2 (ESRI 2002).

Modèle de risque de prédation par les loups

Nous avons utilisé un modèle spatial précédemment développé du risque de prédation par les loups en combinant les schémas de sélection des ressources estivales des loups avec leur densité spatiale (Hebblewhite et Merrill 2007, 2008). La sélection des ressources estivales par les loups a été estimée à partir des emplacements (n = 12 521) de 15 loups équipés d'un collier GPS provenant des cinq meutes de loups qui ont chevauché la population de wapitis de 2002 à 2004. Le risque a été modélisé à l'aide de RSF à effets mixtes permettant une hétérogénéité au niveau de la meute dans la sélection de l'activité humaine (Hebblewhite et Merrill 2008). Nous avons modélisé le risque séparément pour la nuit et le jour, car la sélection des loups pour l'activité humaine variait dans le temps (Hebblewhite et Merrill 2007). Les RSF saisonnières et temporelles des loups ont ensuite été combinées avec leur densité spatiale estimée à partir d'un échantillon plus large de 30 loups à l'aide d'estimateurs de densité kernel (KDE), pondérés par la taille de la meute de loups, afin de modéliser la fonction de risque de prédation totale pour les wapitis (Hebblewhite et Merrill 2007). Le principal facteur expliquant les différences de **risque** de prédation entre les wapitis résidents et migrants était la **densité spatiale** des loups, **et non** la taille de la meute de loups ou la variation dans la sélection des ressources (Hebblewhite et Merrill 2007).

Nous avons validé notre modèle de risque de prédation spatiale à l'aide d'un échantillon indépendant de 67 wapitis femelles adultes tuées par des loups : notre modèle de risque de prédation total était très prédictif des lieux de mortalité des wapitis (r de Pearson = 0,97, P < 0,0005 ; voir Hebblewhite et Merrill 2007).

Corrélation entre le risque et le fourrage

Une condition essentielle pour observer un compromis est une corrélation positive entre le fourrage et la prédation, de sorte qu'il existe peu d'options permettant de sélectionner la meilleure qualité de fourrage tout en évitant le risque de prédation (Houston et al. 1993, Bowyer et al. 1998, Mitchell et Lima 2002). Sans cette corrélation ou cette condition, les animaux peuvent simplement maximiser leur fourrage et éviter la prédation simultanément, et aucun compromis n'est nécessaire. Dans le cas des ongulés en été, où la qualité du fourrage est maximisée à une biomasse fourragère intermédiaire (Fryxell et al. 1988), le risque devrait donc atteindre son maximum à une biomasse fourragère intermédiaire. Nous avons testé la structure de corrélation entre le risque et la qualité du fourrage à l'aide de n = 1 000 emplacements aléatoires dans les domaines vitaux des wapitis à l'aide des coefficients de corrélation de Pearson.

Sélection à l'échelle du paysage …
Sélection à l'échelle du domaine vital …
Conséquences des stratégies de migration pour les wapitis …
Test de l'hypothèse des refuges pour les wapitis résidents …

RESULTATS

Sélection à l'échelle du paysage

À l'échelle du paysage, les aires de répartition estivales des résidents et des migrateurs différaient pour les trois covariables (MANOVA $F_{3,102}$ = 30,31, P < 0,0005 ; Wilks' λ = 0,3455), même après ajustement pour les comparaisons multiples (Tableau 1). Au printemps (mai) et au pic de biomasse fourragère (août), les aires de répartition des migrateurs étaient de 30 à 40% inférieures à celles des résidents (Tableau 1), ce qui reflète un retard phénologique et, par conséquent, une meilleure qualité fourragère dans les aires de répartition des migrateurs à l'échelle du paysage (Hebblewhite et al. 2008). Le risque total de prédation dans les aires de migration était **inférieur** de 70% à celui des aires d'été résidentes à cette échelle paysagère (Tableau 1).

TABLEAU 1. Différences dans la sélection des ressources au niveau du paysage en termes de risque total de prédation par les loups et de biomasse fourragère herbacée entre les aires de répartition estivales des wapitis migrateurs et résidents (*Cervus elaphus*), parc national de Banff, Canada, 2002-2004

	Migrant (N = 67)		Resident (N = 44)		Univariate ANOVA		
Covariate	Mean	SD	Mean	SD	$F_{1,109}$	P	r^2
Total wolf risk†	0.037	0.036	0.129	0.065	112.8	<0.0005	0.46
Forage biomass, 16 May (g/m^2)	4.22	3.17	8.34	4.96	27.9	<0.00005	0.21
Forage biomass, 5 Aug (g/m^2)	10.63	4.96	17.11	7.17	31.15	<0.00005	0.23

Notes: Sample sizes (N) are the number of elk per study population. Means are the average availability within the 100% summer range of (1) the probability of predation by wolves and (2) forage biomass in May and August. Univariate ANOVA results are given for each covariate, with the P value evaluated at an experiment-wise error rate adjusting for multiple comparisons of P = 0.05/3 = 0.017.

† Probability described in Hebblewhite and Merrill (2007).

Sélection à l'échelle de l'aire de répartition

Nous avons utilisé 2 762 positions VHF et 44 320 positions GPS provenant des 109 wapitis pendant les étés 2002-2004 pour développer des RSFs. La biomasse fourragère était positivement corrélée au risque de prédation à des emplacements aléatoires dans l'ensemble des aires de répartition estivales des wapitis (r = 0,37, P < 0,0005), mais la corrélation était plus faible que les directives de colinéarité (r = 0,5-0,70 ; Homer et Lemeshow 2000).

L'incertitude liée au choix du modèle était faible pour les modèles RSFs des migrants et des résidents les mieux classés ; les modèles des migrants et des résidents classés en deuxième position avaient tous deux un faible soutien (pondération AIC = 0,14 et 0,07, respectivement ; Tableau 2). Nous n'avons donc interprété ici que le modèle le mieux classé. La validation croisée *K*-folds pour cinq partitions sélectionnées aléatoirement des données sur les migrants et les résidents a donné des corrélations de rang Spearman moyennes de 0,86 + 0,012 (modèle des migrants) et 0,94 + 0,023 (modèle des résidents) entre les probabilités d'utilisation observées et attendues, ce qui indique une grande précision prédictive (Tableau 3).

TABLEAU 2. Principaux modèles de fonctions de sélection des ressources (FSR) (indiqués par des valeurs ΔAIC en gras) pour la sélection au sein de l'aire de répartition estivale pour le fourrage (*F*), la prédation (*P*) et leur interaction (*F* × *P*) chez les wapitis migrateurs et résidents des versants est du parc national Banff, 2002-2004

		Migrants			Residents		
Model	k	LL	ΔAIC	w	LL	ΔAIC	w
1) $F + F^2 + P$	4	−26 095	**0.0**	0.86	−13 356	5.3	0.07
2) $F + F^2 + P + (F \times P)$	5	−26 093	3.7	0.14	−13 351	**0.0**	0.93

Notes: Abbreviations are: k, the number of parameters; LL, log likelihood; ΔAIC, difference from the model with the lowest Akaike information criterion value; and w, AIC weight for the top model (see Burnham and Anderson 1998).

TABLEAU 3. Structure du modèle supérieur et diagnostics pour les modèles de compromis RSF entre le fourrage et le risque de prédation pour les migrants et les résidents pendant la période estivale

				Parameter (β ± SE)			
Elk population	Pseudo R^2	$n_{(0,1)}$	k-folds r_S	Forage (F)	Predation risk (P)	F^2	$F \times P$
Migrant	0.11	17354, 18625	0.867	0.064 ± 0.001	−1.671 ± 0.122	$-0.0004 \pm 1.06 \times 10^{-5}$	
Resident	0.28	8736, 26256	0.943	0.074 ± 0.001	1.816 ± 0.217	$-0.0003 \pm 1.29 \times 10^{-5}$	−0.012 ± 0.004

Notes: The number of available locations used in logistic regression is $n(0)$, and the number of used telemetry locations is $n(1)$. The k-folds cross validation evaluates five partitions of each data set, revealing good predictive accuracy (Spearman rank correlation) between observed and expected predictions from the RSF model. There was no significant interaction between forage and predation for the migrant population.

Les wapitis migrants ont sélectionné des niveaux intermédiaires de biomasse fourragère, quel que soit le niveau de risque de prédation, sans compromis ni interaction entre le fourrage et le risque de prédation. **Ainsi**, à mesure que le risque de prédation augmentait, les migrants ne réduisaient que la force de sélection pour une biomasse fourragère intermédiaire (Tableau 2, Figure 1). **En revanche**, le modèle supérieur pour les wapitis résidents avait une structure similaire à celle des wapitis migrants, avec une sélection pour un fourrage maximal, mais aussi une forte interaction négative entre la prédation et le fourrage (Tableau 2). En cas de faible prédation, les résidents ont sélectionné une biomasse fourragère **intermédiaire** exactement comme les migrants (Tableau 2). **Cependant**, compte tenu du terme d'interaction, à mesure que le risque de prédation augmentait, les résidents ont modifié leur sélection de fourrage, passant à une maximisation de la biomasse fourragère (Figure 1a).

Conséquences des stratégies de migration pour les wapitis

Nous rendons compte des conséquences de la migration d'un point de vue descendant (prédation) et ascendant (qualité du fourrage) à l'échelle du domaine vital. À partir du modèle à effets mixtes top-down (XTREGAR, Wald χ^2 = 14,85, P < 0,007, R^2 (global) = 0,20, R^2(au sein des wapitis) = 0,30, R^2 (entre les wapitis) = 0,03, $\rho_1\varepsilon_{iVHF}$(à t - 1) = 0,14, $\rho_2\varepsilon_{iGPS}$(à t - 1) = 0,58), le risque de prédation différait entre les trois années (P = 0,02), mais entre les stratégies migratoires uniquement pendant l'été 2003 (β_{2003} = -0,02, SE = 0,005) (Fig. 2). La migration a **réduit** l'exposition au risque de 9% en 2002, de 29% en 2003 et de 8% en 2004 par rapport

aux wapitis résidents. En moyenne, l'exposition au risque a été réduite de 15% par la migration, mais de manière significative dans un seul des trois étés (Fig. 2).

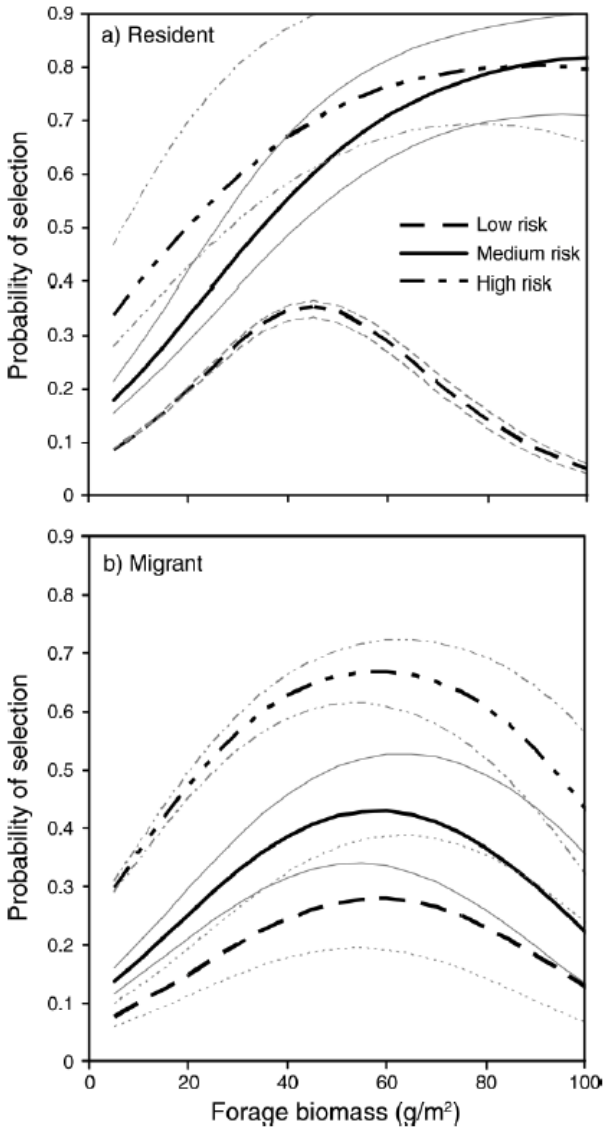

Fig. 1. Compromis dans la probabilité relative de sélection à l'échelle du domaine vital à partir des modèles RSF (fonctions de sélection des ressources) de compromis entre le fourrage et la prédation pour la population de cerfs wapitis Ya Ha Tinda (*Cervus elaphus*), parc national de Banff, Alberta, Canada. Les compromis sont indiqués pour (**a**) les wapitis résidents et (**b**) les wapitis migrateurs en ce qui concerne la biomasse fourragère herbacée (*F*) à des niveaux faibles (0,01), moyens (0,40) et élevés (0,75) de risque relatif de prédation par les loups (*P*) (plage 0-1,00). Les élans résidents ont modifié leur comportement (interaction $F \times P$) face à l'augmentation du risque de prédation, en sélectionnant une biomasse fourragère élevée à proximité des humains, tandis que les élans migrants n'ont pas fait de compromis entre le risque et le fourrage. Pour chaque niveau de risque, les intervalles de confiance à 95% (lignes grises fines des types correspondants) sur les prévisions des modèles RSF sont indiqués

Du point de vue de l'alimentation, les wapitis migrateurs ont utilisé des zones avec une biomasse herbacée moyenne de 35 g/m^2, tandis que les wapitis résidents ont utilisé des zones avec une biomasse de 71 g/m^2 (Hebblewhite et al. 2008 : Fig. 8 et Annexe E). Ces différences dans la sélection de la biomasse fourragère ont eu pour conséquence que les wapitis migrateurs ont été exposés à une digestibilité fourragère moyenne supérieure de 6% pendant la migration estivale, en moyenne sur les trois années de l'étude (Hebblewhite et al. 2008).

Hypothèse du refuge pour les wapitis résidents

Pour les wapitis résidents vivant plus près de l'activité humaine (<0,68 km, distance moyenne entre les wapitis résidents et les humains), la corrélation entre la prédation et la biomasse fourragère était plus faible à proximité ($r = 0{,}21$, $P < 0{,}005$) que lorsqu'ils étaient plus éloignés (>0,68 km) de l'activité humaine ($r = 0{,}51$, $P < 0{,}001$), et ces coefficients de corrélation étaient statistiquement différents ($P < 0{,}001$). Pour les wapitis migrants, il n'y avait aucune différence entre la force de la corrélation entre la prédation et le fourrage ($P = 0{,}9$) pour les wapitis migrants plus proches ($r = 0{,}43$, $P < 0{,}001$) ou plus éloignés ($r = 0{,}39$, $P < 0{,}001$) de l'activité humaine (> 2,9 km). Ces **corrélations** ont confirmé les prédictions de l'hypothèse des refuges, **confirmant** ainsi l'hypothèse selon laquelle une activité humaine intense repoussait le risque de prédation par les loups, permettant aux résidents de profiter d'un risque réduit à cette échelle fine. Les modèles de régression quadratique entre le risque et le fourrage n'ont pas modifié de manière significative notre interprétation, car la relation entre le risque et la biomasse fourragère était linéaire (M. Hebblewhite, données non publiées).

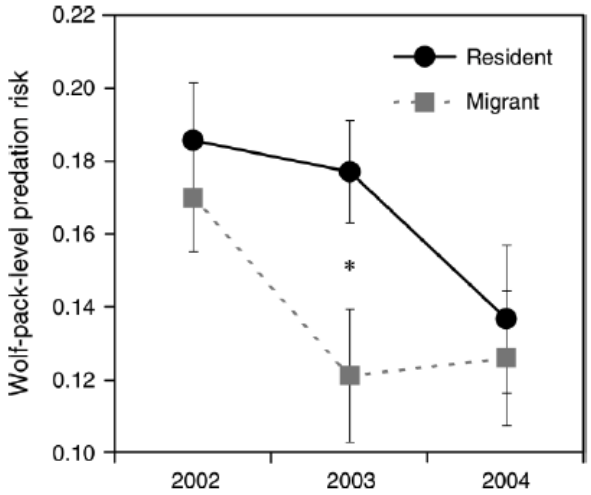

Fig. 2. Risque relatif de prédation à l'échelle du territoire pour les wapitis migrateurs (M) et résidents (R) du troupeau partiellement migrateur de Ya Ha Tinda, étés (1er juin-30 septembre) 2002-2004. Le risque de prédation moyen pour chaque wapiti est indiqué sous forme de moyenne ± SE. Un astérisque indique une différence statistiquement significative ($P < 0{,}05$) entre les migrants et les résidents selon un modèle linéaire à effets mixtes tenant compte des wapitis individuels et de l'autocorrélation. Voir Conséquences des stratégies de migration pour les wapitis pour une description du risque de prédation. Reproduit avec l'autorisation de Hebblewhite et Merrill (2008)

DISCUSSION

Les wapitis qui migraient **réduisaient** le risque de prédation à grande échelle spatiale, ce qui les libérait de la nécessité de faire des compromis à plus petite échelle entre le risque et le fourrage, conformément aux prévisions des études antérieures sur les ongulés migrateurs (Fryxell et al. 1988, Bergerud et al. 1990, Mysterud et al. 2001). À petite échelle, les wapitis migrateurs ont réduit le risque de prédation de 70% par rapport aux wapitis résidents en s'éloignant davantage des zones de reproduction des loups (Hebble-white et Merrill 2007). Cela a **confirmé** notre prédiction selon laquelle les migrateurs n'auraient pas à faire de compromis à petite échelle entre le fourrage et la prédation, car celle-ci était globalement très faible dans les zones d'été. **En revanche**, les wapitis résidents avaient des aires de répartition estivales beaucoup **plus proches** des zones de mise bas des loups (Hebblewhite et Merrill 2007) et étaient exposés à un risque de prédation plus élevé, ce qui correspond à d'autres systèmes avec des ongulés non migrateurs (Fryxell et al. 1988, Bergerud et al. 1990). Malgré un risque de prédation considérablement plus élevé à grande échelle, les wapitis **résidents** ont toutefois adopté une stratégie de **compromis** à petite échelle, se nourrissant dans les

zones où la biomasse fourragère était la plus élevée, plutôt que dans celles où elle était intermédiaire. Cette stratégie dépendante de l'échelle a réduit leur exposition à petite échelle au risque de prédation à seulement 15% de plus que celle des migrants (Hebblewhite et Merrill 2007), ce qui a presque égalisé le risque entre les deux stratégies à cette petite échelle. Malgré le coût de l'abandon de la migration, les résidents ont peut-être gagné en évitant les risques associés à la migration. La **migration** était la **période** la **plus risquée** de l'année pour les migrants, le risque de prédation par les loups étant 1,7 fois plus élevé qu'en été et plus élevé que pour les résidents (Hebblewhite et Merrill 2007). **Par conséquent**, même avec un risque réduit dans les zones d'été à grande échelle, le risque élevé de prédation pendant la migration seule peut réduire les avantages de la migration dans ce système par rapport à la non-migration. Si l'on considère une vision intégrée du risque à toutes les échelles et pendant toutes les périodes de migration, les migrants ont **peut-être** couru un risque de prédation égal à celui des résidents. Cela contredit la majorité des publications, qui prédisent que les résidents souffrent d'une mortalité plus élevée lorsque les prédateurs ne migrent pas (Fryxell et al. 1988, Bergerud et al. 1990). Ce **paradoxe** apparent a nécessité des recherches supplémentaires afin de comprendre comment les résidents ont réussi à trouver un équilibre entre le risque et le fourrage.

Étant donné que la biomasse fourragère et la prédation sont positivement corrélées, la sélection par les résidents d'une abondance fourragère élevée malgré un risque de prédation croissant était déroutante, car cette stratégie aurait dû exposer les wapitis à un risque de prédation plus élevé. **Cependant**, les zones où la biomasse fourragère était élevée étaient spatialement corrélées à l'activité humaine, que les loups évitent, créant ainsi un refuge contre la prédation pour les wapitis (Hebblewhite et Merrill 2008). **En conséquence**, l'activité humaine a découplé la corrélation positive entre la biomasse fourragère et le risque nécessaire pour qu'un compromis puisse avoir lieu. **Ainsi**, l'activité humaine a créé un scénario à faible risque et à forte disponibilité alimentaire que les wapitis résidents ont pu exploiter avec succès. Des **refuges** anthropiques similaires ont été signalés dans un système grizzli-orignal à Jackson Hole, dans le Wyoming, aux États-Unis (Berger 2007), et pour les loups et les wapitis à proximité du parc national de Banff (Hebblewhite et al. 2005). Dans les cas où les ressources fourragères associées aux refuges anthropiques sont trop marginales, une population résidente peut ne pas se développer et la population peut décliner. La diversité du fourrage associée à une biomasse globale élevée à YHT (Hebblewhite 2006) a peut-être favorisé soit une forte sélection à l'échelle des aliments pour compenser la qualité moyenne inférieure du fourrage, soit la formation de grands groupes qui contribuent à réduire le risque de prédation pour les résidents (Hamilton 1971, Hebblewhite et Pletscher 2002, Hebblewhite 2006). **Cependant**, comme nous le montrons, lorsque l'activité humaine a perturbé la dynamique prédateur-proie, les avantages de la migration pourraient être complètement modifiés en faveur des stratégies résidentes (Hebblewhite et al. 2006).

PLANCHE 1. Les wapitis migrateurs et résidents font des compromis entre le risque et la nourriture à différentes échelles spatiales. Cette biche résidente équipée d'un collier émetteur est resté dans son aire d'hivernage pendant l'été, renonçant aux avantages d'une migration vers des aires estivales riches en nourriture, mais évitant la prédation en choisissant des zones proches des zones très fréquentées par les humains, où les loups évitaient les humains. Crédit photo : M. Hebblewhite

Indépendamment du succès du **compromis** entre risque et fourrage pour les résidents, du point de vue de la qualité du fourrage, les migrants continuaient de tirer profit de la migration (Albon et Langvatn 1992, Mysterud et al. 2001, Hebblewhite et al. 2008). En raison du retard phénologique dans les aires de répartition des migrateurs, l'exposition des migrateurs à la nourriture avait une digestibilité supérieure d'environ 5% à celle des résidents (Hebblewhite et al. 2008), ce qui correspond aux taux de gestation et à la masse corporelle des faons **plus** élevés observés chez les wapitis migrateurs (Hebblewhite 2006). **En revanche**, les résidents ont modifié leurs stratégies de sélection du fourrage à mesure que le risque augmentait. Lorsque le risque était faible, les résidents se comportaient de manière similaire aux migrateurs en sélectionnant une biomasse fourragère intermédiaire. **Cependant**, lorsque le risque augmentait, les résidents changeaient de stratégie et sélectionnaient la biomasse fourragère maximale dans les zones moins risquées. Cela a entraîné une exposition à une qualité de fourrage réduite pour les résidents en raison des gradients phénologiques à grande échelle (Hebblewhite et al. 2008). Sans le **compromis** imposé par l'évitement des zones à risque, les wapitis résidents auraient peut-être quand même été exposés à une qualité moyenne de fourrage inférieure à celle des migrants en raison de la phénologie avancée des zones d'été de basse altitude.

Cependant, le fait d'éviter les zones à risque a sans aucun doute exacerbé la qualité globalement médiocre du fourrage des résidents et a probablement contribué à expliquer pourquoi les résidents avaient des taux de gestation inférieurs à ceux des migrants (résidents = 0,83, n = 63, migrants = 0,90, n = 78, P = 0,02) et à une masse corporelle réduite des faons (résidents = 97,3 kg, n = 11, migrants = 117,9 kg, P < 0,0001 ; voir Hebblewhite [2006] pour plus de détails). La **stochasticité** environnementale de la qualité du fourrage peut donc rendre les résidents particulièrement vulnérables. L'étape suivante consiste à établir un lien direct entre la sélection des ressources et l'exposition au fourrage et à la prédation qui en résulte pour les résidents et les migrants, d'une part, et les différences démographiques, d'autre part, qui constituent la véritable mesure des conséquences de la sélection des ressources.

D'un point de vue évolutif, la variation du risque de prédation et du fourrage augmente la probabilité de coexistence des stratégies des migrants et des résidents (Kaitala et al. 1993). La variation temporelle de la prédation a des implications importantes pour les taux de croissance relatifs des populations entre les stratégies (Boyce 1991). Chez les femelles, qui peuvent apprendre le comportement migratoire de leur mère, la stratégie migratoire est souvent fixe, bien que certains « changements » se produisent. Au cours de la durée de vie (~20 ans) d'une biche, les migrantes seraient donc **moins** exposées à la prédation. **En revanche**, les résidents devraient encore connaître plus d'années de forte prédation que les migrantes. Comment les résidents persistent-ils, compte tenu des avantages de la migration ? La réponse réside peut-être dans la covariation entre la prédation et le fourrage (Kaitala et al. 1993, Boyce et Anderson 1999). Par exemple, en 2004, l'exposition des wapitis résidents au risque de prédation était la plus faible de l'étude, alors que la biomasse fourragère maximale sur le YHT était la plus élevée (Hebblewhite et al. 2008). Une biomasse fourragère élevée a peut-être permis aux résidents de compenser la moindre qualité du fourrage en leur offrant un plus grand choix au niveau de l'alimentation, et un risque de prédation moindre leur a peut-être donné plus de flexibilité pour sélectionner un fourrage intermédiaire. Le risque de prédation étant faible et la qualité du fourrage déjà supérieure pour les migrants par rapport aux résidents, 2004 aurait donc été une année relativement meilleure pour le segment résident que pour le segment migrateur du troupeau d'élans de la YHT.

Malheureusement, peu d'autres études ont examiné les effets de la stochasticité environnementale sur la démographie des ongulés partiellement migrateurs. Nicholson et al. (1997) ont constaté que les cerfs mulets migrateurs souffraient d'une mortalité plus élevée que les résidents pendant les années à faibles précipitations, mais que les migrateurs avaient une mortalité plus faible pendant les années à fortes précipitations (et donc à forte disponibilité fourragère). **Ainsi**, la stochasticité environnementale dans la disponibilité du fourrage a équilibré la démographie des résidents et des migrants au fil du temps dans cette population, et a été le mécanisme qui a maintenu la migration partielle des cerfs mulets.

En outre, la variation spatiale peut également jouer un rôle dans la médiation de l'aptitude relative des stratégies, en particulier si la variation du risque de prédation spatiale est susceptible d'être plus élevée que la variation du fourrage (Valeix et al. 2009, Willems et Hill 2009). Par exemple, en 2003, l'exposition des wapitis migrants au risque de prédation était 25% plus élevée que les 9% et 8% des autres années, principalement parce qu'une meute de loups chevauchant les territoires des wapitis résidents avait déplacé sa tanière de 20 km vers une autre vallée. Les recherches futures devraient étudier, peut-être dans un cadre de modélisation, les conditions dans lesquelles la stochasticité spatio-temporelle favoriserait les stratégies des migrants ou des résidents.

Nos résultats ne corroborent pas entièrement l'hypothèse de Rettie et Messier (2000) selon laquelle les ongulés évitent les facteurs limitants les plus importants à grande échelle, tout en se concentrant sur des facteurs secondaires à plus petite échelle. Ils ont montré que les caribous évitaient les habitats présentant un risque de prédation par les loups plus élevé à grande échelle, se concentrant sur les facteurs liés à la recherche de nourriture à plus petite échelle, et ont conclu que la prédation par les loups était le facteur le plus important. Nous avons constaté que les wapitis migrateurs évitaient le risque à grande échelle et sélectionnaient

une alimentation intermédiaire à des échelles plus fines, en accord avec Rettie et Messier (2000). **Cependant**, en évitant simultanément le risque de prédation et en sélectionnant la biomasse fourragère maximale à des échelles fines, les résidents n'ont pas fait de compromis entre les deux échelles spatiales, mais plutôt aux deux échelles. Il est important de noter que c'est l'activité humaine qui a découplé la corrélation entre le risque et le fourrage, permettant ainsi aux résidents de faire ce compromis. En l'absence d'activité humaine, l'hypothèse de Rettie et Messier (2000) pourrait donc être vraie. En raison de l'activité humaine, la stratégie de sélection que nous avons observée chez les wapitis résidents était similaire à celle des orignaux du Québec, qui sélectionnaient à la fois le fourrage et le risque de prédation à une seule échelle (Dussault et al. 2005). **En effet**, Johnson et al. (2001) ont conclu que, compte tenu de la flexibilité comportementale des ongulés, il n'y avait peut-être aucun avantage inhérent à sélectionner le fourrage ou le risque à une échelle particulière. **Par conséquent**, les conséquences de la sélection hiérarchique de l'habitat par les ongulés doivent être évaluées d'un point de vue démographique, et l'hypothèse selon laquelle les facteurs limitants les plus importants se reflètent dans les mesures de sélection à la plus grande échelle n'est peut-être pas toujours vraie.

Literature Cited

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

Baltagi, B. H., and P. X. Wu. 1999. Unequally spaced panel data regressions with AR(1) disturbances. Econometric Theory 15:814–823.

Berger, J. 2007. Fear, human shields, and the re-distribution of prey and predators in protected areas. Biology Letters 3:620–623.

Bergerud, A. T., R. Ferguson, and H. E. Butler. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. Animal Behaviour 39:360–368.

Bowyer, R. T., J. G. Kie, and V. Van Ballenberghe. 1998. Habitat selection by neonatal black-tailed deer: climate, forage, or risk of predation? Journal of Mammalogy 79:415–425.

Boyce, M. S. 1991. Migratory behaviour and management of elk (*Cervus elaphus*). Applied Animal Behavior Science 29: 239–250.

Boyce, M. S., and E. M. Anderson. 1999. Evaluating the role of carnivores in the Greater Yellowstone Ecosystem. Pages 265–284 *in* T. W. Clark, A. P. Curlee, S. C. Minta, and P. M. Kareiva, editors. Carnivores in ecosystems: The Yellowstone experience. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.

Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. Ecological Modelling 157:281–300.

Brown, J. S., and B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. Ecology Letters 7:999–1014.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Coutois, J. Huot, L. Breton, and H. Jolicoeur. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. Ecography 28:1–10.

ESRI. 2002. ArcGIS 9.2. ESRI (Environmental Systems Research Institute), Redlands, California, USA.

Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. Oecologia 75:580–586.

Fryxell, J. M. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. American Naturalist 138:478–498.

Fryxell, J. M., J. Greever, and A. R. E. Sinclair. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? American Naturalist 131: 781–798.

Gilliam, J. F., and D. F. Fraser. 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. Ecology 68:1856–1862.

Gillies, C., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. Krawchuk, C. Aldridge, J. Frair, C. Stevens, D. J. Saher, and C. Jerde. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. Journal of Animal Ecology 75:887–898.

Gude, J. A., R. A. Garrott, J. J. Borkowski, and F. King. 2006. Prey risk allocation in a grazing ecosystem. Ecological Applications 16:285–298.

Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. Journal of Theoretical Biology 31:295–311.

Hebblewhite, M. 2006. Linking predation risk and forage to ungulate population dynamics. Dissertation. University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.

Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? Oecologia 152:377–387.

Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2008. Modeling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. Journal of Applied Ecology 45: 834–844.

Hebblewhite, M., E. H. Merrill, and G. McDermid. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis for a partially migratory montane elk population. Ecological Monographs 78:141–166.

Hebblewhite, M., E. H. Merrill, and T. E. McDonald. 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf–elk system. Oikos 111:101–111.

Hebblewhite, M., E. H. Merrill, L. E. Morgantini, C. A. White, J. R. Allen, E. Bruns, L. Thurston, and T. E. Hurd. 2006. Is the migratory behavior of montane elk herds in peril? The case of Alberta's Ya Ha Tinda elk herd. Wildlife Society Bulletin 34:1280–1295.

Hebblewhite, M., M. Percy, and E. H. Merrill. 2007. Are all GPS collars created equal? Correcting habitat-induced bias using three brands in the Central Canadian Rockies. Journal of Wildlife Management 71:2026–2033.

Hebblewhite, M., and D. H. Pletscher. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. Canadian Journal of Zoology 80:800–809.

Hernandez, L., and J. W. Laundre. 2005. Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk (*Cervus elaphus*) and bison (*Bison bison*). Wildlife Biology 11:215–220.

Hosmer, D. W., and S. Lemeshow. 2000. Applied logistic regression. John Wiley, New York, New York, USA.

Houston, A. E., J. M. McNamara, and J. M. C. Hutchinson. 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 341:375–397.

Huete, A., K. Didan, T. Miura, E. P. Rodriguez, X. Gao, and L. G. Ferreira. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. Remote Sensing and the Environment 83:195–213.

Johnson, C. J., S. E. Nielsen, E. H. Merrill, T. L. McDonald, and M. S. Boyce. 2006. Resource selection functions based on use–availability data: theoretical motivations and evaluations methods. Journal of Wildlife Management 70:347–357.

Johnson, C. J., K. L. Parker, and D. C. Heard. 2001. Foraging across a variable landscape: behavioural decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. Oecologia 127: 590–602.

Johnson, C. J., K. L. Parker, D. C. Heard, and M. P. Gillingham. 2002. Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. Journal of Animal Ecology 71:225–235.

Kaitala, A., V. Kaitala, and P. Lundberg. 1993. A theory of partial migration. American Naturalist 142:59–81.

Kristan, W. B., and W. I. Boarman. 2003. Spatial pattern of risk of Common Raven predation on desert tortoises. Ecology 84:2432–2443.

Lank, D. B., R. W. Butler, J. Ireland, and R. C. Ydenberg. 2003. Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers. Oikos 103:303–320.

Lima, S. L. 2002. Putting predators back into behavioural predator–prey interactions. Trends in Ecology and Evolution 17:70–75.

Lima, S. L., and P. A. Zollner. 1996. Towards a behavioural ecology of ecological landscapes. Trends in Ecology and Evolution 11:131–135.

Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies. Second edition. Kluwer, Boston, Massachusetts, USA.

McLoughlin, P. D., M. S. Boyce, T. Coulson, and T. Clutton-Brock. 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. Proceedings of the Royal Society B 273:1449–1454.

Mitchell, W. A., and S. L. Lima. 2002. Predator–prey shell games: large-scale movement and its implications for decision making by prey. Oikos 99:249–259.

Mysterud, A., R. Langvatn, N. G. Yoccoz, and N. C. Stenseth. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. Journal of Animal Ecology 70:915–923.

Mysterud, A., L. B. Lian, and D. O. Hjermann. 1999. Scale-dependent trade-offs in foraging by European roe deer (*Capreolus capreolus*) during winter. Canadian Journal of Zoology 77:1486–1493.

Nicholson, M. C., R. T. Bowyer, and J. G. Kie. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: tradeoffs associated with migration. Journal of Mammalogy 78:483–504.

Pettorelli, N., J. O. Vik, A. Mysterud, J.-M. Gaillard, C. J. Tucker, and N. C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. Trends in Ecology and Evolution 20:503–510.

Pierce, B. M., R. T. Bowyer, and V. C. Bleich. 2004. Habitat selection by mule deer: forage benefits or risk of predation? Journal of Wildlife Management 68:533–541.

Poole, K. G., R. Serrouya, and K. Stuart-Smith. 2007. Moose calving strategies in interior montane ecosystems. Journal of Mammalogy 88:139–150.

Pulliam, H. R. 1989. Individual behaviour and the procurement of essential resources. Pages 25–38 *in* J. Roughgarden, R. M. May, and S. A. Levin, editors. Perspectives in ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Rettie, W. J., and F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. Ecography 23:466–478.

Schmaljohann, H., and V. Dierschke. 2005. Optimal bird migration and predation risk: a field experiment with northern wheatears *Oenanthe oenanthe*. Journal of Animal Ecology 74:131–138.

Schmitz, O. J. 2005. Scaling from plot experiments to landscapes: studying grasshoppers to inform forest ecosystem management. Oecologia 145:225–234.

Skrondal, A., and S. Rabe-Hesketh. 2004. Generalized latent variable modeling: multilevel, longitudinal, and structural equation models. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

StataCorp. 2003. Stata Statistical Software: Release 8.0. Stata Corporation, College Station, Texas, USA.

Valeix, M., A. J. Loveridge, S. Chamaille-Jammes, Z. Davidson, F. Murindagomo, H. Fritz, and D. W. Macdonald. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. Ecology 90:23–30.

Willems, E. P., and R. A. Hill. 2009. Predator-specific landscapes of fear and resource distribution: effects on spatial range use. Ecology 90:546–555.

Wilmshurst, J. F., J. M. Fryxell, and R. J. Hudson. 1995. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). Behavioral Ecology 6:209–217.

Winnie, J., and S. Creel. 2007. Sex-specific behavioral responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. Animal Behaviour 73:215–225.