

Le risque dynamique lié aux loups Mexicains et aux pumas influence le comportement de recherche alimentaire des wapitis

Ecology and Evolution

WILEY

Ecology and Evolution

RESEARCH ARTICLE OPEN ACCESS

Dynamic Risk From Mexican Wolves and Mountain Lions Influences Elk Foraging Behavior

Julia E. Olson¹ | Cara J. Thompson¹ | Zachary J. Farley¹ | Samuel I. Martinez¹ | Scott T. Boyle¹ | Nicole M. Tatman² | James C. DeVos³ | Stewart D. Liley² | James W. Cain III⁴ 

¹New Mexico State University, Department of Fish, Wildlife, and Conservation Ecology, Las Cruces, New Mexico, USA | ²New Mexico Department of Game and Fish, Santa Fe, New Mexico, USA | ³Arizona Game and Fish Department, 5000 W Carefree Hwy, Phoenix, Arizona, USA | ⁴U.S. Geological Survey, New Mexico Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, New Mexico State University, Department of Fish, Wildlife, and Conservation Ecology, Las Cruces, New Mexico, USA

Correspondence: James W. Cain III (jwcain@nmsu.edu)

Received: 15 April 2025 | Revised: 28 October 2025 | Accepted: 30 October 2025

Funding: This work was supported by New Mexico Department of Game and Fish, Arizona Game and Fish Department, Rocky Mountain Elk Foundation, Arizona Elk Society, Houston Safari Club Foundation, T&E Inc, Vortex Optics, OnX Maps.

Résumé

Le temps consacré à la recherche de nourriture est une composante majeure du budget d'activité des ongulés, mais il peut être limité par les comportements anti-prédateurs (par exemple, la **vigilance**). Le multitâche peut réduire les coûts nutritionnels de la vigilance en cas de risque accru de prédation, mais cela peut dépendre de la réponse des proies au risque posé par plusieurs prédateurs dans un environnement spatio-temporel complexe. Les loups gris Mexicains (*Canis lupus baileyi*) et les pumas (*Puma concolor*) sont les principaux prédateurs des wapitis (*Cervus canadensis*) dans la zone de population expérimentale des loups Mexicains, située dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique. Nous avons observé les wapitis en quête de nourriture dans des zones présentant différents niveaux de risque lié aux loups, tout au long des saisons et des périodes diurnes, afin de quantifier les proportions de recherche de nourriture, de vigilance intense et de multitâche au niveau individuel et au niveau du troupeau. Nous avons quantifié le risque de rencontre et de mise à mort par les loups Mexicains et les pumas à l'aide de fonctions de sélection de l'habitat et de distributions d'utilisation. Nous avons modélisé les comportements des wapitis en fonction du risque prévu pour les deux prédateurs, en plus des covariables temporelles et environnementales, et avons pris en compte la présence humaine. Nos résultats indiquent que les wapitis individuels réduisaient leur recherche de nourriture dans les zones où le risque prévu de rencontre avec des loups Mexicains ou des pumas était plus élevé et augmentaient leur vigilance intense et leur multitâche dans les zones où le risque de rencontre avec des loups était plus élevé. La réduction de la proportion de wapitis couchés dans le troupeau pendant toutes les périodes diurnes lorsque le risque de rencontre avec des loups était accru corrobore les conclusions précédentes. Ces résultats suggèrent également que les wapitis

compensent leur vigilance intense accrue et leur recherche de nourriture réduite pendant les périodes de recherche de nourriture en augmentant le nombre cumulé de périodes de recherche de nourriture par jour au détriment du repos. **De plus**, la probabilité de multitâches pour les individus dépendait d'une interaction entre le risque à court et à long terme lié aux loups, et la probabilité d'une vigilance intense était la plus élevée lorsque le risque spatial et temporel combiné lié aux loups était le plus élevé. Cette recherche fournit des informations sur les **réponses** comportementales complexes et à petite échelle des wapitis face à leurs principaux prédateurs et implique la nécessité pour les chercheurs de prendre en compte ces effets non consommptifs dans leurs futures études sur la dynamique prédateur-proie.

Mots clés : compromis comportementaux, comportement alimentaire, prédateurs multiples, effets non consommables, risque de prédation, catégories de vigilance

1. INTRODUCTION

Les limitations nutritionnelles peuvent entraîner des changements dans l'état physique, une sensibilité accrue aux parasites et une diminution du succès reproductif et des chances de survie (Bukovinszky et al. 2009 ; Stephenson et al. 2020). L'état physique **individuel** des ongulés peut avoir une incidence sur la dynamique des populations en affectant les taux de gestation ou le poids à la naissance et la survie des nouveau-nés. Par exemple, les femelles adultes de mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) présentant des niveaux de graisse corporelle plus élevés avaient des probabilités plus élevées de gestation et de survie hivernale (Stephenson et al. 2020). **De plus**, la graisse corporelle moyenne des femelles allaitantes était positivement corrélée à l'augmentation des taux de croissance de la population (Stephenson et al. 2020). **De même**, les femelles wapitis (*Cervus canadensis*) en meilleure condition nutritionnelle au cours de la saison de reproduction précédente ont donné naissance à des petits ayant un poids corporel plus élevé, ce qui est un facteur prédictif positif de la survie pendant l'hiver (Cook et al. 2004). Ces limitations nutritionnelles sur la condition physique individuelle sont principalement le résultat de l'interaction entre les conditions de pâturage et le comportement alimentaire des ongulés.

Les ongulés sauvages passent la majeure partie de leur temps à se nourrir pour satisfaire leurs besoins énergétiques et nutritionnels (Hamel et Côté 2008 ; Roberts et al. 2017). La théorie de la recherche optimale de nourriture (OFT ; Emlen 1966, MacArthur et Pianka 1966) suggère que les ongulés continueront à se nourrir dans une zone jusqu'à ce que l'énergie tirée de la nourriture ne compense plus l'énergie dépensée pour la collecter. **Cependant**, les ongulés doivent également trouver un équilibre entre leurs besoins alimentaires et d'autres comportements tels que la prévention de la prédation et la compétition entre congénères. **En tant que proies, les ongulés peuvent choisir de se nourrir dans des zones où la nourriture est de moindre qualité ou de réduire leur temps de recherche de nourriture afin de diminuer le risque de prédation** (Brown et al. 1999 ; Christianson et Creel 2008 ; Cain III et al. 2024). Les proies peuvent également utiliser des zones à haut risque lorsque le risque est faible, en fonction des périodes d'activité des prédateurs (Kohl et al. 2018 ; Ganz et al. 2024).

Les effets **directs** de la prédation (c'est-à-dire la consommation des proies par les prédateurs) peuvent être exacerbés par des effets indirects non létaux qui peuvent avoir des répercussions importantes sur la condition physique des individus et la dynamique des populations, allant d'une diminution de la condition physique et des taux de reproduction à des changements

dans les taux de croissance des populations (Lima 1998 ; Brown et al. 1999 ; Creel et al. 2007). Dans les systèmes où les taux de prédation sont faibles, mais où une grande partie de la population de proies présente des comportements anti-prédateurs, les effets non létaux peuvent l'emporter sur les effets directs de la prédation (Dwinnell et al. 2019). Les **réponses** anti-prédateurs sont liées à la proximité ou au comportement des prédateurs, aux caractéristiques de l'habitat environnant ou au comportement des congénères à proximité (Liley et Creel 2008). **Selon l'hypothèse de la distance d'initiation de la fuite**, les proies évaluent la décision d'adopter des comportements anti-prédateurs en fonction de leur coût, basé sur la proximité, le comportement et la stratégie de chasse des prédateurs (Ydenberg et Dill 1986). **Selon l'hypothèse des lieux et des moments à risque**, les proies peuvent atténuer le compromis entre le comportement anti-prédateur et la recherche de nourriture en modifiant leur comportement en fonction des niveaux de risque perçus (Lima et Dill 1990). Par exemple, les femelles wapitis du parc national de Yellowstone ont accru leur vigilance dans les zones à risque lorsque des loups (*Canis lupus*) étaient activement présents (Winnie et Creel 2007).

La vigilance des proies peut améliorer la détection des prédateurs (Boving et Post 1997 ; Skinner et Hunter 1998 ; Brown et al. 1999). **Cependant**, une vigilance accrue peut réduire le temps consacré à la recherche de nourriture, ce qui peut limiter l'apport alimentaire et donc compromettre la condition physique (Lima 1998), bien qu'une étude récente sur les chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*) n'ait trouvé aucun lien entre la vigilance et la condition physique individuelle (Déry et al. 2024). Les espèces d'ongulés, qui dans presque tous les cas ont coévolué avec les prédateurs et se sont adaptées au risque de prédation, peuvent réduire les coûts potentiels de la vigilance en matière de recherche de nourriture grâce au **multitâche**, qui consiste pour les animaux à traiter la nourriture tout en recherchant des prédateurs dans leur environnement (Fortin, Boyce et Merrill 2004). Cela **contraste** avec la « vigilance intense », où la mastication cesse afin d'augmenter la détection des prédateurs en consacrant tous les sens à l'observation de l'environnement (Blanchard et Fritz 2007 ; Ylu et al. 2021).

Le multitâche n'élimine toutefois pas entièrement les coûts liés à la vigilance. Fortin, Boyce, Merrill et Fryxell (2004) ont rapporté que, bien que les wapitis et les bisons (*Bison bison*) aient recours au multitâche, les individus réduisaient leur fréquence de mastication de 20% à mesure que leur vigilance augmentait. Des niveaux plus élevés de risque de prédation peuvent nécessiter davantage de temps consacré à une vigilance intense, ce qui perturbe davantage le comportement alimentaire des proies. **Cependant**, la mesure dans laquelle une vigilance accrue dans les zones à haut risque affecte l'état nutritionnel dépend probablement des conditions de pâturage, car les ongulés qui se nourrissent dans des zones à haut risque où le fourrage est de bonne qualité peuvent ne pas être limités sur le plan nutritionnel (Brown et al. 1999), et les preuves de changements dans la dynamique des populations d'ongulés induits par un risque de prédation non létale sont très limitées.

La répartition des risques sur le terrain peut également influencer sur la vigilance. **L'hypothèse de répartition des risques** prédit que les proies constamment exposées à des niveaux élevés de risque de prédation seront moins vigilantes dans les moments plus sûrs que les proies exposées à des niveaux de risque relativement faibles, tandis que les proies dans un environnement à faible risque seront plus vigilantes dans les moments les plus risqués que les proies dans un environnement à haut risque (Lima et Bednekoff 1999). Cette stratégie

peut résoudre le dilemme des proies qui se nourrissent dans des zones où la densité de prédateurs est plus élevée à long terme, où les animaux sont incapables d'adopter un comportement anti-prédateur accru en réponse à chaque signal de risque. **Creel et al. (2008) ont rapporté des preuves à l'appui de cette hypothèse**, selon lesquelles un risque global plus faible et plus variable lié aux loups entraîne une vigilance plus élevée chez les wapitis qu'un risque global plus élevé mais moins variable lié aux loups. Cela **contredit** l'hypothèse des lieux/moments à risque, qui prédit que les wapitis exposés à un risque global plus élevé devraient être plus vigilants (Dröge et al. 2017). **De plus, les caractéristiques des prédateurs, notamment la taille de la meute, peuvent influencer la vigilance, les wapitis exposés à des meutes de loups plus importantes faisant preuve d'une vigilance accrue** (Liley et Creel 2008 ; Farley et al. 2024).

Les proies se nourrissent en groupes plus importants afin d'atténuer les coûts associés à la vigilance en recourant à la vigilance collective ou en raison de la dilution du risque pour les individus dans les groupes plus importants (Boving et Post 1997 ; Skinner et Hunter 1998 ; Childress et Lung 2003 ; Périquet et al. 2012). **Cependant**, les grands groupes peuvent être plus facilement détectables par les prédateurs, et une concurrence intraspécifique accrue peut réduire la consommation alimentaire (Lima et Dill 1990 ; Laundré et al. 2001 ; Creel et Winnie 2005). Les animaux situés à la périphérie du troupeau peuvent être plus vigilants, car ils sont susceptibles d'être les premiers à rencontrer un prédateur attaquant (Skinner et Hunter 1998 ; Burger et al. 2000 ; Dalmau et al. 2010). **La capacité d'un individu à trouver un équilibre entre vigilance et alimentation dépend également de son état physique, de son âge et de son état reproductif**. Pendant l'été, les wapitis femelles avec des petits ont tendance à faire preuve d'une plus grande vigilance que celles sans petits, ce qui indique que le risque accru de prédation pour les petits peut l'emporter sur le coût d'une réduction du temps de recherche de nourriture pour les femelles allaitantes (Skinner et Hunter 1998 ; St-Louis et Côté 2012 ; Yiu et al. 2021). **L'environnement physique** joue également un rôle dans la perception du risque de prédation, qui peut être influencée par la capacité de fuite ou la couverture (Altendorf et Laundré 2001 ; Liley et Creel 2008). **Par conséquent**, une combinaison de facteurs, notamment les caractéristiques des proies, des prédateurs et de l'environnement, est susceptible d'influencer le niveau de vigilance des proies (Liley et Creel 2008).

Les loups gris Mexicains (*Canis lupus bailey* ; ci-après « loups Mexicains ») ont été exterminés du sud-ouest des États-Unis au milieu du XX^{ème} siècle et réintroduits au Nouveau-Mexique et en Arizona en 1998 (Parsons 1998). **En décembre 2023, la population comptait au moins 257 loups répartis en 60 meutes** (> 2 individus ; USFWS 2024). Les wapitis sont la proie principale des loups Mexicains, représentant jusqu'à 80% de leur alimentation en été (Smith et al. 2023 ; Martinez 2024). Les variations de la densité des loups et l'expansion de leur population entraînent une répartition géographique des zones à haut et à faible risque de prédation. **Les pumas (*Puma concolor*) contribuent également de manière significative au risque de prédation pour les wapitis dans cette région**. Peu d'études ont examiné l'impact des loups Mexicains sur le comportement alimentaire des wapitis (Farley et al. 2024), ce qui constitue une lacune importante dans les connaissances alors que le nombre de loups Mexicains augmente. **De même**, peu de recherches ont été menées sur les effets du risque de prédation par les pumas sur les wapitis dans le sud-ouest (voir toutefois Boyle 2025), bien que des études sur d'autres populations de pumas sympatriques avec les wapitis et les loups indiquent que les pumas pourraient être responsables d'une plus grande proportion de mortalité chez

les adultes et les petits que les loups, en particulier dans les zones où les loups sont en voie de rétablissement (Eacker et al. 2016). Dans les systèmes où deux prédateurs occupent des niches alimentaires similaires, leur présence peut avoir un effet additif sur le comportement d'évitement des risques chez les proies, ou celles-ci peuvent ne réagir de manière significative qu'au risque représenté par leur prédateur principal (Prugh et al. 2019). Les proies peuvent également choisir leur habitat de manière à éviter, dans l'espace et dans le temps, les zones à haut risque présentant plusieurs prédateurs, ou elles peuvent principalement éviter les zones présentant le risque le plus prévisible (Kohl et al. 2019). La réponse des wapitis au risque posé par les pumas, prédateurs traqueurs, peut-être davantage liée aux caractéristiques de l'habitat qui leur offrent une couverture pour traquer leurs proies, tandis que le risque créé par les loups mexicains, prédateurs coureurs, peut-être plus directement lié à la présence et à la densité des prédateurs. Les humains sont également un prédateur important pour les wapitis et peuvent l'emporter sur les effets mortels et non mortels des prédateurs non humains pendant les saisons de chasse (Proffitt et al. 2009 ; Ganz et al. 2024). Ainsi, le risque prévisible lié aux chasseurs de wapitis influence probablement le comportement saisonnier anti-prédateur des wapitis (Proffitt et al. 2009).

Nous avons étudié l'écologie alimentaire et le comportement des wapitis en réponse au risque de prédation par les loups Mexicains et les pumas au Nouveau-Mexique et en Arizona. Nous avons émis l'hypothèse que les wapitis augmenteraient leur recherche de nourriture et réduiraient leur vigilance intense en période de faible risque à court terme dans les zones où le risque de prédation à long terme est généralement plus élevé en raison de la répartition des risques. De plus, nous avons prédit un effet contrasté de la densité humaine pendant les saisons de chasse et hors saison de chasse. Pendant la saison de chasse, nous nous attendions à ce que le temps consacré à la recherche de nourriture soit le plus élevé dans les zones où la densité humaine est la plus faible, tandis que pendant les saisons non chassées, les wapitis augmenteraient leur recherche de nourriture dans les zones où la densité humaine est modérée en raison d'un effet de refuge contre les prédateurs. Nous avons également émis l'hypothèse que lorsque la nourriture était limitée en hiver et au début de l'été, les wapitis consacraient plus de temps à la recherche de nourriture et utiliseraient davantage le multitâche que la vigilance intense pour compenser la réduction de leur apport nutritionnel. Cependant, nous avons prédit que les wapitis privilégieraient la vigilance intense au détriment de la recherche de nourriture pendant la saison de la mousson, car les meilleures conditions de recherche de nourriture leur permettraient de consacrer une plus grande partie de leur budget d'activité à la vigilance à un moment où des veaux vulnérables sont présents dans le troupeau.

Nous avons également prédit que les wapitis réduiraient leur vigilance dans les grands troupeaux, mais augmenteraient leur rythme de déplacement et leur cadence en raison de la concurrence.

2. Zone d'étude

Nous avons étudié le comportement des wapitis dans la zone expérimentale de population de loups Mexicains (MWEPA) au Nouveau-Mexique et en Arizona. Notre zone d'étude couvrait environ 30 000 km² et comprenait les forêts nationales d'Apache-Sitgreaves, de Gila et de Cibola, ainsi que huit zones sauvages et une zone primitive. Elle était bordée à l'ouest par les réserves de White Mountain (Fort Apache) et de San Carlos Apache, et au nord, à

l'est et au sud par des terres privées, des terres appartenant à l'État et des terres gérées par le Bureau of Land Management (BLM) (Figure 1). Plusieurs petites villes bordent ou se trouvent dans la zone d'étude, et le pâturage du bétail et les loisirs humains, y compris la chasse au gros gibier, sont courants.

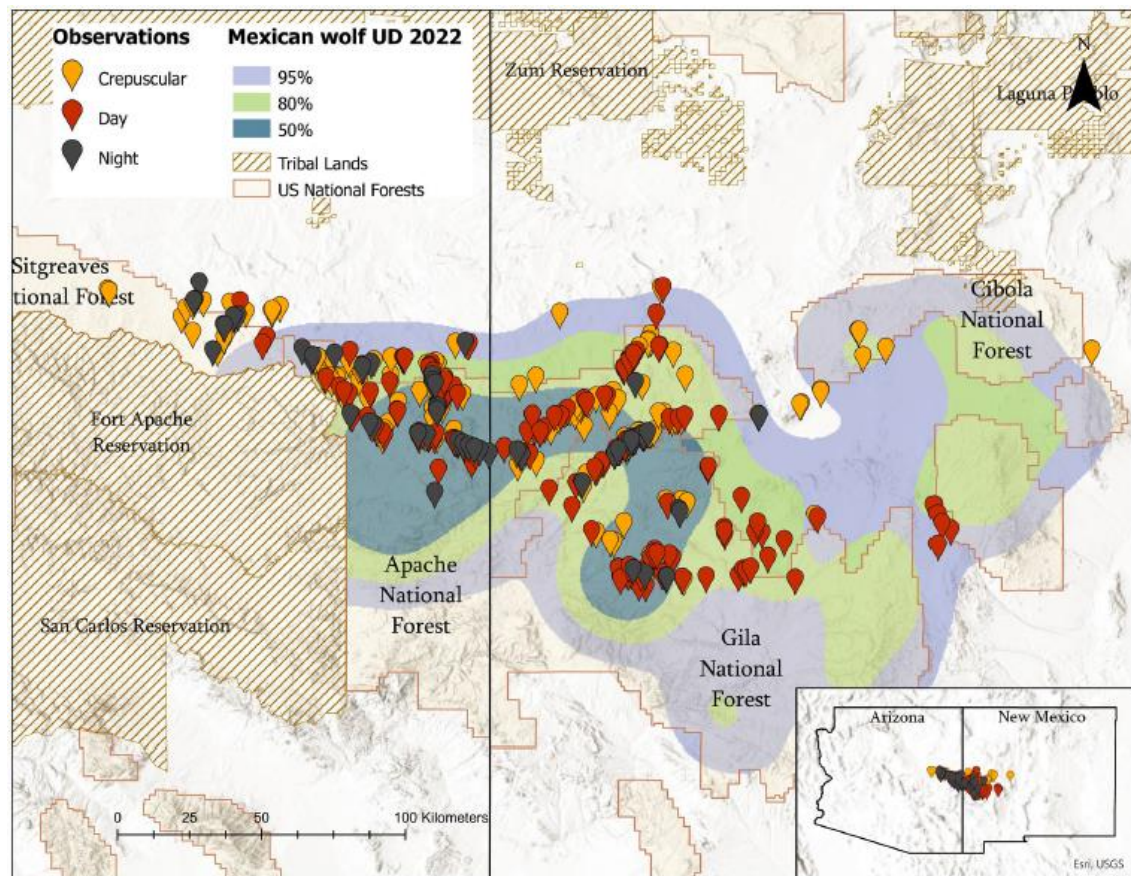


FIGURE 1. Lieux d'observation et régime foncier dans la zone d'étude en 2022-2023. Le rouge indique les observations effectuées pendant la journée ; le jaune, celles effectuées au crépuscule (dans l'heure précédant ou suivant le coucher du soleil) ou à l'aube (dans l'heure précédant ou suivant le lever du soleil) ; et le noir, celles effectuées de nuit. La répartition de l'utilisation de l'habitat (UD) par la population de loups gris du Mexique pour 2022 en Arizona et au Nouveau-Mexique est représentée par des isoplethes à 50%, 80% et 95%. Les données provenant des terres tribales sont exclues des figures conformément à un accord entre les tribus locales et l'USFWS

L'altitude varie de 1 700 m dans les plaines désertiques à 3 480 m dans les montagnes (USFWS 1996). À basse altitude (< 1 975 m), les prairies semi-arides composées de diverses espèces d'herbes indigènes, les broussailles du désert de Chihuahua, notamment le buisson de créosote (*Larrea divaricata*) et le mesquite (*Prosopis glandulosa*), et des parcelles de forêts sempervirentes de Madrean composées de diverses espèces de *Pinus*, *Juniperus* et *Quercus* dominant (USFWS 1996). À moyenne altitude (1 975-2 675 m), les forêts de conifères comprenant des genévriers (*Juniperus* spp.) et des pins piñon (*Pinus cembroides*) dominant. Des forêts de pins ponderosa (*Pinus ponderosa*) mélangées à des trembles (*Populus tremuloides*) et des sapins (*Pseudotsuga menziesii* et *Abies* spp.) se trouvent à haute altitude (> 2 675 m).

Le climat est doux et frais à haute altitude, avec des températures moyennes comprises entre 8°C (min.) et 23°C (max.) en été et entre -8°C (min.) et 5°C (max.) en hiver (PRISM 2021). La plupart des précipitations ont lieu pendant la saison de la mousson (de juillet à septembre), et la plupart des chutes de neige ont lieu en hiver, entre décembre et mars (USFWS 1996). Les précipitations totales moyennes sont de 68,7 cm en haute altitude, avec des chutes de

neige annuelles de 134,4 à 252 cm (Alpine et Greer, AZ ; PRISM 2021 ; WRCC 2021). Les basses altitudes sont chaudes, avec des températures moyennes comprises entre 12°C (min.) et 30°C (max.) en été et entre -6°C (min.) et 11°C (max.) en hiver (PRISM 2021). Les précipitations moyennes totales aux basses altitudes sont de 36,7 cm, avec des chutes de neige annuelles de 32,2 à 55,8 cm (Show Low Airport, AZ et Hood Ranger Station, NM ; PRISM 2021 ; WRCC 2021).

Les grands carnivores comprennent les loups gris Mexicains, les pumas, les ours noirs (*Ursus americanus*), les lynx roux (*Lynx rufus*) et les coyotes (*Canis latrans*). Les proies ongulées comprennent le wapiti, le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), l'antilope d'Amérique (*Antilocapra americana*), le pécar à collier (*Pecari tajacu*), le cerf de Coues (*Odocoileus virginianus couesi*) et le mouflon d'Amérique (USFWS 1996).

3. METHODES

3.1. Collecte des données d'observation

Entre 2019 et 2023, nous avons capturé des wapitis femelles adultes à l'aide d'un filet lancé depuis un hélicoptère ou à l'aide de fléchettes tirées depuis le sol contenant du BAM (butorphanol-azaparone-médétomidine) selon les dosages recommandés par Wolfe et al. (2014) et avons équipé les wapitis de colliers GPS-Iridium (ATS, modèle G5-2D, Isanti, MN). Nous avons capturé des wapitis nouveau-nés de manière opportuniste depuis le sol ou à partir d'un hélicoptère et avons utilisé un code de mouvement de partition pour identifier les événements de parturition potentiels sur la base des données des colliers GPS des femelles adultes pendant la saison de mise bas (Vore et Schmidt 2001).

Nous avons équipé les nouveau-nés de colliers GPS Globalstar à rupture (Vectronics, VERTEX MINI ; Berlin, Allemagne) et d'émetteurs VHF pour marques auriculaires (ATS, M3430, 23 g ; Isanti, MN). Entre 2021 et 2023, nous avons observé activement les wapitis mâles et femelles en quête de nourriture, ainsi que les troupes, en parcourant les routes et en effectuant des recherches depuis des points d'observation dans toute la zone d'étude. Nous n'avons pas ciblé les animaux marqués pour les observer, mais nous avons localisé les troupes en parcourant la zone d'étude en voiture ou à pied. Nous avons **stratifié** les observations en fonction des gradients de densité des loups et des échelles temporelles (périodes saisonnières et diurnes). Nous avons défini un troupeau comme l'ensemble des animaux se trouvant à moins de 100 m les uns des autres (Boving et Post 1997 ; Fortin, Boyce, Merrill et Fryxell 2004 ; Proffitt et al. 2009), et avons considéré les troupes comme uniques si nous les observions à plus d'un kilomètre les uns des autres le même jour ou à des jours différents (Liley et Creel 2008). Nous avons observé les wapitis à l'aide de longues-vues puissantes (grossissement 20-60×85) afin de ne pas modifier leur comportement. À notre arrivée sur le site d'observation, si un wapiti semblait regarder le personnel de terrain ou le véhicule, nous attendions qu'il reprenne son activité de recherche de nourriture avant de commencer nos observations.

Nous avons recueilli des données **comportementales** à l'aide d'un échantillonnage focal continu et d'un échantillonnage instantané (ISS) d'un troupeau (Altmann 1974). Nous avons sélectionné les individus focaux en générant un quadrant cardinal aléatoire (NO, NE, SO et SE) et en choisissant un wapiti adulte en train de se nourrir et observable dans ce quadrant du troupeau. Si nous recueillions plusieurs observations focales à partir d'un seul troupeau,

nous sélectionnions un wapiti dans un quadrant différent du premier afin de réduire le risque d'observer deux fois le même individu. Nous avons utilisé Survey123 (Esri, Redlands, Californie) pour compter simultanément les pas effectués par l'individu et enregistrer les comportements qu'il adoptait et les moments où il changeait de comportement. Dans la mesure du possible, des équipes de deux personnes ont mené les enquêtes, l'une observant les wapitis et relayant verbalement les informations à la seconde, qui enregistrerait les données. Les comportements enregistrés comprenaient la recherche de nourriture, le multitâche, la vigilance intense, les déplacements, l'allaitement et le repos (Informations complémentaires S1 : Tableau A1). Si notre vue d'un individu était obstruée pendant l'observation ou s'il était impossible de distinguer la vigilance du multitâche, nous avons enregistré le comportement comme inconnu et exclu le temps passé dans ce comportement de l'analyse. Dans la mesure du possible, nous avons observé les individus pendant 20 minutes ou jusqu'à ce qu'ils aient fait 100 pas.

Nous avons estimé l'emplacement des individus focaux dans le troupeau au début, au milieu et à la fin de la période d'observation en enregistrant le nombre de wapitis dans le troupeau en ligne droite à partir de leur tête, de leur croupe, de leur flanc droit et de leur flanc gauche (Informations complémentaires S1 : Figure A1 : A), ainsi que le nombre total de wapitis adultes dans un rayon d'environ cinq longueurs de corps.

Nous avons ensuite calculé le nombre moyen de wapitis à moins de cinq longueurs de corps, le nombre moyen de côtés exposés au bord du troupeau et le nombre moyen de voisins par côté tout au long de l'observation afin de classer la position de l'individu dans le troupeau comme centrale ou périphérique sans biais (Burger et al. 2000). Pour chaque troupeau, nous avons également recueilli un ISS, dans lequel nous avons scanné à plusieurs reprises l'ensemble du troupeau et enregistré le comportement instantané de chaque individu (Altmann 1974 ; St-Louis et Côté 2012).

Afin de mesurer l'effet de la position d'un individu dans le troupeau, nous avons scanné tous les animaux périphériques, c'est-à-dire les individus situés à la périphérie du troupeau et qui se trouvent sur une ligne circonscrivant le troupeau (Informations complémentaires S1 : Figure A1 : B). Nous avons ensuite immédiatement balayé tous les animaux intérieurs contenus dans cette ligne (Dalmau et al. 2010). Nous avons attendu 2 minutes entre chaque balayage, jusqu'à ce que nous ayons collecté cinq balayages périphériques et cinq balayages centraux. Afin d'accroître l'indépendance entre les ISS, dans lesquels les 10 balayages combinés forment un échantillon, nous avons collecté un ISS par troupeau et par jour.

Pour chaque observation, nous avons enregistré la date, l'heure, la taille du troupeau, la composition par sexe et par âge, et nous avons estimé l'emplacement des wapitis sur des cartes topographiques. Nous avons également calculé la distance euclidienne entre le troupeau de wapitis observé et l'observateur. À partir de la composition du troupeau, nous avons calculé le rapport entre les veaux (< 1 an) et les femelles adultes (> 2 ans) et le rapport entre les mâles adultes et les femelles adultes.

Nous avons supprimé toutes les observations focales de moins de 2 minutes ou comportant moins de 10 pas effectués par l'individu, ainsi que toutes les observations de balayage comportant moins de trois échantillons. Si une perturbation humaine (par exemple, un

véhicule ou un piéton s'approchant du troupeau observé) se produisait pendant l'étude, nous avons enregistré l'heure de l'événement et mis fin à l'étude.

3.2. Covariables temporelles

Nous avons recueilli des observations sur toutes les périodes diurnes, définies comme l'aube (1 heure avant ou après le lever du soleil), le jour, le crépuscule (1 heure avant ou après le coucher du soleil) et la nuit (Palmer et al. 2021).

Nous avons recueilli des observations nocturnes à l'aide d'un monoculaire thermique de 4^{ème} génération avec un grossissement de 7 à 28 fois (ATN Corp, Doral, FL) afin de mieux comprendre la dynamique entre le comportement alimentaire des wapitis et le risque posé par les prédateurs partiellement nocturnes (Roberts et al. 2017 ; Kohl et al. 2018). Nous avons classé les saisons en hiver (janvier-avril ; période où les chutes de neige sont les plus importantes), printemps (mai-juin ; période de mise bas), mousson (juillet-août ; période où les précipitations estivales sont les plus importantes) et automne (septembre-décembre ; période où la chasse à l'élan est la plus importante).

3.3. Covariables de l'habitat

Pour toutes les observations, nous avons extrait les valeurs relatives au type de végétation dominant, à la classe de hauteur de la végétation, à la couverture végétale, à l'historique et à la gravité des incendies, à la densité humaine, aux distances par rapport aux routes, aux sites de loisirs et aux sentiers, à l'écotone forestier, à l'eau et aux terres privées, au pourcentage de couverture et d'ouverture du couvert forestier, à l'altitude, à la pente, à l'orientation nord, à la mesure de la rugosité vectorielle (VRM) et à la densité des routes à l'aide du package terra dans le programme R version 4.2.2 (Hijmans 2023, R Core Team 2022 ; voir les informations complémentaires S1 : Tableau A2 pour les sources de données et les manipulations). Nous avons classé les routes en trois types : type 1 (routes en gravier ou pavées à forte utilisation, accessibles aux véhicules à faible garde au sol), type 2 (routes en terre ou en gravier à utilisation modérée, pouvant nécessiter des véhicules à garde au sol modérée) et type 3 (routes en terre à faible utilisation, non entretenues, nécessitant des véhicules à garde au sol élevée ; BLM 2021 ; USFS 2021 ; USGS 2021). **De plus**, nous avons mis en mémoire tampon les points extraits dans un rayon circulaire de 200 m afin de tenir compte des mouvements du troupeau pendant une observation et avons calculé la valeur moyenne des variables continues et le mode des variables catégorielles dans la mémoire tampon.

L'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) est corrélé à la productivité primaire (Schloss et al. 1999) et a été utilisé comme indicateur de la qualité et de la disponibilité du fourrage pour les ruminants (Boone et al. 2006). Le NDVI est également corrélé positivement à l'état corporel des ongulés lorsque les protéines brutes sont une ressource limitée (Ryan et al. 2012), bien que sa précision puisse être affectée par l'habitat, la résolution spatiale des images et le régime alimentaire des espèces cibles (Creech et al. 2016). Nous avons extrait le NDVI à partir d'images satellite MODIS prétraitées avec une résolution spatiale de 250 × 250 m et une résolution temporelle de huit jours à l'aide du package R MODISsp (Didan 2023). Nous avons également modélisé le taux instantané de verdissement à l'aide de ces valeurs NDVI et du package R *irg* (Robitaille 2021). Dans toute la zone d'étude, les valeurs NDVI ont généralement atteint leur maximum à la mi-août, tandis

que les creux se sont généralement produits entre janvier et juin (Informations complémentaires S1 : Figure A2).

3.4. Covariables du risque de prédation

Les méthodes de quantification du risque de prédation peuvent être classées en trois grandes catégories : les lieux à risque, les moments à risque et les caractéristiques de l'habitat (Moll et al. 2017). Ces mesures ne s'excluent pas mutuellement et peuvent représenter le risque à différentes échelles spatiales et temporelles. La comparaison simultanée des effets de plusieurs mesures de risque permet aux chercheurs de quantifier la manière dont chaque mesure représente le risque tel qu'il est potentiellement perçu par les proies, ainsi que de tester des hypothèses concurrentes (Lima et Bednekoff 1999 ; Moll et al. 2017 ; Brice et al. 2025). La perception du risque de prédation par les proies, qui peut ne pas représenter le « risque réel » ou la probabilité de mort, est probablement influencée par un large éventail de facteurs plutôt que par la simple présence d'un prédateur (Hebblewhite, Merrill et McDonald 2005). Nous avons donc quantifié le risque de prédation à l'aide de plusieurs indices pour les loups et les pumas.

3.4.1. Risque de rencontre avec un prédateur

L'équipe interagences de terrain (IFT) chargée du loup Mexicain maintient des colliers sur environ 50% de la population minimale, avec au moins un individu collier dans la plupart des meutes. Nous avons utilisé les données des colliers GPS pour estimer les distributions saisonnières, annuelles et globales (toutes années confondues) de l'utilisation (UD) du territoire par la population de loups mexicains et les meutes uniques (Informations complémentaires S2 : Figure B1 ; Thompson et al. 2025). Nous avons ensuite multiplié les UD des meutes par la taille des meutes afin de tenir compte des différences de risque associées aux différentes tailles de meutes (Hebblewhite, Merrill et McDonald 2005 ; Hebblewhite et Merrill 2007).

Nous avons également multiplié ces UD par les fonctions de sélection de l'habitat saisonnier (HSF) des loups, créées par Thompson et al. (2025) afin de prédire la présence à long terme des loups en fonction des caractéristiques de l'habitat, et nous avons utilisé cette mesure pour représenter le risque de rencontrer des loups Mexicains (Informations complémentaires S2 : Tableaux B1 et B2 et Figures B2 et B3).

Avant la multiplication, nous avons ajouté 1 aux valeurs HSF et 2 aux valeurs UD afin d'éviter qu'une mesure dont la valeur est nulle n'annule l'autre, et afin de donner plus de poids aux valeurs UD, car elles mesurent la présence réelle plutôt que la présence prévue (Hebblewhite et Merrill 2007 ; Thompson et al. 2025). Pour la présence des pumas, nous avons utilisé les mêmes méthodes pour créer les UD des pumas (Informations complémentaires S3 : Figure C2) et les HSF à partir des données provenant des pumas équipés de colliers GPS au Nouveau-Mexique, déployés par le Département de la chasse et de la pêche du Nouveau-Mexique, et nous les avons multipliés ensemble en suivant les mêmes étapes que pour les loups, mais sans tenir compte de la taille du groupe, car les pumas sont généralement des chasseurs solitaires (Informations complémentaires S3 : Tableaux C1 et C2 ; Figures C3 et C4). Ces étapes ont abouti à trois mesures du risque pour les populations (saisonnier, annuel et global) pour les loups et les pumas, et à trois mesures supplémentaires du risque au niveau des meutes pour les loups.

3.4.2. Risque de mortalité par prédation

Nous avons mené des enquêtes groupées sur les loups gris Mexicains (2019-2023) et les pumas (2021-2023) équipés de colliers, en plus des enquêtes sur la mortalité des wapitis femelles adultes et des élans juvéniles (2019-2023 ; Informations complémentaires S4 : Figure D1 ; Informations complémentaires S5 : Figure E1). Étant donné que la présence d'un prédateur n'entraîne pas nécessairement un événement de prédation et que les proies peuvent percevoir le risque le plus élevé dans les endroits ou aux moments où elles sont le plus susceptibles d'être prédatées (Lima et Dill 1990 ; Hebblewhite, Merrill et McDonald 2005 ; Suraci et al. 2022), nous avons évalué des modèles de « lieux à risque » pour les loups (Informations complémentaires S4 : Tableaux D1, D2 et Figures D2, D3) et les pumas (Informations complémentaires S5 : Tableaux E1, B2 et Figures E2, E3) en nous basant sur les caractéristiques de l'habitat des sites où des wapitis ont été tués par l'un ou l'autre de ces prédateurs. Bien que les loups soient des prédateurs cursoriaux qui peuvent poursuivre leurs proies sur plusieurs kilomètres jusqu'au lieu de la mise à mort (Paquet 1992 ; Wikenros et al. 2009), Kauffman et al. (2007) ont démontré que les caractéristiques de l'habitat des sites de rencontre initiale entre les loups et les wapitis étaient similaires à celles des sites de mise à mort. Les pumas ne peuvent poursuivre leurs proies qu'à environ 50 m du lieu où la poursuite a commencé, mais ils peuvent traîner les carcasses jusqu'à 350 m du lieu de la mise à mort, et la plupart des sites de mise en cache se trouvent à plus de 80 m du lieu de la mise à mort (Beier et al. 1995).

En raison du décalage potentiel entre les sites de début de la poursuite, où les wapitis devraient percevoir le danger, et les sites de mise à mort, où les carcasses sont localisées par le personnel de terrain, nous avons délimité une zone tampon de 150 m autour des sites de mise à mort pour chaque prédateur lors de l'extraction des covariables de l'habitat.

Comme pour les mesures de présence, nous avons calculé les valeurs de risque de mise à mort par les loups et les pumas à chaque lieu d'observation à l'aide des valeurs des covariables de l'habitat, puis nous avons multiplié chaque mesure de risque par les valeurs UD des loups et des pumas, en ajoutant 1 à la mesure de risque de mise à mort et 2 à la valeur UD.

3.4.3. Risque de prédation temporel

Pour obtenir une mesure temporelle fine du risque lié aux loups (périodes à risque), nous avons analysé les données des colliers des loups afin d'estimer la distance par rapport au loup équipé du collier le plus proche au moment de chaque observation. En raison du taux de localisation variable et parfois élevé (<13 h) des colliers GPS des loups mexicains, nous avons pris en compte tous les points de localisation des loups dans les 24 heures précédant une observation et avons identifié le point le plus proche. Des recherches ont montré que les wapitis peuvent détecter les loups et modifier leur comportement lorsque ceux-ci se trouvent à moins de 3 km (Liley et Creel 2008). Nous avons donc également créé une variable binaire indiquant si un loup se trouvait à moins de 3 km ou non au cours des 24 heures précédentes. Bien qu'il s'agisse d'une résolution spatio-temporelle grossière, nous avons voulu que cette variable tienne compte de la présence et des déplacements de la meute de loups dans la partie de leur territoire qui était proche du troupeau d'élans observé, mais non détectée par les données des colliers en raison des larges intervalles de localisation. Les vocalisations des loups peuvent être entendues par les humains à des distances allant jusqu'à 2,5 km (Fuller et

Sampson 1988) et par les loups jusqu'à 10 km (Harrington et Mech 1979). D'autres études ayant mis en évidence des changements dans le comportement des proies en réponse à la présence de prédateurs sur des distances ou des périodes similaires (Valeix et al. 2009 ; Basille et al. 2015), nous avons émis l'hypothèse que les wapitis pourraient modifier leur comportement de vigilance en réponse à une variable binaire de cette résolution. Nous avons inclus une interaction entre cette variable binaire et la présence prévue des loups afin de vérifier si les wapitis de cette zone d'étude présentaient des signes corroborant l'hypothèse de répartition des risques (Lima et Bednekoff 1999 ; Creel et al. 2008). Il n'était pas possible de créer une mesure similaire pour les pumas, car la taille de la population, la répartition et la proportion de pumas dans la zone d'étude qui ont été équipés d'un collier pendant cette étude étaient inconnues.

Les proies peuvent également modifier leur comportement en fonction de l'activité diurne des prédateurs (Vander Vennen et al. 2016). Thompson et al. (2025) ont constaté des variations saisonnières dans les niveaux d'activité des loups mexicains ; nous avons donc utilisé des modèles cycliques généralisés à effets mixtes additifs (GAMM) pour prédire les taux d'activité saisonniers des loups et des pumas tout au long du cycle diurne par incréments de 2 heures (Informations complémentaires S2 : Figure B4 ; Informations complémentaires S3 : Figure CI ; Kohl et al. 2018). À l'aide des modèles obtenus, nous avons prédit l'activité des loups et des pumas aux moments où les wapitis ont été observés.

3.5. Modélisation du comportement des wapitis

3.5.1. Construction d'un modèle a priori

Nous avons construit huit structures de modèles de base a priori fondées sur des hypothèses, comprenant des combinaisons de covariables temporelles, sociales, humaines et NDVI (Informations complémentaires S6 : Tableau F1) basées sur des études antérieures sur le comportement de recherche de nourriture et de vigilance des ongulés. Avant d'ajuster les modèles, nous avons évalué toutes les covariables pour détecter une éventuelle multicolinéarité en calculant les coefficients de corrélation de Spearman pour les covariables continues. Les covariables dont le coefficient de corrélation était $> |0,6|$ n'ont pas été incluses dans le même modèle. Nous avons inclus les variables qui avaient le plus de sens sur le plan écologique et qui ont permis d'améliorer les performances du modèle sur la base de la densité prédictive ponctuelle logarithmique attendue (score ELPD). Nous avons centré et mis à l'échelle toutes les covariables continues afin d'obtenir une moyenne de zéro et un écart type de un.

Pour chaque groupe de modèles, nous avons utilisé la validation croisée par échantillonnage d'importance lissé par Pareto (PSIS-LOO CV) afin de comparer les modèles individuels en fonction de leurs performances prédictives à l'aide du package R loo (Sivula et al. 2022).

Nous avons identifié les modèles concurrents pour chaque variable de réponse comme ceux dont les erreurs types de différence ELPD chevauchaient zéro, puis nous avons utilisé des pondérations de moyennes de modèles pseudo-bayésiennes pour déterminer quel modèle ou sous-ensemble de modèles comprenait la majorité du poids (Tableau 1 ; voir les informations complémentaires S6-tableaux F4-F8 pour les tableaux complets de sélection des modèles ; Filion et al. 2020 ; Lassiter et al. 2021). Nous avons calculé les facteurs d'inflation de la variance (VIF) pour les modèles les plus soutenus et nous nous sommes assurés que tous les

VIF des modèles sans termes d'interaction étaient inférieurs à 2,5 (Johnston et al. 2018). Après avoir ajusté les modèles, si des covariables n'avaient pas de relation significative (95% CrI chevauchant zéro) avec la variable de réponse dans tous les modèles a priori, nous les avons supprimées de toutes les structures afin d'augmenter la parcimonie. Nous avons identifié le modèle de base le mieux classé, puis nous avons testé si l'inclusion de mesures du risque de prédation par les loups ou les pumas améliorait ce modèle (Informations complémentaires S6 : Tableau F2).

Cette approche par étapes nous a permis de tester si le risque de prédation améliorait les modèles sans introduire un nombre déraisonnable de structures concurrentes.

TABEAU 1. Structures de modèles concurrents (modèles présentant des différences d'erreur-type (Δ SE de la densité prédictive logarithmique ponctuelle estimée [ELPD]) supérieures à Δ ELPD et des poids (w) $\geq 0,08$) pour tous les types de réponses concernant le comportement des wapitis dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique en 2022–2023

Model	Δ ELPD	Δ SE	ELPD	SE	w
<i>Individual behavior</i>					
S + Diel + Herd + Calf + R3 _D + Human + S $\times$ Herd + Wolf encounter₁	0.00	0.00	5675.44	96.33	0.42
S + Diel + Herd + Calf + R3 _D + Human + S $\times$ Herd + Wolf kill	−0.49	1.11	5674.95	96.32	0.25
S + Diel + Herd + Calf + R3 _D + Human + S $\times$ Herd	−1.00	2.68	5674.45	96.16	0.15
S + Diel + Herd + Calf + R3 _D + Human + S $\times$ Herd + Lion encounter₁	−1.67	2.89	5673.77	96.20	0.08
<i>Individual proportion foraging</i>					
S + Diel + Herd + R3 _D + S $\times$ Herd + Lion encounter₁ + Wolf kill + Wolf_D	0.00	0.00	184.23	18.93	0.20
S + Diel + Herd + R3 _D + S $\times$ Herd + Lion encounter₁	−0.32	1.89	183.91	18.56	0.14
S + Diel + Herd + R3 _D + S $\times$ Herd	−0.43	2.40	183.80	18.52	0.13
S + Diel + Herd + R3 _D + S $\times$ Herd + Wolf encounter₁ + Wolf_D	−0.45	1.20	183.78	18.84	0.13
S + Diel + Herd + R3 _D + S $\times$ Herd + Wolf_D	−0.58	2.03	183.64	18.63	0.11
S + Diel + Herd + R3 _D + S $\times$ Herd + Wolf kill	−0.59	2.06	183.64	18.66	0.11
S + Diel + Herd + R3 _D + S $\times$ Herd + Wolf encounter₁	−0.73	2.07	183.50	18.64	0.10
<i>SPM</i>					
S + Diel + Herd + Calf + S $\times$ Herd + Lion kill	0.00	0.00	−2039.04	45.38	0.32
S + Diel + Herd + Calf + S $\times$ Herd	−0.31	2.64	−2039.35	46.77	0.23
S + Diel + Herd + Calf + S $\times$ Herd + Lion encounter₂	−0.35	1.64	−2039.39	45.97	0.22
<i>Multitasking</i>					
S + Diel + Herd + Calf + Human + S $\times$ Calf + Wolf_{UDy} + Wolf_{Dcat} + Lion encounter₃ + Wolf_{UDy} $\times$ Wolf_{Dcat}	0.00	0.00	−1918.50	20.01	0.48
S + Diel + Herd + Calf + Human + S $\times$ Calf + Wolf_{UDy} + Lion encounter₃	−0.56	2.02	−1919.06	19.82	0.28
S + Diel + Herd + Calf + Human + S $\times$ Calf + Lion encounter₃	−1.76	2.48	−1920.26	19.67	0.08
<i>Herd behavior</i>					
S + Diel + Herd + Calf + R3 _D + Wolf encounter₂ + Wolf_D	0.00	0.00	4300.15	80.24	0.62
S + Diel + Herd + Calf + R3 _D + Wolf_D	−0.66	2.48	4299.49	80.11	0.32

Note: Predation risk metrics are shown in bold. Universally uninformative parameters were removed from all models except when included in an interaction. See Supporting Information S6: Tables F4–F8 for complete model selection tables.

Model terms: S = season; Diel = diel period; Herd = herd size; Calf = calf: cow ratio; R3_D = distance to unmaintained roads; Human = human density; Wolf encounter₁ = Mexican wolf HSF weighted by yearly pack UD and average yearly pack size; Wolf kill = Mexican wolf risky places model weighted by yearly pack UD and average yearly pack size; Lion encounter₁ = unweighted mountain lion HSF; Wolf_D = distance to nearest collared Mexican wolf in the past 24 h; Lion kill = mountain lion risky places model weighted by seasonal population UD; Lion encounter₂ = mountain lion HSF weighted by seasonal population UD; Wolf_{UDy} = yearly Mexican wolf pack UD; Wolf_{Dcat} = categorical Mexican wolf distance (1 = collared wolf was within 3 km in past 24 h, 0 = no collared wolf was within 3 km in past 24 h); Lion encounter₃ = mountain lion HSF weighted by global population UD; Wolf encounter₂ = Mexican wolf HSF weighted by global pack UD and average pack sizes.

3.5.2. Modèles comportementaux pour les échantillons focaux et les échantillons de balayage

Les échantillons focaux et les échantillons de balayage du troupeau ont tous deux donné lieu à des données compositionnelles représentant respectivement les proportions de temps

consacrées à chaque comportement et les proportions d'occurrences de chaque comportement. La distribution de Dirichlet est appropriée pour modéliser les effets des covariables sur les données compositionnelles s'additionnant à un avec > 2 composantes de réponse (Douma et Weedon 2019). Pour les observations focales, nous avons modélisé la proportion de temps passé à chercher de la nourriture, à être vigilant, à effectuer plusieurs tâches à la fois, à se déplacer et autres. De même, pour chacun des balayages du troupeau, nous avons modélisé la proportion d'animaux engagés dans chaque comportement par rapport au nombre total d'animaux dans chaque balayage. Nous avons utilisé la paramétrisation alternative dans la régression de Dirichlet qui définit l'une des variables de réponse comme composante de référence (« C » ; Douma et Weedon 2019). Cette composante de référence est ensuite modélisée implicitement à travers les prédicteurs linéaires pour les composantes $C-1$ restantes. Nous avons défini le « déplacement » comme référence pour les modèles de comportement individuels. Comme ces données contenaient fréquemment des zéros et des uns, nous les avons transformées à l'aide de la formule recommandée par Douma et Weedon (2019). La distribution de Dirichlet permet de prédire la réponse de chaque catégorie de comportement à une gamme de valeurs pour chaque covariable, tout en maintenant les valeurs de toutes les autres covariables à leur moyenne pondérée. Seule une petite proportion (21%) de nos observations comprenait des échantillons focaux provenant de plus d'un animal du troupeau, nous n'avons donc pas inclus d'effet aléatoire pour les troupeaux uniques.

3.5.3. Proportion individuelle de recherche de nourriture

Nous avons également isolé la proportion de temps consacré à la recherche de nourriture par rapport à la durée totale de l'observation focale, qui représente l'efficacité de la recherche de nourriture ou le « taux de capture » de nourriture (Owen-Smith 1979). Nous avons modélisé cette variable de réponse afin d'étudier les variables qui affectaient uniquement le temps passé à chercher de la nourriture. Bien qu'il n'y ait pas eu de zéros dans cet ensemble de données, il existait de véritables zéros, nous avons donc transformé les données entre zéro et un. Nous avons modélisé cette variable de réponse à l'aide d'une distribution bêta avec un lien logit.

3.5.4. Taux de pas de recherche de nourriture (SPM)

Comme toutes les observations focales n'ont pas atteint 100 pas, nous avons calculé le nombre de pas de recherche de nourriture effectués par un animal focal par minute en divisant le nombre total de pas effectués pendant la recherche de nourriture, les tâches multiples ou la vigilance, à l'exclusion des pas effectués pendant les déplacements (la tête levée) ou d'autres comportements, par le temps que l'individu a passé à rechercher de la nourriture, à être vigilant ou à effectuer des tâches multiples.

Le SPM représente alors le taux de déplacement d'un individu pendant qu'il se nourrit activement, et donc l'abondance perçue de nourriture disponible, car les wapitis auraient besoin de se déplacer davantage (faire plus de pas) dans des conditions de nourriture perçues comme mauvaises (Owen-Smith 1979, Smith et Cain III 2009). L'inclusion du temps passé à être vigilant ou à effectuer plusieurs tâches dans ce calcul nous a permis de tirer des conclusions basées sur la façon dont ces comportements interruptifs ont affecté le SPM.

Nous avons ensuite modélisé la vitesse de déplacement à l'aide d'une distribution gamma comprise entre 0 et l'infini avec un lien logarithmique.

3.5.5. Modélisation des taux de multitâches

Afin de modéliser la fréquence à laquelle les wapitis effectuent des multitâches par rapport à une vigilance intense, nous avons construit une variable de réponse binaire avec chaque instance de comportement de vigilance provenant d'échantillons focaux codés comme multitâches (1) ou intensément vigilants (0). Nous avons ensuite modélisé cela comme une variable de réponse de Bernoulli et avons inclus une interception aléatoire pour les individus uniques dans les modèles de multitâches en raison des observations multiples d'un même individu (Zuur et al. 2009).

3.5.6. Ajustement du modèle pour toutes les variables de réponse

Nous avons ajusté les cinq types de modèles linéaires et mixtes généralisés (comportement global individuel, proportion de recherche de nourriture, SPM, multitâche et comportement du troupeau) dans un cadre bayésien à l'aide du package brms (Burkner 2017) dans le programme R. Nous avons exécuté tous les modèles avec des a priori non informatifs, en utilisant une distribution normale centrée sur zéro pour les estimations bêta, une distribution t de Student centrée sur zéro pour les interceptions et une distribution gamma avec une forme et un taux de 0,1 pour la précision. Nous avons exécuté les modèles avec cinq chaînes de Markov Chain Monte Carlo (MCMC), avec 10 000 itérations par chaîne et une période de rodage de 6 000 itérations. Nous avons évalué la convergence des modèles en inspectant visuellement les graphiques MCMC, en nous assurant que les valeurs R-hat étaient inférieures à 1,1, et en confirmant que les tailles effectives des échantillons de queue étaient >1 000 échantillons (Gelman et Shirley 2011 ; informations complémentaires S6 : Tableau F3).

4. RESULTATS

4.1. Observations comportementales

Entre janvier 2022 et juin 2023, nous avons recueilli 595 observations focales et 352 observations générales auprès de 468 troupeaux (Figure 1). Nous avons recueilli des observations à l'aube ($n = 114$ [focales] ; $n = 84$ [balayage]), au crépuscule ($n = 199$ [focales] ; $n = 111$ [balayage]), pendant la journée ($n = 209$ [focales] ; $n = 116$ [balayage]) et pendant la nuit ($n = 73$ [focales] ; $n = 41$ [scan]), et pendant l'hiver ($n = 216$ [focaux] ; $n = 183$ [scan]), la saison de mise bas ($n = 212$ [focaux] ; $n = 101$ [scan]), la saison de la mousson ($n = 145$ [focaux] ; $n = 59$ [scan]) et pendant la saison de chasse ($n = 22$ [focal] ; $n = 9$). Nous avons observé les individus focaux pendant une durée moyenne de $9,53 \text{ min} \pm 6,75 \text{ (SD)}$ et les individus ont effectué en moyenne $90,40 \text{ pas} \pm 20,74 \text{ (SD)}$. Nous avons collecté au moins 3 échantillons de scan pour chaque observation de scan. La taille moyenne du troupeau pour l'ensemble des observations était de 27 ± 39 (écart-type) individus. Pour les observations focales, les wapitis se nourrissaient en moyenne $72,4\% \pm 23,6\%$ (écart-type) du temps, étaient intensément vigilants $8,0\% \pm 11,8\%$ (écart-type), effectuaient plusieurs tâches à la fois $5,0\% \pm 8,1\%$ (écart-type), se déplaçaient $12,1\% \pm 15,3\%$ (écart-type) et adoptaient d'autres comportements $2,6\% \pm 9,2\%$ (écart-type). Le nombre moyen de pas/min effectués pendant la recherche de nourriture était de $12,5 \pm 21,9 \text{ (SD)}$ pas/min. Pour les échantillons scannés, le pourcentage moyen de wapitis dans le scan qui cherchaient de la nourriture était de $63,9\% \pm 26,0\%$ (SD), $10,1\% \pm 13,0\%$ (SD) étaient intensément vigilants, $2,4\% \pm 4,5\%$ effectuaient plusieurs tâches à la fois, $11,4\% \pm 14,0\%$ (SD) se déplaçaient et $1,4\% \pm 5,8\%$ (SD) avaient

d'autres comportements. Nous avons enregistré 3 054 cas de multitâche ou de vigilance chez les individus ciblés, que nous avons inclus dans les modèles de probabilité de multitâche.

4.2. Résultats du modèle

Dans tous les types de modèles, nous avons constaté que la position des wapitis dans le troupeau, le sexe des individus, le rapport mâles/femelles dans le troupeau, le type de végétation, la hauteur et la couverture, l'historique et la gravité des incendies, la couverture et l'ouverture de la canopée, les distances par rapport aux sites de loisirs et aux sentiers, l'écotone forestier, les terres privées et l'eau, l'altitude, la pente, le VRM, l'activité diurne des prédateurs et les interactions entre le risque de prédation et la période diurne ou la saison étaient soit universellement non informatifs, soit moins performants que les covariables corrélées, et nous les avons exclus des ensembles de modèles finaux.

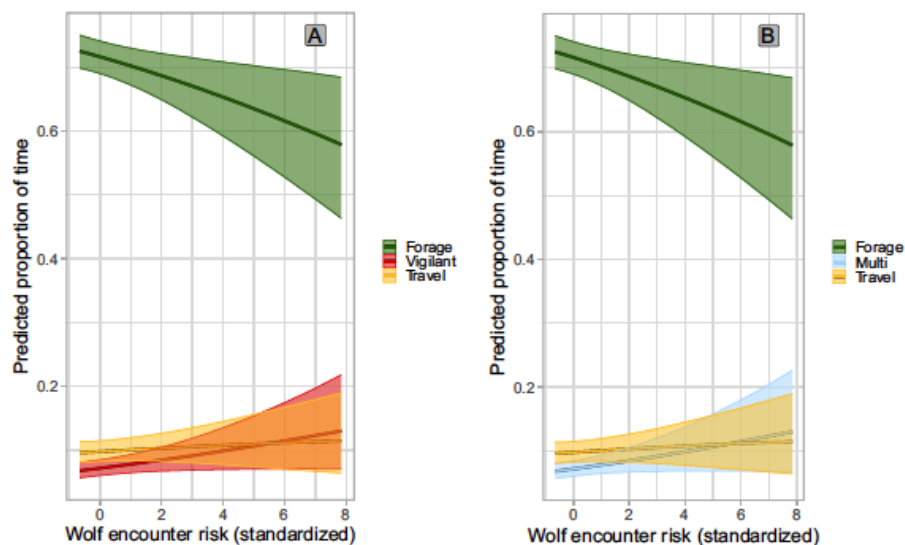


FIGURE 2. Effet du risque de rencontre avec un loup du Mexique (HSF du loup du Mexique pondéré par la densité annuelle de la meute et la taille moyenne annuelle de la meute) dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique entre 2022 et 2023 sur la proportion prévue du temps qu'un wapiti passe à se nourrir, à être en état de vigilance intense (A), à effectuer plusieurs tâches simultanément (B) ou à se déplacer au cours d'une période de recherche de nourriture, avec des intervalles de crédibilité à 95%. La vigilance intense et le multitâche se chevauchent directement et ont dû être représentés séparément. Les « autres » comportements ont été modélisés mais exclus des graphiques par souci de clarté

4.3. Comportement individuel

Le modèle de comportement individuel le mieux classé ($w = 0,415$, [Tableau 1](#)) comprenait la saison, la période diurne, la taille du troupeau, le rapport faons/biches, la distance par rapport à la route non entretenue la plus proche, la densité humaine, une interaction entre la saison et la taille du troupeau, et le risque prévu de rencontre avec un loup ([Tableau 1](#)). Le modèle classé deuxième ($w = 0,254$, [Tableau 1](#)) incluait le risque d'être tué par un loup plutôt que le risque de rencontre avec un loup. Sur la base du modèle classé premier, dans les zones où les wapitis étaient plus susceptibles de rencontrer des loups mexicains, les individus devaient passer moins de temps à se nourrir et plus de temps à être intensément vigilants et à effectuer plusieurs tâches à la fois ([Figure 2](#)). Dans le modèle concurrent, les wapitis présentaient les mêmes schémas comportementaux en réponse au risque d'être tués qu'au risque de rencontre. **En hiver, on prévoyait que les individus passeraient plus de temps à se déplacer pendant les périodes de recherche de nourriture (c'est-à-dire une période de recherche active de nourriture sans interruption pour se reposer) lorsqu'ils se trouvaient dans des troupeaux**

plus importants, mais ne présentaient **aucune** différence dans le temps consacré à la recherche de nourriture, au multitâche ou à la vigilance intense (Figure 3). En comparaison, pendant la saison des naissances et la mousson, on **prévoyait** que les individus passeraient plus de temps à se nourrir et moins de temps à être intensément vigilants et à effectuer plusieurs tâches à la fois lorsqu'ils se trouvaient dans des troupes plus importants. On prévoyait également que les individus passeraient moins de temps à se déplacer dans des troupes plus importants pendant les saisons de mise-bas et de chasse. La proportion prévue du temps passé par un individu à chercher de la nourriture était plus faible à l'aube qu'en journée, et les proportions prévues de vigilance intense et de déplacement étaient plus élevées à l'aube qu'en journée (Informations complémentaires S6 : Figure F4 : A). Le comportement individuel au crépuscule et pendant la nuit ne différait pas de celui observé pendant la journée. On prévoyait que les individus passeraient moins de temps à chercher de la nourriture et plus de temps à se déplacer et à être intensément vigilants lorsqu'ils s'éloignaient des routes non entretenues, et moins de temps à être intensément vigilants dans les zones à forte densité de population humaine (Informations complémentaires S6 : Figure F4 : B, C).

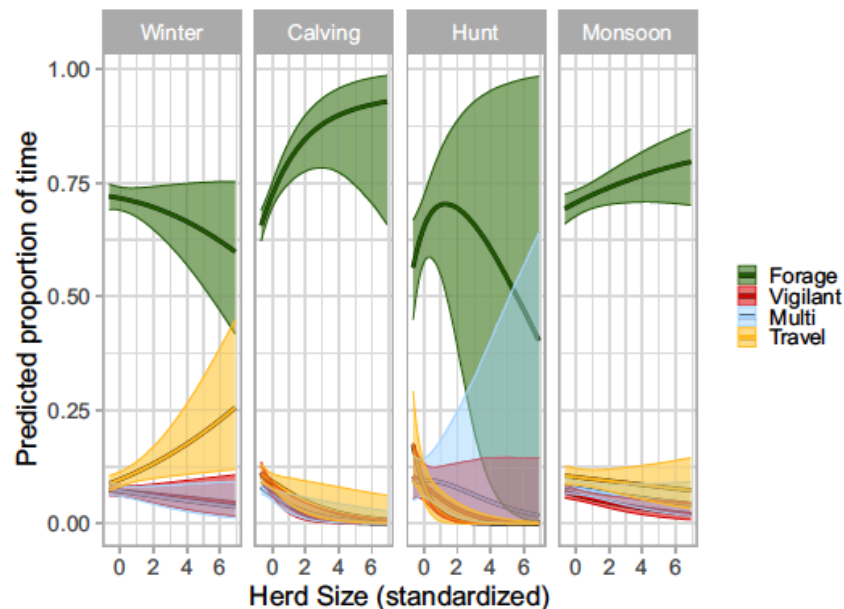


FIGURE 3. Effet de la taille du troupeau sur les proportions prévues du temps passé par chaque wapiti à se nourrir, à être en état de vigilance intense, à effectuer plusieurs tâches simultanément et à se déplacer pendant les périodes de recherche de nourriture, en fonction de la saison, dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique entre 2022 et 2023, avec des intervalles de crédibilité à 95%. Les « autres » comportements ont été modélisés mais exclus des graphiques par souci de clarté. L'hiver a été défini comme la période de janvier à avril, la saison de mise bas comme celle de mai à juin, la saison de la mousson comme celle de juillet à août, et la saison de chasse comme celle de septembre à décembre

Lorsque le ratio faons/biches adultes était plus élevé dans le troupeau, les individus étaient censés passer plus de temps à être intensément vigilants et moins de temps à effectuer plusieurs tâches à la fois (Informations complémentaires S6 : Figure F4 : D).

Les meilleurs modèles prédisant la proportion consacrée à la recherche de nourriture étaient similaires aux modèles de comportement individuel, mais avec un degré d'incertitude élevé, car le poids des modèles était similaire pour les six meilleurs modèles (Tableau 1).

Le modèle le mieux classé ($w = 0,20$, Tableau 1 ; informations complémentaires S6 : Figure F1) incluait la saison, la période diurne, la taille du troupeau, la distance par rapport aux

routes non entretenues, une interaction entre la saison et la taille du troupeau, le risque prévu de mise à mort par un loup, le risque prévu de rencontre avec un puma et la distance par rapport au loup Mexicain équipé d'un collier le plus proche dans les 24 heures précédant l'observation (Tableau 1).

La densité humaine et le ratio faons/biches dans le troupeau n'étaient pas pertinents dans tous les modèles de recherche de nourriture de l'ensemble de modèles initial. Nous avons donc supprimé ces variables de tous les modèles concurrents, sauf lorsqu'elles étaient présentes dans un terme d'interaction, et avons réexécuté ces modèles.

Les modèles concurrents différaient du modèle le mieux classé par l'inclusion d'un sous-ensemble de ses covariables prédatrices ou par l'absence de toute covariable prédatrice (Tableau 1). Les prédictions pour la recherche de nourriture individuelle étaient similaires pour la saison, la période diurne, la taille du troupeau, la distance par rapport à une route non entretenue, le terme d'interaction entre la saison et la taille du troupeau, et le risque d'être tué par un loup, comme pour les modèles de comportement à plusieurs catégories. On prévoyait que les individus auraient une proportion plus faible de recherche de nourriture dans les zones où le risque d'être tué par un loup ou de rencontrer un puma était plus élevé, et une proportion plus élevée de recherche de nourriture lorsqu'un loup équipé d'un collier se trouvait à proximité au cours des 24 heures précédentes (Tableau 2 ; Figure 4A-C). La proportion prévue de recherche de nourriture était plus faible à l'aube qu'en journée (Tableau 2 ; informations complémentaires S6 : Figure F5 : A) et était plus importante dans les zones proches des routes non entretenues et dans les grands troupeaux pendant la saison des naissances et la mousson par rapport à l'hiver (Tableau 2 ; informations complémentaires S6 : Figures F5 : B et F6). Les proportions de recherche de nourriture ne différaient pas entre le crépuscule ou la nuit et le jour.

Le modèle le mieux classé ($w = 0,32$) pour le SPM comprenait la saison, la période diurne, la taille du troupeau, le ratio faons/biches dans le troupeau, une interaction entre la saison et la période diurne, et le risque de prédation par les pumas (Tableau 1 ; informations complémentaires S6 : Figure F2). Il y avait deux modèles concurrents : l'un qui n'incluait pas la variable du risque de prédation ($w = 0,23$, Tableau 1) et l'autre qui incluait le risque de rencontre avec un puma plutôt que le risque d'être tué ($w = 0,22$, Tableau 1). Dans le modèle supérieur, les individus devaient faire moins de pas par minute (SPM) dans les zones où ils étaient plus susceptibles d'être tués par des pumas (Tableau 2 ; Figure 5). Les individus devaient faire plus de SPM à l'aube et moins de SPM la nuit par rapport à la journée (Tableau 2 ; informations complémentaires S6 : Figure F7 : A). Le nombre de pas prévu au crépuscule ne différait pas de celui prévu pendant la journée.

Il était également prévu que les wapitis fassent moins de SPM dans les troupeaux où le ratio faons/biches était plus élevé (Tableau 2 ; informations complémentaires S6 : Figure F7 : B), et dans les troupeaux plus importants, il était prévu que les wapitis fassent moins de SPM pendant la saison des vèlages et de la mousson, mais plus de SPM pendant l'hiver (Tableau 2 ; informations complémentaires S6 : Figure F8).

TABLEAU 2. Estimations des coefficients bêta et intervalles de crédibilité à 95% (CrI) pour les meilleurs modèles prédisant la proportion de temps consacrée à la recherche de nourriture, la fréquence des pas lors de la recherche de

nourriture (SPM) et les probabilités de multitâche chez les wapitis individuels dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique en 2022-2023

Parameter	β	SD	95% CI	Propn
<i>Individual proportion foraging</i>				
Calving season	0.17	0.11	−0.06, 0.39	0.93
Monsoon season	−0.04	0.11	−0.26, 0.18	0.65
Hunting season	−0.52	0.27	−1.03, 0.02	0.97
Dawn	−0.25	0.12	−0.48, −0.01	0.98
Dusk	0.10	0.10	−0.10, 0.30	0.82
Night	0.23	0.15	−0.07, 0.54	0.94
Herd size	−0.12	0.07	−0.25, 0.02	0.96
Dist. to unmaintained road	−0.21	0.04	−0.29, −0.13	1.00
Mountain lion encounter risk	−0.06	0.04	−0.14, 0.03	0.90
Mexican wolf kill risk	−0.07	0.05	−0.16, 0.02	0.93
Mexican wolf distance	−0.09	0.05	−0.17, 0.01	0.97
Herd size × Calving season	0.60	0.19	0.24, 0.97	1.00
Herd size × Monsoon season	0.24	0.09	0.07, 0.43	1.00
<i>SPM</i>				
Calving season	0.02	0.10	−0.17, 0.21	0.57
Monsoon season	0.35	0.10	0.16, 0.54	1.00
Hunting season	0.20	0.23	−0.23, 0.66	0.81
Dawn	0.28	0.11	0.07, 0.49	1.00
Dusk	−0.06	0.09	−0.23, 0.11	0.76
Night	−0.34	0.14	−0.61, −0.06	0.99
Herd size	0.26	0.07	0.13, 0.40	1.00
Calf: cow ratio	−0.06	0.04	−0.13, 0.01	0.96
Mountain lion kill risk	−0.06	0.04	−0.14, 0.01	0.95
Herd size × Calving season	−0.56	0.16	−0.87, −0.24	1.00

TABLE 2 | (Continued)

Parameter	β	SD	95% CI	Propn
Herd size $\times$ Monsoon season	-0.36	0.08	-0.52, -0.21	1.00
Herd size $\times$ Hunting season	-0.43	0.30	-0.97, 0.20	0.92
<i>Multitasking</i>				
Calving season	-0.52	0.17	-0.86, -0.20	1.00
Monsoon season	0.54	0.18	0.18, 0.90	1.00
Hunting season	0.81	0.41	0.00, 1.60	0.98
Dawn	-0.42	0.19	-0.80, -0.04	0.99
Dusk	-0.26	0.16	-0.58, 0.06	0.95
Night	-0.86	0.24	-1.35, -0.40	1.00
Herd size	0.06	0.06	-0.06, 0.19	0.84
Calf: cow ratio	-0.18	0.08	-0.34, -0.04	0.99
Human density	0.12	0.07	-0.02, 0.26	0.95
Wolf UD	-0.09	0.07	-0.24, 0.06	0.89
Mexican wolf w/ in 3 km	0.35	0.22	-0.08, 0.78	0.94
Mountain lion encounter risk	-0.20	0.07	-0.34, -0.06	1.00
Calf ratio $\times$ Calving season	-0.63	0.28	-1.18, -0.08	0.99
Calf ratio $\times$ Monsoon season	0.21	0.27	-0.33, 0.74	0.78
Calf ratio $\times$ Hunting season	0.16	0.41	-0.64, 0.98	0.65
Wolf UD $\times$ Wolf w/in 3 km	-0.63	0.23	-1.09, -0.18	1.00

Note: Propn represents the proportion of posterior draws which have the same sign as the mean (β). Model terms with 95% CrIs not overlapping zero are shown in bold.

Model reference categories: Season = winter; diel period = day; categorical Mexican wolf distance = no collared wolf was within 3 km in the prior 24h.

La probabilité qu'un individu effectue **plusieurs tâches** à la fois plutôt que d'être intensément vigilant dans un cas donné de vigilance a été prédite par des modèles relativement complexes. Le modèle le mieux classé représentait 48,3% du poids total et comprenait la saison, la période diurne, la taille du troupeau, le rapport faons/biches dans le troupeau, la densité humaine, une interaction entre la saison et le rapport faons/biches, une UD annuelle de la meute de loups, une variable binaire indiquant si un loup équipé d'un collier avait été localisé à moins de 3 km dans les 24 heures précédant l'observation, une interaction entre l'UD du loup et la variable de distance du loup, et le risque de rencontre avec un puma (Tableau 1 ; informations complémentaires S6 : Figure F3). La distance par rapport à une route non entretenue n'était pas informative et a été supprimée. Un autre modèle comprenait une proportion similaire de poids ($w = 0,28$) et incluait les mêmes termes, à l'exception de la distance des loups et du terme d'interaction entre la distance des loups et l'UD des loups. **D'après le modèle le mieux classé, les wapitis individuels étaient moins**

susceptibles d'effectuer plusieurs tâches à la fois dans les zones où ils étaient plus susceptibles de rencontrer des **pumas** (Tableau 2 ; Figure 6A).

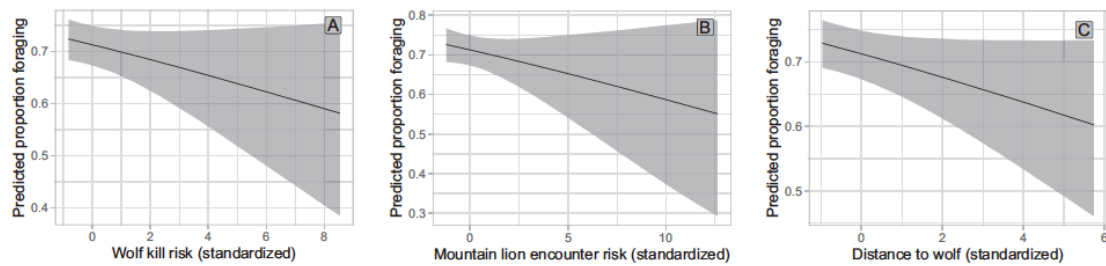


FIGURE 4. Effets de (A) du risque d'être tué par un loup du Mexique (modèle des zones à risque pour le loup du Mexique pondéré par la densité annuelle de la meute et la taille moyenne annuelle de la meute), (B) du risque de rencontre avec un puma (HSF non pondéré pour le puma) et (C) de la distance par rapport au loup du Mexique muni d'un collier le plus proche au cours des 24 heures précédant une observation sur la proportion prévue de temps passé par chaque wapiti à se nourrir lors d'une période d'alimentation dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique. Les intervalles de crédibilité à 95% sont indiqués en gris

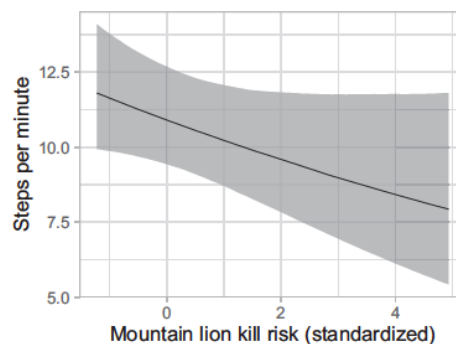


FIGURE 5. Effet du risque d'attaque par le puma (modèle des zones à risque pour les pumas pondéré par la densité de population saisonnière) sur le nombre prévu de pas effectués par minute par chaque wapiti lors de la recherche de nourriture dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique. Les intervalles de crédibilité à 95% sont indiqués en gris

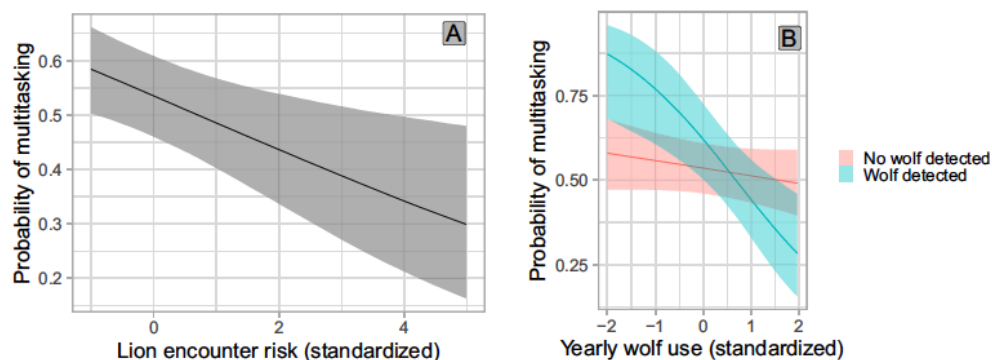


FIGURE 6. Effets (A) du risque de rencontre avec un puma (HSF du puma pondéré par la densité de population globale) et (B) de la densité de population annuelle du loup du Mexique sur la probabilité qu'un wapiti se livre à plusieurs activités simultanément dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique entre 2022 et 2023, sous réserve qu'un loup du Mexique muni d'un collier ait été détecté dans un rayon de 3 km au cours des 24 heures précédant une observation, avec des intervalles de crédibilité à 95%

Lorsqu'un loup équipé d'un collier était détecté à moins de 3 km au cours des 24 heures précédentes, l'utilisation annuelle des loups présentait une forte association négative avec la probabilité de multitâche et donc une forte association positive avec une vigilance intense (Figure 6B). Les individus étaient moins susceptibles d'effectuer plusieurs tâches à l'aube et la nuit qu'en journée, mais le crépuscule ne différait pas significativement de la journée (Tableau 2 ; informations complémentaires S6 : Figure F9 : A).

La probabilité de **multitâche** était plus élevée dans les zones à forte densité de population humaine et légèrement plus élevée dans les grands troupeaux (**Tableau 2** ; informations complémentaires S6 : Figure F9 : B, C). La probabilité de multitâche diminuait particulièrement lorsque le ratio faons/biches augmentait pendant la saison de mise bas, mais elle diminuait également en hiver (informations complémentaires S6 : Figure F10). Le ratio faons/biches n'avait aucun effet pendant la mousson et la saison de chasse.

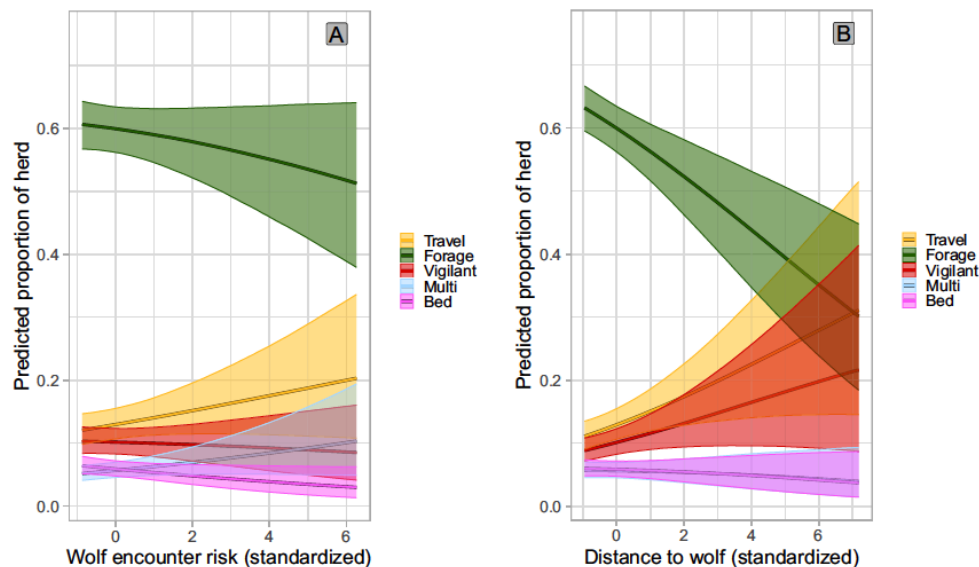


FIGURE 7. Effet (A) du risque de rencontre avec un loup du Mexique (HSF du loup du Mexique pondéré par la densité de meutes globale et la taille moyenne des meutes) et (B) de la distance par rapport au loup du Mexique muni d'un collier le plus proche au cours des 24 heures précédant une observation sur la proportion prévue d'un troupeau de wapitis engagés dans des activités de recherche de nourriture, de vigilance intense, la multitâche, le déplacement et le repos dans le centre-est de l'Arizona et le centre-ouest du Nouveau-Mexique entre 2022 et 2023, avec des intervalles de crédibilité à 95%. Les « autres » comportements ont été modélisés mais exclus des graphiques pour plus de clarté

4.4. Comportement du troupeau

Le modèle le mieux classé ($w = 0,62$) prédisant les proportions moyennes d'individus engagés dans la recherche de nourriture, la vigilance, le multitâche, le déplacement, les comportements de repos et d'autres comportements dans un troupeau comprenait la saison, la période diurne, la taille du troupeau, le rapport faons/biches, la distance par rapport à la route non entretenue la plus proche, le risque de rencontre avec un loup et la distance par rapport à l'emplacement du loup équipé d'un collier le plus proche au cours des 24 heures précédentes (**Tableau 1**). Un modèle concurrent ($w = 0,32$) était identique, mais n'incluait pas le risque de rencontre avec un loup. La densité humaine était généralement peu informative et nous avons supprimé ce terme, sauf lorsqu'il était inclus dans un terme d'interaction. Des probabilités plus élevées de rencontre avec un loup n'ont pas eu d'incidence sur la proportion d'individus se nourrissant, mais ont été associées à des proportions plus élevées d'individus effectuant plusieurs tâches à la fois et à des proportions plus faibles d'individus couchés, et le risque de rencontre avec un loup n'était pas significativement associé à la proportion d'individus vigilants (**Figure 7A**). Étonnamment, lorsqu'un loup équipé d'un collier se trouvait à proximité au cours des dernières 24 heures, une plus grande proportion d'individus était susceptible de se nourrir, tandis qu'une plus petite proportion était susceptible de se déplacer et d'être vigilante (**Figure 7B**). On prévoyait que moins d'individus du troupeau seraient en quête de nourriture pendant la saison de chasse par rapport à l'hiver, tandis qu'une

plus grande proportion serait vigilante pendant la saison de chasse par rapport à l'hiver (Informations complémentaires S6 : Figure F11 : A). **À l'aube**, la proportion prévue du troupeau en train de se nourrir était plus faible, tandis que la proportion prévue en déplacement était plus élevée par rapport à la journée, et une plus grande proportion était couchée la nuit par rapport à la journée (Informations complémentaires S6 : Figure F11 : B). **La proportion prévue de wapitis couchés augmentait avec la taille du troupeau et la proportion prévue d'individus vigilants augmentait avec le ratio faons/biches dans le troupeau** (Informations complémentaires S6 : Figure F11 : C, D). À des distances plus importantes des routes non entretenues, une plus petite proportion d'individus était prévue pour se nourrir, tandis qu'une plus grande proportion était prévue pour être vigilante et couchée (Informations complémentaires S6 : Figure F11 : E).

5.DISCUSSION

Dans cette étude, le comportement anti-prédateur et de recherche de nourriture des wapitis en phase active de recherche de nourriture était lié au risque de prédation. **Les wapitis présents dans des zones où le risque de rencontre avec des loups était élevé consacraient une plus grande partie de leurs sessions de recherche de nourriture à une vigilance intense et à des activités multiples, tout en réduisant le temps consacré à la recherche de nourriture.** Ces résultats corroborent les conclusions de Fortin, Boyce, Merrill et Fryxell (2004) ainsi que celles de Blanchard et Fritz (2007), qui suggèrent que les ongulés se nourrissant dans des conditions à haut risque ne parviennent pas à éliminer complètement le compromis entre la recherche de nourriture et la vigilance intense par le biais de la multitâche. Le risque de prédation par les loups du Mexique peut accroître le besoin d'une vigilance intense pour détecter les prédateurs à proximité et obliger les wapitis à faire des compromis sur le temps consacré à la recherche de nourriture pendant leurs sessions de recherche de nourriture. **Les wapitis peuvent alors compenser la réduction du temps de recherche de nourriture tout au long du cycle diurne en consacrant une partie de leur budget d'activité de repos à la recherche de nourriture** (Hamel et Côté 2008 ; Farley et al. 2024). Cette **réduction du temps** de recherche de nourriture pourrait expliquer la probabilité apparemment plus élevée de recherche de nourriture rapportée par Farley et al. (2024) en présence d'un risque accru lié aux loups du Mexique en milieu de journée, étude qui ne se concentrait pas uniquement sur les wapitis en phase de recherche active de nourriture. **De plus**, nous avons constaté qu'une proportion plus faible de troupeaux se reposait dans des zones présentant un risque plus élevé de rencontre avec des loups du Mexique, ce qui corrobore les conclusions rapportées par Farley et al. (2024). Bien que nous n'ayons pas observé de réduction correspondante de la proportion d'individus en quête de nourriture dans les troupeaux exposés à un risque accru lié aux loups, Bereton et al. (2022) ont démontré que la méthode d'échantillonnage continu que nous avons employée pour le comportement individuel produit moins de biais statistique que la méthode d'échantillonnage ponctuel que nous avons utilisée pour les troupeaux. Il est probable que l'échantillonnage instantané du comportement des wapitis au sein du troupeau ne fournisse pas un compte rendu complet ou précis de leur activité pendant une observation, et nous accordons donc plus d'importance aux résultats des modèles de comportement individuel. **Cependant**, bien que les espèces de prédateurs et le type de mesure du risque aient varié, les modèles les plus probants pour chaque mesure de recherche de nourriture et de réponse comportementale incluaient au moins une mesure du risque de prédation. Cette variation peut s'expliquer par les effets différents que les prédateurs chasseurs à la poursuite et à l'affût (c'est-à-dire les loups du Mexique et les pumas) ont sur les différents aspects du

comportement de recherche de nourriture des wapitis mesurés dans cette étude, **car le risque lié au puma, mais pas celui lié au loup, a affecté les cadences de déplacement lors de la recherche de nourriture, tandis que le risque lié au loup, plutôt que celui lié au puma, a affecté le comportement individuel et celui du troupeau.** De plus, nous avons constaté que les mesures de risque les plus performantes incluaient un modèle d'utilisation prédit multiplié par une distance d'utilisation (UD) et, pour les loups, par la taille de la meute. Cela concorde avec des travaux antérieurs postulant que la pondération des covariables de risque prédictive à la fois par la distribution spatiale et la densité des prédateurs est plus représentative du risque réel (Hebblewhite et Merrill 2007). **Cependant**, une incertitude subsistait entre les modèles les plus performants et, par conséquent, entre les variables de risque spécifiques. Seul le modèle de référence pour le comportement du troupeau représentait plus de 50% du poids cumulé du modèle, et le modèle de référence pour la proportion de recherche de nourriture ne représentait que 20% du poids total du modèle. **Cependant**, tous les modèles concurrents pour le multitâche ou le comportement grégaire incluaient des mesures du risque de prédation, tandis que les modèles concurrents pour la proportion de recherche de nourriture, le SPM et le comportement individuel, qui n'incluaient pas de mesure du risque, représentaient moins d'un quart de la pondération cumulative du modèle. Cela **suggère** que, bien qu'une incertitude subsiste parmi les variables de prédiction du risque de prédation, ce risque est probablement lié au comportement de recherche de nourriture des wapitis dans notre système.

Nos résultats **démontrent** en outre l'importance de distinguer les types de vigilance et d'évaluer plusieurs mesures et échelles du risque de prédation (Moll et al. 2017 ; Prugh et al. 2019), et impliquent que les wapitis de la MWEPA ont recours au **multitâche** pour réduire les coûts de la vigilance. L'effet de la détection annuelle du loup du Mexique sur la probabilité binaire de multitâche chez un wapiti individuel dépendait de la présence ou non d'un loup équipé d'un collier à moins de 3 km au cours des 24 heures précédant l'observation. Notre étude apporte un soutien supplémentaire à l'utilisation de la présence de prédateurs au cours des dernières 24 heures comme indicateur du risque à court terme (Christianson et Creel 2008 ; Valeix et al. 2009 ; Périquet et al. 2012), bien que la fiabilité de notre indicateur soit limitée par la présence de loups non équipés de colliers et d'autres prédateurs (par exemple, des pumas, des coyotes et des ours dans le paysage) ainsi que par un taux de localisation limité des colliers des loups du Mexique. Bien que le modèle de multitâche ne tienne pas compte d'un compromis entre la vigilance et le temps consacré à la recherche de nourriture, les niveaux les plus élevés de vigilance intense devaient se produire lorsque le risque à long terme et à court terme lié aux loups du Mexique était le plus élevé. **Cela ne corrobore pas les prédictions de l'hypothèse de répartition du risque de prédation, mais soutient plutôt l'hypothèse des lieux/moments à risque** (Lima et Dill 1990). Bien qu'aucune autre étude dont nous ayons connaissance n'ait examiné le compromis que nous avons observé entre le multitâche et la vigilance intense en réponse à une interaction entre les risques de prédation à court et à long terme, de nombreuses études ont montré que les ongulés se nourrissant dans des conditions de risque élevé à long terme n'augmentent leur vigilance que lorsqu'un prédateur se trouve à proximité immédiate, probablement pour limiter les coûts liés à la réduction de la recherche de nourriture (Dröge et al. 2017 ; Eccard et al. 2017). Ces études n'ont toutefois pas fait la distinction entre le multitâche et la vigilance intense. D'autres études sur les effets du risque de prédation sur les ongulés en quête de nourriture ont différencié ces types de vigilance, mais ont pris en compte soit le risque à long terme (Yiu et al. 2021),

soit le risque à court terme uniquement (Périquet et al. 2012). Les wapitis exposés à un risque de prédation par les loups plus faible peuvent également se nourrir en dessous d'un seuil de risque suffisamment bas pour ne pas être contraints de faire preuve d'une vigilance intense aux moments à risque. Il a également été démontré que les wapitis de la MWEPA réduisent le risque grâce à une séparation spatio-temporelle (Thompson et al. 2025), ce qui peut influencer le compromis entre la recherche de nourriture et la vigilance aux moments à risque.

Nos modèles prédisaient que les wapitis réduisent le multitâche et la recherche de nourriture, mais peuvent augmenter leur vigilance intense en cas de risque accru lié aux pumas, et peuvent réduire leur cadence de déplacement là où ils sont plus susceptibles d'être tués par des pumas (bien que les intervalles de crédibilité à 95% pour l'effet du risque lié aux pumas sur la proportion de recherche de nourriture et le SPM chevauchent le zéro de 10% et 5% respectivement). Alors que nous avons initialement émis l'hypothèse que les vitesses de déplacement seraient plus élevées dans les zones à haut risque, car il a été démontré que les wapitis augmentent leurs déplacements en cas de risque de prédation élevé (Proffitt et al. 2009), nos résultats n'ont pas confirmé cette hypothèse. Le temps de vigilance étant inclus dans les calculs de la cadence de déplacement, le temps passé à être vigilant a probablement réduit la cadence globale en situation de risque accru. Étant donné qu'une cadence de déplacement réduite peut être associée à une meilleure qualité de fourrage (Owen-Smith 1979), la relation entre le risque de prédation par le puma et la cadence de déplacement pourrait être liée aux caractéristiques de l'habitat (distances plus courtes par rapport aux routes, sentiers, lisières de forêt et plans d'eau) et aux conditions de fourrage associées incluses dans le modèle de risque de prédation. Cela corrobore les conclusions de Paterson et al. (2022), qui ont mis en évidence une association entre un fourrage de haute qualité et le risque lié au puma, mais pas au loup.

Les wapitis peuvent également **réduire** leur cadence de pas en réponse à la stratégie de traque des pumas et à la détectabilité réduite des prédateurs dans un couvert visuel obstrué, car une augmentation des mouvements pourrait accroître leur exposition aux prédateurs (Bassing et al. 2024). La taille de notre échantillon pour les observations dans les zones présentant le risque le plus élevé lié aux pumas était également probablement limitée en raison de la difficulté d'observer les wapitis dans une végétation dense et obstruante. Kohl et al. (2019) ont constaté que les wapitis de l'écosystème du Grand Yellowstone évitaient à la fois les loups et les pumas sur le plan spatio-temporel, car ces prédateurs occupaient des domaines de chasse spatiaux et diurnes distincts.

De même, des recherches menées dans l'État de Washington ont rapporté que les wapitis choisissaient des habitats afin de minimiser le risque de prédation par les pumas la nuit et par les loups pendant la journée (Ganz et al. 2024). Bien que nos résultats **soutiennent** la théorie selon laquelle les wapitis réagissent probablement au risque spatial lié à la fois aux loups et aux pumas, une étude future intégrant une mesure temporelle à petite échelle de la présence des pumas pourrait aider à expliquer comment les wapitis modifient leur comportement de recherche de nourriture en réponse au risque temporel lié à ces deux prédateurs. **De plus**, comme les données ne concernaient que les pumas équipés d'un collier au Nouveau-Mexique et non en Arizona, les mesures de risque pondérées par les UD pour les pumas étaient probablement moins précises pour les wapitis observés en Arizona.

Nous avons également trouvé des preuves de variations saisonnières et diurnes dans le comportement alimentaire des wapitis, ainsi que des preuves solides d'effets interactifs entre la saison, la taille du troupeau et la composition du troupeau. L'augmentation observée de l'alimentation et la réduction de la vigilance intense et du multitâche chez les individus des grands troupeaux pendant la saison de mise bas sont probablement dues à la sécurité relative offerte par les grands groupes pendant cette période à risque. Les jeunes faons sont plus vulnérables à la prédation par les loups et les pumas, ainsi qu'à toute une série d'autres prédateurs qui ne représentent qu'un faible risque le reste de l'année, tels que les coyotes, les lynx roux et les ours noirs. Les troupeaux plus importants peuvent offrir une sécurité grâce à la dilution du risque ou à l'effet « de nombreux yeux », en augmentant la probabilité de détection des prédateurs, ce qui permet aux femelles allaitantes de réduire leur temps de vigilance et d'augmenter leur consommation de fourrage. Cependant, une étude sur la vigilance et le temps de recherche de nourriture des femelles wapitis pendant la saison de mise bas dans le parc national de Yellowstone a rapporté que les biches avec des faons augmentaient leur temps de recherche de nourriture mais ne réduisaient pas leur vigilance dans les grands troupeaux, contrairement aux biches sans faons (Childress et Lung 2003). Comme nous n'avons pas observé d'individus marqués ni identifié les mères, il est possible que cette disparité soit due à des différences non détectées dans les niveaux de vigilance entre les wapitis avec et sans petits dans notre étude. Farley (2022) a constaté une augmentation de la vigilance chez les femelles wapitis avec petits en réponse au risque lié aux loups, mais aucune différence de comportement individuel au sein de troupeaux de tailles différentes. La MWEPA favorise une diversité de prédateurs, et les grands troupeaux permettent probablement d'augmenter le temps consacré à la recherche de nourriture sans compromettre la protection des faons vulnérables.

En hiver, l'effet de la taille du troupeau sur le temps consacré à la recherche de nourriture était négatif, probablement en raison de la compétition intraspécifique, car le temps passé à se déplacer augmentait également, ce qui indique que les wapitis des grands troupeaux doivent se déplacer davantage pendant la recherche de nourriture pour obtenir des ressources suffisantes lorsque les conditions de pâturage sont mauvaises. La réduction du risque associée aux grands troupeaux pendant la saison de mise bas peut se transformer en concurrence pendant une période de pénurie de ressources (Blanchard et Fritz 2008).

La variation saisonnière des effets de la taille du troupeau observée dans notre étude pourrait expliquer les effets contradictoires documentés dans la littérature. Certaines études ont rapporté une diminution de la vigilance dans les grands troupeaux (Creel et al. 2008), d'autres une diminution du temps consacré à la recherche de nourriture (Focardi et Pecchioli 2005 ; Pecorella et al. 2019), et certaines n'ont constaté aucun effet de la taille du groupe sur la vigilance ou le temps de recherche de nourriture (Laundre et al. 2001), ou ont montré que la densité du troupeau influençait la vigilance alors que la taille du troupeau n'avait pas d'effet (Smith et Cain III 2009). Cependant, ces études n'ont pas testé l'interaction entre la saison et la taille du troupeau.

L'influence de la taille du troupeau sur la recherche de nourriture et la vigilance des ongulés semble dépendre des conditions de pâturage et de l'état reproductif, et ces **variables confusionnelles** doivent être prises en compte lors de l'étude des effets de la taille du groupe.

Les différences saisonnières dans le comportement anti-prédateur des wapitis dans la MWEPA peuvent également expliquer l'effet apparemment paradoxal de la proximité à court terme du loup du Mexique sur le comportement du troupeau et le FIR.

Contrairement à nos hypothèses, selon lesquelles nous avions prédit que les wapitis réduiraient leur recherche de nourriture et augmenteraient leur vigilance lorsqu'un loup s'était approché au cours des 24 heures précédentes, les wapitis individuels passaient plus de temps à chercher de la nourriture, une plus grande proportion du troupeau était en quête de nourriture, et une plus petite proportion du troupeau se déplaçait ou était vigilante à mesure que la distance par rapport au loup colleté le plus proche diminuait. Liley et Creel et al. (2008) ont constaté que les wapitis du parc national de Yellowstone augmentaient leur vigilance lorsqu'une meute de loups se trouvait à moins de 3 km, ce qui semble **contredire** nos résultats. **Cependant**, cette étude a également révélé que les wapitis réduisaient leur vigilance en présence de loups si une proie récemment tuée était également détectée. Nos résultats peuvent différer en raison des intervalles de localisation de 13 heures de la plupart des colliers des loups Mexicains et de notre utilisation de la fenêtre des 24 heures précédentes pour les distances des loups équipés d'un collier, alors que Liley et Creel et al. (2008) déterminaient si les loups étaient présents au moment même des observations. **Une analyse a posteriori de nos données a révélé que la distance moyenne entre les wapitis observés et le loup collier le plus proche était la plus grande pendant la saison de mise bas par rapport à toutes les autres saisons** (Olson 2024). Ces différences pourraient indiquer que l'association entre la distance des loups et le comportement des wapitis dans la MWEPA pourrait varier selon les saisons. Thompson et al. (2025) ont constaté que les wapitis femelles n'évitaient pas les zones présentant un risque élevé de prédation par les loups Mexicains au sein de leur domaine vital pendant toutes les périodes diurnes du printemps, ce qui suggère que les wapitis pourraient tolérer un risque plus élevé à l'échelle du paysage au sein de leur domaine vital, car ils sont exposés à un risque temporel moindre (c'est-à-dire à des distances plus grandes par rapport aux loups) pendant cette saison. Il est possible que les femelles wapitis se soient éloignées davantage du risque lié aux loups pendant la saison de mise bas, car il a été rapporté que les femelles wapitis accompagnées de leurs petits évitent le risque de prédation à l'échelle de leur domaine vital pendant la saison de mise bas lorsqu'il n'y a pas de compromis associé en termes de disponibilité de nourriture (Berg et al. 2021). Bien qu'il n'existe pas de preuves solides de ces changements de domaine vital chez les femelles wapitis pendant la saison de mise bas dans la MWEPA, l'augmentation des distances entre les wapitis observés et les loups Mexicains pendant la saison de mise bas, documentée par notre étude, justifie des recherches supplémentaires sur la sélection des zones de mise bas par les femelles en période de mise bas en fonction du risque lié aux loups Mexicains.

Bien qu'une interaction diurne avec le risque de prédation n'ait été incluse dans aucun modèle final en raison de ses mauvais résultats lors de l'analyse préliminaire, le comportement des wapitis différait selon les périodes diurnes. Peu d'études ont examiné la vigilance et le comportement alimentaire des wapitis la nuit à l'aide d'observations directes, malgré le risque créé par les prédateurs nocturnes (mais voir Roberts et al. 2017). **Notre étude a révélé que la probabilité de multitâche et les vitesses de déplacement prévues étaient toutes deux les plus faibles la nuit**. Comme le suggèrent Blanchard et Fritz (2007), les ongulés pourraient cesser la multitâche pour atténuer le bruit généré par la mastication ; **ainsi**, la nécessité d'une

détection auditive accrue des prédateurs la nuit pourrait expliquer la forte réduction de la multitâche.

Bien que peu d'études aient examiné les capacités de vision nocturne des wapitis, les pics d'activité documentés par Thompson et al. (2025) indiquent que les wapitis de cette zone d'étude sont crépusculaires, ce qui concorde avec d'autres populations de wapitis qui concentrent leur activité de recherche de nourriture à l'aube et au crépuscule (Green et Bear 1990 ; Roberts et al. 2017). Des études sur la vision des couleurs et la structure oculaire chez le cerf de Virginie, adapté à la vie crépusculaire, ont montré que ces ongulés pourraient avoir une capacité limitée à distinguer la lumière à longue longueur d'onde la nuit (VerCauteren et Pips 2003) et ne possèdent qu'un rapport modéré entre l'épaisseur du cristallin et la taille de l'œil, paramètres généralement corrélés à la capacité de vision nocturne (D'Angelo et al. 2008). Une capacité réduite à détecter visuellement les prédateurs la nuit, lorsque les loups et les pumas intensifient leur activité dans cette zone d'étude, pourrait donc obliger les wapitis à cesser de s'alimenter pour rester vigilants et surveiller plus efficacement leur environnement à la recherche de menaces à l'aide de leurs multiples sens. La détection pourrait également être affectée par la lumière ambiante nocturne, qui est liée aux phases lunaires et à la pollution lumineuse, comme le montrent Palmer et al. (2017) et Barrientos et al. (2023), et mérite des recherches supplémentaires.

Nous avons trouvé des indices d'un effet de refuge humain sur les wapitis en quête de nourriture dans l'ensemble, mais d'un effet de risque potentiel pendant la saison de chasse. Les wapitis étaient plus enclins à effectuer plusieurs tâches simultanément dans les zones à forte densité de population humaine en toutes saisons, ce qui pourrait indiquer qu'ils perçoivent un risque moins intense dans ces zones. Nous avons également principalement observé les wapitis depuis les routes, ce qui a pu biaiser nos données en faveur des wapitis habitués à la présence humaine. **Cependant**, pendant la saison de chasse, les individus passaient moins de temps à se nourrir, quelle que soit la taille du troupeau, et les troupeaux réduisaient leur recherche de nourriture tout en augmentant leur vigilance. Les proies peuvent utiliser la présence humaine comme un tampon contre les prédateurs qui évitent les humains (Hebblewhite, White, et al. 2005 ; Shannon et al. 2014 ; Ganz et al. 2024), tandis qu'il a été démontré que le **risque de prédation** intense et prévisible créé par les saisons de chasse suscite de fortes réactions comportementales chez les proies (Proffitt et al. 2009). Une telle réaction a été observée dans notre étude, où les wapitis s'enfuyaient rapidement lorsque des observateurs s'approchaient pendant les saisons de chasse, ce qui a entraîné de petits échantillons en automne. La plupart des observations automnales ont eu lieu de nuit, lorsque les wapitis étaient moins susceptibles de fuir les observateurs. Cela nous a empêchés d'évaluer les interactions entre l'activité humaine et la saison, et nous n'avons pas pu distinguer l'influence du risque lié à la chasse humaine et des réactions comportementales associées. Des travaux futurs ciblant le comportement des wapitis pendant la saison de chasse uniquement et intégrant des mesures plus détaillées de l'activité des chasseurs pourraient clarifier les mécanismes à l'origine des différences de comportement que nous avons observées. L'augmentation de la recherche de nourriture chez les troupeaux et les individus situés à proximité de routes non entretenues pourrait être moins liée à la présence humaine et davantage associée aux conditions de pâturage près de ces routes, car celles-ci se caractérisent par une faible fréquentation humaine. **De plus**, comme nous avons

principalement observé les wapitis depuis des routes dans notre étude, un biais a pu être introduit concernant l'effet des routes sur le comportement des wapitis.

Notre étude permet de mieux comprendre les mécanismes qui régissent le comportement de recherche de nourriture des wapitis dans la MWEPA, en documentant une réduction de la recherche de nourriture individuelle face à un risque accru lié aux loups, accompagnée d'une vigilance accrue pendant les périodes de recherche de nourriture. Cela pourrait être compensé par un échange entre le temps de repos et le temps de recherche de nourriture dans le budget d'activité quotidien (Farley et al. 2024), ainsi que par la recherche de nourriture dans des zones de meilleure qualité mais à haut risque, à des moments où le risque est faible (Thompson et al. 2025). **Nous fournissons également des preuves des impacts du risque lié aux pumas sur le comportement alimentaire des wapitis dans l'aire de rétablissement des loups Mexicains.**

Contrairement aux loups Mexicains, les pumas n'ont jamais été éradiqués de la région et leur influence sur l'écosystème ne peut être négligée, car ils sont responsables d'une part importante de la mortalité des wapitis dans la MWEPA (Smith et al. 2023 ; Martinez 2024). Les **effets combinés** du risque spatial à long terme lié aux loups et de la proximité à court terme des loups sur le comportement anti-prédateur documentés dans cette étude suggèrent également que les wapitis de ce système sont capables de réagir de manière dynamique au risque en modifiant leur vigilance et leur recherche de nourriture. Cela corrobore les données antérieures selon lesquelles les wapitis de la MWEPA modifient leur utilisation des zones présentant un risque accru lié au loup Mexicain en fonction de multiples échelles de risque temporel, ce qui pourrait atténuer leur tendance à éviter les habitats de haute qualité mais à haut risque (Thompson et al. 2025).

À mesure que la population de loups du Mexique continue de croître, il restera crucial de comprendre comment cette sous-espèce affecte les populations de wapitis de manière **directe** et **indirecte**. Les loups du Mexique, les pumas et les humains semblent tous influencer le comportement des wapitis dans le sud-ouest des États-Unis, et ces différences de comportement pourraient affecter l'état nutritionnel, en particulier dans les zones présentant le risque combiné le plus élevé lié à ces prédateurs. **Cependant**, notre étude s'est limitée aux effets comportementaux immédiats et n'a pas examiné les relations entre ces différences comportementales et la nutrition. Des recherches futures sur un lien potentiel entre ces effets non consommatoires sur le comportement des proies et les effets subséquents sur la condition physique individuelle et, en fin de compte, sur la dynamique des populations sont nécessaires pour mieux comprendre les conséquences du risque de prédation pour les wapitis dans la MWEPA. Des études sur l'influence du risque de prédation sur les hormones de stress, l'état nutritionnel individuel et les taux de recrutement des faons pourraient fournir un meilleur aperçu des effets physiques et démographiques du risque non léthal (Creel et al. 2007 ; Christianson et Creel 2010). L'intégration des connaissances sur les effets des loups et des prédateurs concurrents sur le comportement des wapitis, l'utilisation de l'habitat et la démographie, ainsi que la compréhension de la manière dont le risque lié à ces prédateurs est influencé par le risque humain, permettraient de prendre des décisions de gestion plus éclairées.

International, Vortex Optics, OnX Maps, and T&E Inc. We thank the United States Fish and Wildlife Service (USFS) Unit for logistical support, and NMDGF, USFWS, White Mountain Apache Tribe, and the Mexican Wolf Interagency Field Team for providing data on Mexican wolves and mountain lions that were used to model predation risk metrics. R. Langley, S. Williams, T. Zaffarano, C. Gehrt, O. Duvuvuel, J. Pitman, M. Forsyth, D. Wilckens, P. Alcumbrac, L. Vanlandingham, E. Rubin, A. Munig, J. Heffelfinger, J. Avey, and R. Logan provided conceptual, logistical, and field assistance; F. Gebreselassie provided assistance with data analysis and A. Evans developed the original Survey 123 form that was modified for this study. Lastly, we give a huge thank you to all the technicians and volunteers who collected the data for this study including E. Roach, S. Norland, D. Gordon, J. Alder, W. Grooms, K. Cotten, G. Ortiz, S. Daman, L. Begeman, A. Mortensen, and K. Pfaff, and the Doris Duke Conservation Scholars Program which funded interns J. Hoffman, H. Henry, and A. Rojas to join our field team. All animal capture and handling procedures were approved by the New Mexico State University Institutional Animal Care and Use Committee (IACUC protocols 2018-019 and 2021-012). Any use of trade, firm, or product names is for descriptive purposes only and does not imply endorsement by the U.S. Government.

Conflicts of Interest

The authors declare no conflicts of interest.

Data Availability Statement

Data are not uploaded as [Supporting Information](#) but will be available here as soon as USGS approves the data release: <https://doi.org/10.5061/dryad.0000000hx>.

References

- Altendorf, K. B., and J. W. Laundre. 2001. "Assessing Effects of Predation Risk on Foraging Behavior of Mule Deer." *Journal of Mammalogy* 82: 430–439.
- Altmann, J. 1974. "Observational Study of Behavior: Sampling Methods." *Behaviour* 49: 227–267.
- Barrientos, R., W. Vickers, T. Longcore, et al. 2023. "Nearby Night Lighting, Rather Than Sky Glow, Is Associated With Habitat Selection by a Top Predator in Human-Dominated Landscapes." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 378: 20220370.
- Basille, M., D. Fortin, C. Dussault, G. Bastille-Rousseau, J.-P. Ouellet, and R. Courtois. 2015. "Plastic Response of Fearful Prey to the Spatiotemporal Dynamics of Predator Distribution." *Ecology* 96: 2622–2631.
- Bassing, S. B., L. Satterfield, T. R. Ganz, et al. 2024. "Predator–Prey Space Use and Landscape Features Influence Movement Behaviors in a Large-Mammal Community." *Ecology* 105: e4448.
- Belser, P., D. Choate, and R. H. Barrett. 1995. "Movement Patterns of Mountain Lions During Different Behaviors." *Journal of Mammalogy* 76: 1056–1070.
- Berg, J. E., J. Reimer, P. Smolko, H. Bohm, M. Hebblewhite, and E. H. Merrill. 2021. "Mothers' Movements: Shifts in Calving Area Selection by Partially Migratory Elk." *Journal of Wildlife Management* 85: 1476–1489.
- Blanchard, P., and H. Fritz. 2007. "Induced or Routine Vigilance While Foraging." *Oikos* 116: 1603–1608.
- Blanchard, P., and H. Fritz. 2008. "Seasonal Variation in Rumination Parameters of Free-Ranging Impalas *Aepyceros Melampus*." *Wildlife Biology* 14: 372–378.
- BLM. 2021. "BLM Natl GTLF Public Motorized Roads." Bureau of Land Management Geospatial Business Platform.

Boone, R. B., S. J. Thirgood, and J. G. C. Hopcraft. 2006. "Serengeti Wildebeest Migratory Patterns Modeled From Rainfall and New Vegetation Growth." *Ecology* 87: 1987–1994.

Bøving, P. S., and E. Post. 1997. "Vigilance and Foraging Behaviour of Female Caribou in Relation to Predation Risk." *Rangifer* 17: 55–63.

Boyle, S. T. 2025. "Elk Demographics in the Southwestern United States With a Recovering Mexican Wolf Population." Dissertation, New Mexico State University Las Cruces.

Brereton, J. E., J. Tuke, and E. J. Fernandez. 2022. "A Simulated Comparison of Behavioural Observation Sampling Methods." *Scientific Reports* 12: 3096.

Brice, E. M., E. J. Larsen, D. R. Stahler, and D. R. MacNulty. 2025. "The Primacy of Density-Mediated Indirect Effects in a Community of Wolves, Elk, and Aspen." *Ecological Monographs* 95: e1627.

Brown, J. S., J. W. Laundré, and M. Gurung. 1999. "The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions." *Journal of Mammalogy* 80: 385–399.

Bukovinszky, T., E. H. Poelman, R. Gols, et al. 2009. "Consequences of Constitutive and Induced Variation in Plant Nutritional Quality for Immune Defence of a Herbivore Against Parasitism." *Oecologia* 160: 299–308.

Burger, J., C. Safina, and M. Gochfeld. 2000. "Factors Affecting Vigilance in Springbok: Importance of Vegetative Cover, Location in Herd, and Herd Size." *Acta Ethologica* 2: 97–104.

Burkner, P.-C. 2017. "Brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan." *Journal of Statistical Software* 80: 1–28.

Cain, J. W., III, J. H. Kay, S. G. Liley, and J. V. Gedir. 2024. "Mule Deer (*Odocoileus hemionus*) Resource Selection: Trade-Offs Between Forage and Predation Risk." *Frontiers in Ecology and Evolution* 12: 1121439.

Childress, M. J., and M. A. Lung. 2003. "Predation Risk, Gender and the Group Size Effect: Does Elk Vigilance Depend Upon the Behaviour of Conspecifics?" *Animal Behaviour* 66: 389–398.

Christianson, D., and S. Creel. 2008. "Risk Effects in Elk: Sex-Specific Responses in Grazing and Browsing due to Predation Risk From Wolves." *Behavioral Ecology* 19: 1258–1266.

Christianson, D., and S. Creel. 2010. "A Nutritionally Mediated Risk Effect of Wolves on Elk." *Ecology* 91: 1184–1191.

Cook, J. G., B. K. Johnson, R. C. Cook, et al. 2004. "Effects of Summer–Autumn Nutrition and Parturition Date on Reproduction and Survival of Elk." *Wildlife Monographs* 155: 1–61.

Creach, T. G., C. W. Epps, R. J. Monello, and J. D. Wehausen. 2016. "Predicting Diet Quality and Genetic Diversity of a Desert-Adapted Ungulate With NDVI." *Journal of Arid Environments* 127: 160–170.

Creel, S., D. Christianson, S. Liley, and J. A. Winnie. 2007. "Predation Risk Affects Reproductive Physiology and Demography of Elk." *Science* 315: 960.

Creel, S., and J. A. Winnie. 2005. "Responses of Elk Herd Size to Fine-Scale Spatial and Temporal Variation in the Risk of Predation by Wolves." *Animal Behaviour* 69: 1181–1189.

Creel, S., J. A. Winnie, D. Christianson, and S. Liley. 2008. "Time and Space in General Models of Antipredator Response: Tests With Wolves and Elk." *Animal Behaviour* 76: 1139–1146.

Dalmau, A., A. Ferret, and X. Manteca. 2010. "Vigilance Behavior of Pyrenean Chamois *Rupicapra Pyrenaica* Pyrenaica: Effect of Sex and Position in the Herd." *Current Zoology* 56: 232–237.

D'Angelo, G. J., A. Glasser, M. Wendt, et al. 2008. "Visual Specialization of an Herbivore Prey Species, the White-Tailed Deer." *Canadian Journal of Zoology* 86: 735–743.

- Déry, F., S. Hamel, and S. D. Côté. 2024. "Linking Proximate Drivers and Fitness Returns of Vigilance in a Large Ungulate." *Oikos* 2025: e10879.
- Didan, K. 2023. "MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid." NASA EOSDIS Land Processes Distributed Active Archive Center. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD13Q1.061>.
- Douma, J. C., and J. T. Weedon. 2019. "Analysing Continuous Proportions in Ecology and Evolution: A Practical Introduction to Beta and Dirichlet Regression." *Methods in Ecology and Evolution* 10: 1412–1430.
- Dröge, E., S. Creel, M. S. Becker, and J. M'soka. 2017. "Risky Times and Risky Places Interact to Affect Prey Behavior." *Nature Ecology & Evolution* 1: 1123–1128.
- Dwinnell, S. P. H., H. Sawyer, J. E. Randall, et al. 2019. "Where to Forage When Afraid: Does Perceived Risk Impair Use of the Foodscape?" *Ecological Applications* 29: e01972.
- Eacker, D. R., M. Hebblewhite, K. M. Proffitt, B. S. Jimenez, M. S. Mitchell, and H. S. Robinson. 2016. "Annual Elk Calf Survival in a Multiple Carnivore System: Elk Calf Survival in a Multiple Carnivore System." *Journal of Wildlife Management* 80: 1345–1359.
- Eccard, J. A., J. K. Meißner, and M. Heurich. 2017. "European Roe Deer Increase Vigilance When Faced With Immediate Predation Risk by Eurasian Lynx." *Ethology* 123: 30–40.
- Emlen, J. M. 1966. "The Role of Time and Energy in Food Preference." *American Naturalist* 100: 611–617.
- Farley, Z. J. 2022. "Influence of Mexican Gray Wolves on Elk Behavior in Relation to Maternal Constraints, Multitasking, and Predation Risk." M.S. Thesis. New Mexico State University, Las Cruces.
- Farley, Z. J., C. J. Thompson, S. T. Boyle, N. M. Tatman, and J. W. Cain. 2024. "Behavioral Trade-Offs and Multitasking by Elk in Relation to Predation Risk From Mexican Gray Wolves." *Ecology and Evolution* 14: e11383.
- Fillon, A., A. Eriksson, F. Jorge, C. N. Niebuhr, and R. Poulin. 2020. "Large-Scale Disease Patterns Explained by Climatic Seasonality and Host Traits." *Oecologia* 194: 723–733.
- Focardi, S., and E. Pecchioli. 2005. "Social Cohesion and Foraging Decrease With Group Size in Fallow Deer (*Dama dama*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 84–91.
- Fortin, D., M. S. Boyce, E. H. Merrill, and J. M. Fryxell. 2004. "Foraging Costs of Vigilance in Large Mammalian Herbivores." *Oikos* 107: 172–180.
- Fortin, D., M. S. Boyce, and E. H. Merrill. 2004. "Multi-Tasking by Mammalian Herbivores: Overlapping Processes During Foraging." *Ecology* 85: 2312–2322.
- Fuller, T. K., and B. A. Sampson. 1988. "Evaluation of a Simulated Howling Survey for Wolves." *Journal of Wildlife Management* 52: 60.
- Ganz, T. R., M. T. DeVivo, A. J. Wirsing, et al. 2024. "Cougars, Wolves, and Humans Drive a Dynamic Landscape of Fear for Elk." *Ecology* 105: e4255.
- Gelman, A., and K. Shirley. 2011. "Inference From Simulations and Monitoring Convergence." In *Handbook of Markov Chain Monte Carlo*, 1st ed., 162–174. Chapman and Hall/CRC.
- Green, R. A., and G. D. Bear. 1990. "Seasonal Cycles and Daily Activity Patterns of Rocky Mountain Elk." *Journal of Wildlife Management* 54: 272.
- Hamel, S., and S. D. Côté. 2008. "Trade-Offs in Activity Budget in an Alpine Ungulate: Contrasting Lactating and Nonlactating Females." *Animal Behaviour* 75: 217–227.
- Harrington, F. H., and L. D. Mech. 1979. "Wolf Howling and Its Role in Territory Maintenance." *Behaviour* 68: 207–249.
- Hebblewhite, M., E. H. Merrill, and T. L. McDonald. 2005. "Spatial Decomposition of Predation Risk Using Resource Selection Functions: An Example in a Wolf-Elk Predator–Prey System." *Oikos* 111: 101–111.
- Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2007. "Multiscale Wolf Predation Risk for Elk: Does Migration Reduce Risk?" *Oecologia* 152: 377–387.
- Hebblewhite, M., C. A. White, C. G. Nietvelt, et al. 2005. "Human Activity Mediates a Trophic Cascade Caused by Wolves." *Ecology* 86: 2135–2144.
- Hijmans, R. J. 2023. "terra: Spatial Data Analysis." R Package Version 1.7.41.
- Johnston, R., K. Jones, and D. Manley. 2018. "Confounding and Collinearity in Regression Analysis: A Cautionary Tale and an Alternative Procedure, Illustrated by Studies of British Voting Behaviour." *Quality and Quantity* 52: 1957–1976.
- Kauffman, M. J., N. Varley, D. W. Smith, D. R. Stahler, D. R. MacNulty, and M. S. Boyce. 2007. "Landscape Heterogeneity Shapes Predation in a Newly Restored Predator–Prey System." *Ecology Letters* 10: 690–700.
- Kohl, M. T., T. K. Ruth, M. C. Metz, et al. 2019. "Do Prey Select for Vacant Hunting Domains to Minimize a Multi-Predator Threat?" *Ecology Letters* 22: 1724–1733.
- Kohl, M. T., D. R. Stahler, M. C. Metz, et al. 2018. "Diel Predator Activity Drives a Dynamic Landscape of Fear." *Ecological Monographs* 88: 638–652.
- Lassiter, E. V., M. Asher, G. Christie, et al. 2021. "Northern Bobwhite Occupancy Patterns on Multiple Spatial Scales Across Arkansas." *Journal of Fish and Wildlife Management* 12: 502–512.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and K. B. Altendorf. 2001. "Wolves, Elk, and Bison: Reestablishing the 'Landscape of Fear' in Yellowstone National Park, USA." *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401–1409.
- Liley, S., and S. Creel. 2008. "What Best Explains Vigilance in Elk: Characteristics of Prey, Predators, or the Environment?" *Behavioral Ecology* 19: 245–254.
- Lima, S. L., and P. A. Bednekoff. 1999. "Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis." *American Naturalist* 153: 649–659.
- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. "Behavioral Decisions Made Under the Risk of Predation: A Review and Prospectus." *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640.
- Lima, S. L. 1998. "Nonlethal Effects in the Ecology of Predator–Prey Interactions." *Bioscience* 48: 25–34.
- MacArthur, R., and E. Pianka. 1966. "On Optimal Use of a Patchy Environment." *American Naturalist* 100: 603–609.
- Martinez, S. I. 2024. "Kill Rates and Prey Composition of Mexican Gray Wolves (*Canis lupus baileyi*) and Cougars (*Puma concolor*) in the Southwest." M.S. Thesis. New Mexico State University, Las Cruces.
- Moll, R. J., K. M. Redilla, T. Mudumba, et al. 2017. "The Many Faces of Fear: A Synthesis of the Methodological Variation in Characterizing Predation Risk." *Journal of Animal Ecology* 86: 749–765.
- Olson, J. E. 2024. "Spatial and Temporal Risk From a Reintroduced Predator Influences Elk Foraging Behavior." M.S. Thesis. New Mexico State University, Las Cruces.
- Owen-Smith, N. 1979. "Assessing the Foraging Efficiency of a Large Herbivore, The Kudu." *South African Journal of Wildlife Research* 9: 102–110.
- Palmer, M. S., J. Fleberg, A. Swanson, M. Kosmala, and C. Packer. 2017. "A 'Dynamic' Landscape of Fear: Prey Responses to Spatiotemporal Variations in Predation Risk Across the Lunar Cycle." *Ecology Letters* 20: 1364–1373.

- Palmer, M. S., C. Portales-Reyes, C. Potter, L. D. Mech, and F. Isbell. 2021. "Behaviorally-Mediated Trophic Cascade Attenuated by Prey Use of Risky Places at Safe Times." *Oecologia* 195: 235–248.
- Paquet, P. C. 1992. "Prey Use Strategies of Sympatric Wolves and Coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba." *Journal of Mammalogy* 73: 337–343.
- Parsons, D. R. 1998. "'Green Fire' Returns to the Southwest: Reintroduction of the Mexican Wolf." *Wildlife Society Bulletin* 26: 799–807.
- Paterson, J. T., K. M. Proffitt, N. J. DeCesare, J. A. Gude, and M. Hebblewhite. 2022. "Evaluating the Summer Landscapes of Predation Risk and Forage Quality for Elk (*Cervus Canadensis*).*" Ecology and Evolution* 12: 1–18.
- Pecorella, I., N. Fattorini, E. Macchi, and F. Ferretti. 2019. "Sex/Age Differences in Foraging, Vigilance and Alertness in a Social Herbivore." *Acta Ethologica* 22: 1–8.
- Périnet, S., L. Todd-Jones, M. Valetx, et al. 2012. "Influence of Immediate Predation Risk by Lions on the Vigilance of Prey of Different Body Size." *Behavioral Ecology* 23: 970–976.
- PRISM Climate Group. 2021. "Oregon State University" Accessed 26 January 2022. <https://prism.oregonstate.edu>.
- Proffitt, K. M., J. L. Grigg, K. L. Hamlin, and R. A. Garrott. 2009. "Contrasting Effects of Wolves and Human Hunters on Elk Behavioral Responses to Predation Risk." *Journal of Wildlife Management* 73: 345–356.
- Prugh, L. R., K. J. Sivy, P. J. Mahoney, et al. 2019. "Designing Studies of Predation Risk for Improved Inference in Carnivore-Ungulate Systems." *Biological Conservation* 232: 194–207.
- R Core Team. 2022. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Roberts, C. P., J. W. Cain, and R. D. Cox. 2017. "Identifying Ecologically Relevant Scales of Habitat Selection: Diel Habitat Selection in Elk." *Ecosphere* 8: e02013.
- Robitaille, A. 2021. "lrg: Instantaneous Rate of Green Up." R package version 0.1.6. <https://CRAN.R-project.org/package=lrg>.
- Ryan, S. J., P. C. Cross, J. Winnie, C. Hay, J. Bowers, and W. M. Getz. 2012. "The Utility of Normalized Difference Vegetation Index for Predicting African Buffalo Forage Quality." *Journal of Wildlife Management* 76: 1499–1508.
- Schloss, A. L., D. W. Kicklighter, J. Kaduk, and U. Wittenberg. 1999. "Comparing Global Models of Terrestrial Net Primary Productivity (NPP): Comparison of NPP to Climate and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)." *Global Change Biology* 5: 25–34.
- Shannon, G., L. S. Cordes, A. R. Hardy, L. M. Angeloni, and K. R. Crooks. 2014. "Behavioral Responses Associated With a Human-Mediated Predator Shelter." *PLoS One* 9: e94630.
- Sivula, T., M. Magnusson, A. A. Matamoros, and A. Vehtari. 2022. "Uncertainty in Bayesian Leave-One-Out Cross-Validation Based Model Comparison." *arXiv:2008.10296v3*.
- Skinner, J. D., and L. T. B. Hunter. 1998. "Vigilance Behaviour in African Ungulates: The Role of Predation Pressure." *Behaviour* 135: 195–211.
- Smith, J. B., A. R. Greenleaf, and J. K. Oakleaf. 2023. "Kill Rates on Native Ungulates by Mexican Gray Wolves in Arizona and New Mexico." *Journal of Wildlife Management* 87: e22491.
- Smith, S. M., and J. W. Cain III. 2009. "Foraging Efficiency and Vigilance Behaviour of Impala: The Influence of Herd Size and Neighbour Density." *African Journal of Ecology* 47: 109–118.
- Stephenson, T. R., D. W. German, E. F. Cassirer, et al. 2020. "Linking Population Performance to Nutritional Condition in an Alpine Ungulate." *Journal of Mammalogy* 101: 1244–1256.
- St-Louis, A., and S. D. Côté. 2012. "Foraging Behaviour at Multiple Temporal Scales in a Wild Alpine Equid." *Oecologia* 169: 167–176.
- Suraci, J. P., J. A. Smith, S. Chamallé-Jammes, et al. 2022. "Beyond Spatial Overlap: Harnessing New Technologies to Resolve the Complexities of Predator–Prey Interactions." *Oikos* 8: e09004.
- Thompson, C. J., N. M. Tatman, Z. J. Farley, S. T. Boyle, A. R. Greenleaf, and J. W. Cain. 2025. "Spatiotemporal Risk Avoidance Varies Seasonally, Relative to Risk Intensity, in a Reestablishing Predator–Prey System." *Frontiers in Ecology and Evolution* 13: 1613904.
- United States Geological Survey (USGS). 2021. "TIGER/Line Shapefiles." <https://data.census.gov>.
- USFS. 2021. *National Forest System Roads*. FSGeodata Clearinghouse.
- USFWS. 1996. "Reintroduction of the Mexican Wolf Within Its Historic Range in the Southwestern United States: Final Environmental Impact Statement".
- USFWS. 2024. "Mexican Wolf Population Grows for Eighth Consecutive Year." <https://www.fws.gov/press-release/2024-03/mexican-wolf-population-grows-eighth-consecutive-year>.
- Valetx, M., H. Fritz, A. J. Loveridge, et al. 2009. "Does the Risk of Encountering Lions Influence African Herbivore Behaviour at Waterholes?" *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1483–1494.
- Vander Vennen, L. M., B. R. Patterson, A. R. Rodgers, S. Moffatt, M. L. Anderson, and J. M. Fryxell. 2016. "Diel Movement Patterns Influence Daily Variation in Wolf Kill Rates on Moose." *Functional Ecology* 30: 1568–1573.
- VerCauteren, K. C., and M. J. Pipas. 2003. "A Review of Color Vision in White-Tailed Deer." *Wildlife Society Bulletin* 31: 684–691.
- Vore, J. M., and E. M. Schmidt. 2001. "Movements of Female elk During Calving Season in Northwest Montana." *Wildlife Society Bulletin* 29: 720–725.
- Wikenros, C., H. Sand, P. Wabakken, O. Liberg, and H. C. Pedersen. 2009. "Wolf Predation on Moose and Roe Deer: Chase Distances and Outcome of Encounters." *Acta Theriologica* 54: 207–218.
- Winnie, J., and S. Creel. 2007. "Sex-Specific Behavioural Responses of Elk to Spatial and Temporal Variation in the Threat of Wolf Predation." *Animal Behaviour* 73: 215–225.
- Wolfe, L. L., M. C. Fisher, T. R. Davis, and M. W. Miller. 2014. "Efficacy of a Low-Dosage Combination of Butorphanol, Azaperone, and Medetomidine (BAM) to Immobilize Rocky Mountain elk." *Journal of Wildlife Diseases* 50: 676–680.
- WRCC. 2021. "Western Regional Climate Center." Accessed 7 October 2021. <https://wrcc.dri.edu>.
- Ydenberg, R. C., and L. M. Dill. 1986. "The Economics of Fleeing From Predators." *Advances in the Study of Behavior* 16: 229–249.
- Ylu, S. W., M. Keith, L. Karczmarski, and F. Parrini. 2021. "Predation Risk Effects on Intense and Routine Vigilance of Burchell's Zebra and Blue Wildebeest." *Animal Behaviour* 173: 159–168.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R. Statistics for Biology and Health*. Springer New York.

Supporting Information

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section. **Data S1:** ece372520-sup-0001-SupInfo01.docx.