

Peur, recherche de nourriture et odorat : comment les mésoprédateurs évitent les interactions coûteuses avec les superprédateurs

Oecologia
<https://doi.org/10.1007/s00442-018-4133-3>

HIGHLIGHTED STUDENT RESEARCH



Fear, foraging and olfaction: how mesopredators avoid costly interactions with apex predators

Peter M. Haswell^{1,2}  · Katherine A. Jones¹ · Josip Kusak³ · Matt W. Hayward^{1,4,5,6}

Received: 13 June 2017 / Accepted: 27 March 2018
© The Author(s) 2018

Résumé

Lorsque les prédateurs directs sont rares et que le chevauchement des niches écologiques est faible, les carnivores sympatriques peuvent sembler coexister sans conflit. Les interactions par interférence, le harcèlement et les blessures infligées par des carnivores de plus grande taille peuvent néanmoins constituer un risque pour les mésoprédateurs de plus petite taille. La théorie de la recherche de nourriture suggère que les animaux devraient adapter leur comportement en conséquence afin d'optimiser l'efficacité de leur recherche de nourriture et leur condition physique globale, en trouvant un compromis entre le taux de capture et les coûts liés à la condition physique. Le comportement de recherche de nourriture des renards roux (*Vulpes vulpes*) a été étudié à l'aide de caméras automatisées et d'une expérience de densité d'abandon (GUD) à mesures répétées, dans laquelle les signaux olfactifs de risque ont été manipulés. Dans le parc national des lacs de Plitvice, en Croatie, les renards roux ont augmenté leurs GUDs de 34% et leurs taux d'abandon de la chasse de 29% en réponse à l'urine de loup. Outre le fait de laisser davantage de nourriture sur place, les renards ont également réagi à l'urine de loup en passant moins de temps chaque jour à visiter les zones de nourriture et en modifiant leur comportement afin de compenser le risque accru lié à la recherche de nourriture dans ces zones. Ainsi, les renards roux ont utilisé leur odorat pour évaluer le risque et ont subi des coûts liés à la recherche de nourriture en raison de la présence d'un signal provenant des loups gris (*Canis lupus*). Cette étude identifie des mécanismes comportementaux susceptibles de permettre la coexistence de prédateurs concurrents et met en évidence le potentiel de nouvelles voies de services écosystémiques découlant du comportement des grands carnivores. Compte tenu de la vulnérabilité des grands carnivores face aux perturbations anthropiques, à la croissance démographique et à l'intensification de la consommation des ressources, il devient de plus en plus important de comprendre les processus écologiques afin de gérer les terres de manière appropriée.

Mots-clés : Libération des mésoprédateurs, Risque, Densité d'abandon, Loup gris, Renard roux

INTRODUCTION

Les interactions directes entre les prédateurs et d'autres espèces peuvent entraîner des conséquences indirectes plus bas dans la chaîne alimentaire par le biais de cascades trophiques (Ripple et al. 2016). La prédation directe ainsi que les mécanismes liés au comportement ou aux traits peuvent être des facteurs déterminants de ces processus (Beckerman et al. 1997 ; Schmitz et al. 2004 ; Trussell et al. 2006). Les preuves de l'existence de cascades trophiques induites par les grands carnivores se multiplient (Ripple et al. 2014) ; **cependant**, l'ampleur de leur influence et la validité des études font l'objet de vifs débats (Allen et al. 2017 ; Kauffman et al. 2010 ; Newsome et al. 2015). Comprendre l'importance des interactions trophiques est une question écologique fondamentale (Sutherland et al. 2013). La compréhension des mécanismes, des conséquences et des réponses comportementales à la pression de prédation constitue une première étape cruciale pour appréhender l'importance des interactions trophiques.

Le phénomène de « libération des mésoprédateurs » décrit l'augmentation des populations de mésoprédateurs à la suite d'un déclin des grands prédateurs apicaux (Crooks et Soulé 1999 ; Soulé et al. 1988). La prédation intragilde, la mise à mort par compétition et la compétition par interférence sont courantes lorsque les niches se chevauchent (Lourenco et al. 2014 ; Palomares et Caro 1999 ; Ritchie et Johnson 2009). Les interactions par **interférence** provoquées par les grands carnivores constituent un risque pour les mésoprédateurs de plus petite taille et peuvent, à terme, affecter la démographie des populations (Linnell et Strand 2000). Les prédateurs apicaux ne limitent pas toujours l'occupation spatiale et l'abondance des mésoprédateurs (Lesmeister et al. 2015 ; Lyly et al. 2015). **Cependant**, des tendances à l'échelle continentale concernant la libération des mésoprédateurs ont été identifiées (Letnic et al. 2011 ; Newsome et Ripple 2014 ; Pasanen-Mortensen et Elmhagen 2015). Les interactions suppressives entre carnivores, combinées aux effets ascendants de la productivité environnementale, peuvent en fin de compte déterminer l'abondance des espèces de prédateurs et de proies (Elmagen et al. 2010 ; Elmhagen et Rushton 2007).

On a observé que les loups gris (*Canis lupus*) tuaient et poursuivaient des renards (Mech et Boitani 2005, p. 269). Certaines données suggèrent également que les loups pourraient contribuer au contrôle des populations de renards roux (*Vulpes vulpes*) (Elmhagen et Rushton 2007).

Dans une grande partie de l'Europe orientale et méridionale, les renards roux cohabitent avec les loups (Hoffmann et Sillero-Zubiri 2016 ; Mech et Boitani 2010). **La présence négligeable de poils de renard dans le régime alimentaire des loups suggère que les renards ne sont pas régulièrement consommés par les loups en Europe** (Krofel et Kos 2010 ; Stahlberg et al. 2017 ; Strbenac et al. 2005). Ce faible taux de prédation pourrait s'expliquer par une capacité effective à éviter les grands prédateurs (Durant 2000). **Cependant**, des mises à mort interspécifiques peuvent bien sûr se produire sans que la proie ne soit consommée (Murdoch et al. 2010). **Même en l'absence de mise à mort directe, il est plausible que les loups puissent tout de même exercer une pression comportementale sur les renards roux par le harcèlement, les blessures et la crainte de les rencontrer.** La littérature suggère un chevauchement alimentaire minime entre ces deux carnivores (Bassi et al. 2012 ; Patalano et Lovari 1993). La

concurrence pour des éléments du paysage tels que les sites de tanières, les opportunités de charognage et le kleptoparasitisme pourrait toutefois encore donner lieu à des interactions négatives. **À l'inverse**, en Europe, les renards se nourrissent des proies tuées par les loups (Selva et al. 2005 ; Wikenros et al. 2014), ce qui suggère qu'ils peuvent manifester des réactions comportementales positives face à la présence de cette espèce, même lorsque le kleptoparasitisme pourrait s'avérer risqué.

Les renards modifient leur comportement en fonction de la présence de grands carnivores, des caractéristiques de l'habitat et des objets dangereux (Berger-Tal et al. 2009 ; Hall et al. 2013 ; Vanak et al. 2009).

Cela suggère qu'ils sont **capables d'évaluer** les signaux de risque environnemental et d'y **réagir**. Les renards roux possèdent des systèmes sensoriels bien développés et sont connus pour la souplesse de leur comportement, leur régime alimentaire et leur capacité à prospérer dans des paysages anthropiques (Bateman et Fleming 2012 ; Lesmeister et al. 2015 ; Randa et al. 2009). **L'olfaction** joue un rôle important dans la détection des sources de nourriture récupérables (Ruzicka et Conover 2012) et la logique suggère qu'elle jouerait également un rôle important dans l'évaluation des risques. De nombreuses recherches confirment la reconnaissance et la réponse comportementale des espèces proies face aux odeurs de leurs prédateurs (Apfelbach et al. 2005). **Cependant**, nous n'avons connaissance que de deux études examinant l'influence des signaux olfactifs de risque de prédation sur la récolte alimentaire des renards roux dans le cadre **du modèle de la « densité d'abandon » (GUD)** (Leo et al. 2015 ; Mukherjee et al. 2009). Nous avons approfondi ces connaissances en étudiant le rôle de **l'urine** dans l'analyse des risques et en analysant les **réponses comportementales** afin d'expliquer les variations de la récolte alimentaire.

Lorsqu'ils réagissent au risque de prédation, les animaux en quête de nourriture doivent trouver un **compromis** entre les avantages en termes de valeur sélective liés à l'évitement des prédateurs et les coûts liés à cet évitement dans un contexte donné (Brown et Kotler 2007 ; Brown et al. 1999 ; Haswell et al. 2017). Plus un animal est capable d'évaluer le risque, plus il peut se nourrir efficacement, équilibrer ses coûts et bénéfices énergétiques, et plus sa valeur sélective globale est élevée. Les méthodologies développées par Brown (1988 ; 1992) et Mukherjee et al. (2009) ont été adaptées pour étudier les densités d'abandon (GUD) des renards et leur comportement de recherche de nourriture (considérations méthodologiques, ressource en ligne 1). **Une GUD correspond à la quantité de nourriture laissée dans une parcelle alimentaire donnée après que le chercheur de nourriture a quitté cette parcelle** (Brown 1988). À mesure qu'un butineur consacre du temps à l'exploitation d'une zone de nourriture (en supposant qu'elle soit épuisable), les ressources disponibles diminuent, tout comme le taux de récolte (Brown 1988). Les butineurs devraient quitter une zone donnée dès que le taux de récolte (H) est égal à la somme des coûts métaboliques (C), des coûts de prédation (P) et des coûts d'opportunité manquée (MOC), c'est-à-dire $H = C + P + \text{MOC}$ (Brown 1988 ; Shrader et al. 2012). En maintenant les autres paramètres constants d'une zone de ressource à l'autre, il est possible d'étudier les différences spécifiques à une espèce ou à un habitat en matière de coût de prédation (Brown 1988). Une augmentation du risque de prédation devrait entraîner une augmentation du GUD, les animaux se nourrissant moins dans les zones à risque (Brown 1988). Les GUD peuvent aider à mesurer la réponse des

organismes aux signaux olfactifs et leur perception des coûts de prédation (*P*) associés à la recherche de nourriture, éclairant ainsi les processus écologiques.

Il est essentiel de comprendre la contribution des différentes composantes de la biodiversité au fonctionnement des écosystèmes (Sutherland et al. 2013). Disposer d'informations scientifiques pertinentes devient particulièrement indispensable pour assurer une gestion adéquate de la faune sauvage dans l'intérêt public (Treves et al. 2017). L'existence d'un effet de « libération des mésoprédateurs » est désormais plus largement admise (Newsome et al. 2017 ; Ritchie et Johnson 2009), mais il reste nécessaire de mieux comprendre les mécanismes et les processus pour appréhender pleinement les conséquences des interventions anthropiques. **En outre**, il convient d'éviter les hypothèses trans-contextuelles et il existe toujours un besoin important de comprendre les impacts des grands carnivores sur un système donné (Haswell et al. 2017 ; Kuiper et al. 2016). Le présent article a examiné le comportement de recherche de nourriture du renard roux en réponse à un signal olfactif de danger (l'urine de loup) afin d'évaluer l'importance de l'olfaction dans l'analyse des risques, d'identifier toute inhibition qui en résulterait et de déterminer les stratégies de recherche de nourriture mises en œuvre lorsque des prédateurs apicaux représentent un danger.

METHODES

Site d'étude

Le parc national des lacs de Plitvice (PLNP) est situé dans les Alpes Dinariques, en Croatie, entre 44°44'34" et 44°57'48" de latitude nord et entre 15°27'32" et 15°42'23" de longitude est (Sikić 2007). Le parc (297 km²) est une mosaïque de montagnes et de vallées dont l'altitude varie entre 367 et 1 279 m au-dessus du niveau de la mer (Romanic et al. 2016). Le paysage karstique (calcaire et dolomite) du parc se caractérise par des réseaux de drainage souterrains, des dolines et des grottes, et ne contient qu'environ 1% d'eau de surface, avec une série de ruisseaux, de rivières, de lacs et de cascades (Sikić 2007). La topographie peut influencer les microclimats au sein du parc, mais en général, les étés sont plutôt doux et ensoleillés et les hivers longs avec d'abondantes chutes de neige ; les températures varient entre des minimales hivernales de -3°C et des maximales estivales de 36°C, et les précipitations annuelles s'élèvent à 1 550 mm (Sikić 2007).

Romanic et al. (2016) estiment qu'environ 1 770 personnes occupent 19 localités situées à l'intérieur des limites du parc. S'agissant d'un parc national, les seules activités économiques autorisées à l'intérieur de ses limites sont le **tourisme** et les **loisirs** (First et al. 2005).

Entre juillet et septembre 2015, des expériences d'alimentation ont été menées dans les forêts mixtes de hêtres (*Fagus sylvatica*) et de sapins blancs (*Abies alba*) du PLNP. Les chemins forestiers ont fait l'objet d'une prospection à la recherche de traces de carnivores avec l'aide d'un chien de détection au moins une semaine avant les expériences, ce qui a permis d'optimiser le rendement des données en sélectionnant des sites où la présence de renards était avérée. Pendant les prospections, le chien n'a pas quitté la route. La densité de population du renard roux en Croatie est estimée à 0,7 animal par km², avec une superficie de territoire de 1,43 km² par renard (Galov et al. 2014 ; Slavica et al. 2010). Les domaines de vie des membres d'un même groupe de renards peuvent souvent se chevaucher (30 à 100 %) (Pouille et al. 1994). Il n'a pas été possible d'identifier les individus par les marques de leur

pelage, mais la distance entre les sites ($\geq 1,5$ km) a garanti leur indépendance et était supérieure aux distances utilisées précédemment (par exemple, Leo et al. 2015 ; Mukherjee et al. 2009). Douze sites ont été sélectionnés. Début juillet, les renards se nourrissaient sur trois de ces sites situés au nord-ouest du parc ; une zone moins accessible, partiellement ouverte à la randonnée et à la circulation locale, mais accueillant bien moins de touristes que les lacs. Ces sites ont ensuite été revisités fin août afin d'obtenir une meilleure représentation temporelle de la cohérence des réponses.

Méthodologie GUD

Les stations d'alimentation ont été positionnées de manière similaire à celles utilisées par Altendorf et al. (2001), chaque site consistant en une grille 2×3 comportant six zones d'alimentation espacées de 60 m. Les zones ont été placées en lisière de forêt, avec trois zones de chaque côté d'une route forestière non goudronnée afin de maximiser les chances de détection et de maintenir un risque routier constant. Chaque parcelle alimentaire contenait vingt morceaux de nourriture pour chien de 4 g (80 g par parcelle, Bakers Complete Meaty Meals Chicken), mélangés systématiquement à 8 L de substrat local tamisé à 5 mm et placés dans un seau de 14 L à moitié enfoui dans le sol. Afin d'améliorer la détection des parcelles alimentaires par les animaux en quête de nourriture, 5 ml de liquide issu de la lixiviation de viande crue étaient appliqués chaque jour à la surface du sol à l'intérieur du seau. Nous avons mesuré les GUD et réapprovisionné les morceaux de nourriture quotidiennement. Les sites ont été visités aux heures les plus chaudes de la journée (l'après-midi) afin de ne pas perturber les butineuses.

Pour normaliser le taux de récolte (H), la structure des parcelles artificielles a été maintenue constante (substrat et nourriture). Le rapport substrat/nourriture a été choisi après des essais au cours desquels les parcelles contenant moins de terre ont été entièrement récoltées et celles contenant plus de terre l'ont été de manière minimale (PMH, données non publiées). Une diminution du taux de récolte au fil du temps a ainsi été garantie par l'utilisation d'une source de nourriture épuisable dans un volume approprié de matrice de sol non comestible (Bedoya-Perez et al. 2013 ; Brown 1988). Six parcelles alimentaires étaient mises à la disposition d'un même butineur afin de garantir des coûts d'opportunité manqués (MOC) constants.

La cohérence des parcelles a permis de maintenir les coûts énergétiques (C) constants et la collecte des données s'est déroulée dans des conditions météorologiques estivales typiques. Les risques liés à l'habitat ont été maintenus relativement constants en utilisant uniquement des forêts mixtes de hêtres et de sapins. Bien que cela n'ait pas été explicitement mentionné dans des études antérieures (Leo et al. 2015 ; Mukherjee et al. 2009), l'influence de la contamination par l'odeur humaine a été minimisée pendant la collecte des données grâce au port de gants épais, d'un masque buccal et de vêtements à manches longues imprégnés du liquide de lixiviation de la viande plutôt que de l'odeur de détergent. Les coûts de prédation (P) ont été manipulés à l'aide de traitements olfactifs.

Lors des études pilotes, les renards se sont nourris aux stations d'alimentation en l'espace d'une journée (données non publiées de PMH). Le premier jour du cycle expérimental de 11 jours n'a fait l'objet d'aucun traitement afin de permettre la détection et l'acclimatation. Une

odeur témoin, composée de 25 g de sable imprégné de 3 ml d'extrait de menthe (**extrait de menthe poivrée** « Asda Extra Special »), a été répartie sur un morceau de mousse d'origine locale (15 × 15 cm) placé au sol à 15 cm au nord du seau le deuxième jour, puis laissée en place pendant les jours restants du traitement témoin. Le 7^{ème} jour, le traitement témoin a été retiré de toutes les parcelles et 25 g de granulés parfumés à l'urine de loup (PredatorPee®, Wolf Urine Yard Cover Granules) ont été déposés sur de la mousse fraîche au même emplacement que le témoin procédural. Tout au long des périodes de traitement de 5 jours, les odeurs et les volumes utilisés étaient détectables par les chercheurs.

Le réapprovisionnement quotidien en GUD devrait se traduire par une plus grande prévisibilité et une exploitation accrue des parcelles par les animaux en quête de nourriture, selon ce que l'on a appelé l'effet « magic pudding » (Bedoya-Perez et al. 2013). Une fenêtre de 11 jours a été utilisée pour chaque expérience afin de réduire le risque que les animaux se nourrissant dans ces zones deviennent trop dépendants de zones alimentaires prévisibles. Nous avons estimé qu'il y avait moins de chances d'observer une réponse à l'urine de loup compte tenu de son application à un stade plus avancé de la procédure d'essai, lorsque les renards seraient déjà plus familiarisés avec les zones alimentaires et en dépendraient davantage. L'approche expérimentale a donc été jugée prudente.

Au cours de l'expérience, des caméras automatisées ont été programmées pour enregistrer des vidéos de 30 secondes à intervalles de 30 secondes. Les caméras ont été placées à 0,4 m de hauteur sur des arbres situés à 2 m des stations d'alimentation et orientées de manière à ce que les seaux soient bien au centre du champ de vision. Les pièges photographiques ont permis une identification précise des espèces responsables des GUDs ainsi que la collecte de données comportementales supplémentaires.

Variables supplémentaires

La pénétration dans le sol pouvait influencer les GUDs si certains substrats étaient plus difficiles à creuser que d'autres. Ce paramètre a été mesuré en laissant tomber une règle en bois d'un mètre dans le seau depuis la hauteur des épaules, puis en mesurant la profondeur à laquelle la règle pénétrait dans le sol.

Une photographie a été prise depuis chaque zone de GUDs en direction de la route, à 30 m de distance. Les photos ont été prises de manière systématique avec un appareil photo de 3 mégapixels, toujours en zoom arrière maximal. Un échantillon systématique de 100 pixels (10 × 10) a été analysé sur chaque photographie (0,003% des pixels). Les pixels ont été classés dans les catégories « ouvert » (aucun élément ne bloquant la vue sur la route) ou « autre » (matériau biotique ou abiotique) afin de calculer le pourcentage de visibilité sur la route (nombre de pixels ouverts) à chaque emplacement. Les images ont été analysées à l'aide de SamplePoint V1.58, une méthode offrant une précision comparable à celle des méthodes de terrain pour la mesure de la couverture végétale (Booth et al. 2006).

Les données relatives à la fraction de la surface lunaire éclairée à minuit ont été obtenues auprès de l'observatoire naval des États-Unis ([http:// aa.usno.navy.mil/data/index.php](http://aa.usno.navy.mil/data/index.php)). Chaque journée d'expérience débutant un après-midi et se poursuivant toute la nuit jusqu'à l'après-midi suivant, une journée d'expérience commençant l'après-midi du 26 juin et se

terminant l'après-midi du 27 juin, par exemple, s'est vu attribuer les « données de clair de lune » à partir de minuit le 27 juin.

Analyse GUD

Les vidéos des pièges photographiques ont été utilisées pour identifier le dernier animal en quête de nourriture connu et attribuer des données GUDs pour chaque journée d'expérience. Dans les rares cas où les caméras ne se sont pas déclenchées alors que la parcelle avait été visitée ($N = 8$ sur un total de 195 GUD), des indices sur le terrain ont été utilisés pour confirmer les visites des renards. Les scores GUDs ont été attribués aux renards lorsqu'ils étaient la dernière espèce identifiée en train de se nourrir sur la parcelle (à chaque visite des renards, à l'exception du cas où, une fois une parcelle découverte par les renards, tous les jours suivants pour lesquels aucune visite n'était enregistrée se voyaient attribuer le GUD maximal de 20, afin de garantir que les données reflétant l'évitement de la parcelle soient également incluses. Les renards ont été filmés lors des deux traitements olfactifs sur tous les sites, ce qui a permis d'exclure la mort des sujets.

Conformément à Leo et al. (2015), nous avons traité les GUDs comme des données de comptage. Les comptages étaient fréquents (des morceaux de nourriture étaient souvent laissés sur place, ce qui entraînait des GUDs plus élevés) et, à ce titre, un modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) avec régression binomiale négative (distribution binomiale négative avec lien logarithmique) a été utilisé pour examiner l'influence des variables indépendantes sur les GUDs (Heck et al. 2012). Toutes les analyses ont été réalisées dans IBM SPSS Statistics 22. L'effet fixe était le traitement olfactif. Les covariables étaient le pourcentage de visibilité sur la route, la profondeur de pénétration dans le sol (cm) et la fraction de la lune éclairée. L'aspect « mesures répétées » des points de données provenant d'une même parcelle ainsi qu'un effet aléatoire lié à l'emplacement de la parcelle ont également été pris en compte. Une estimation robuste de l'erreur-type a été utilisée pour gérer d'éventuelles violations des hypothèses du modèle, et l'approximation de Satterthwaite a été appliquée aux degrés de liberté du dénominateur (peu d'unités de niveau 2, données déséquilibrées et matrices de covariance plus complexes).

Analyse comportementale

Le nombre de visites et la durée totale des visites par jour d'expérience ont été extraits des vidéos. Une nouvelle visite était considérée comme commençant si l'intervalle entre deux vidéos était supérieur à 15 minutes. La durée de la visite était enregistrée comme le temps, en secondes, écoulé entre le début de la première vidéo et le moment exact où le renard (n'importe quelle partie de son corps) n'était plus visible sur la dernière vidéo de cette visite. L'influence du traitement olfactif, du pourcentage de visibilité sur la route, de la pénétration dans le sol et de la fraction de la lune éclairée sur la durée totale de la visite a été analysée à l'aide d'un modèle GLMM de régression binomiale négative. La fréquence des visites par jour d'expérience a été analysée à l'aide d'un modèle GLMM log-linéaire (distribution de Poisson et fonction de liaison logarithmique). Tous les autres paramètres du modèle étaient identiques à ceux utilisés pour l'analyse GUD.

Lorsque les renards visitaient des parcelles, les données comportementales ont été extraites des vidéos enregistrées par des caméras automatisées à l'aide du logiciel Solomon Coder Beta

15.11.19. Des définitions strictes des comportements ont été décrites dans un éthogramme (ressource en ligne 2).

Étant donné que l'identification de la plupart des comportements nécessitait que l'orientation de la tête ou du cou soit identifiable, la durée des vidéos a été enregistrée comme étant uniquement la période pendant laquelle l'orientation de la tête de l'animal était identifiable ; c'est-à-dire qu'une fois que la tête et le cou avaient quitté le champ visible, le chronométrage de la vidéo s'arrêtait. Les vidéos dans lesquelles les animaux n'étaient pas présents pendant toute la durée des 30 secondes n'ont donc pas faussé les données. La durée consacrée à la vigilance majeure et mineure, à la recherche de nourriture dans le seau et à renifler le sol a été extraite de chaque vidéo. Le pourcentage de temps consacré à ces comportements [(durée totale du comportement / durée totale de la vidéo) $\times$ 100] a été calculé pour chaque parcelle et chaque jour d'expérience. Le pourcentage de temps consacré à ces comportements a été analysé à l'aide de modèles GLMM de régression binomiale négative. Tous les autres paramètres du modèle étaient identiques à ceux de l'analyse GUD.

Courbes de taux d'abandon de la récolte...

RESULTATS

GUDs

Au total, 195 mesures de GUD chez les renards ont été obtenues. Même en adoptant une approche expérimentale prudente (qui laissait présager une réponse moindre à l'urine de loup, compte tenu de son application à un stade plus avancé de la procédure d'essai, lorsque les renards étaient déjà plus familiarisés avec les parcelles alimentaires et en dépendaient davantage), un effet significatif du traitement olfactif sur les GUDs a été observé ($F_{1,93} = 17,243$, $P < 0,001$). Les GUDs étaient significativement plus élevés (moins de nourriture récoltée dans les parcelles) lors du traitement à l'urine de loup ($14,98 \pm 6,94$ écart-type, $N = 127$) que lors du traitement témoin (menthe, $11,16 \pm 7,10$ écart-type, $N = 68$). La pénétration du sol ($F_{1,45} = 0,376$, $P = 0,54$), le pourcentage de visibilité sur la route ($F_{1,5} = 2,629$, $P = 0,17$) et la fraction de la lune éclairée ($F_{1,38} = 0,747$, $P = 0,39$) n'ont pas eu d'effet significatif sur les GUDs.

Analyse comportementale

Durée et fréquence des visites

Au total, 790 vidéos de visites de renards ont été utilisées pour calculer la durée totale des visites (s) sur 187 jours d'expérience (dysfonctionnements des caméras exclus, $N = 8$). Le traitement olfactif a eu un effet significatif sur la durée totale quotidienne des visites aux zones d'alimentation ($F_{1,9} = 10,570$, $P = 0,01$). Les visites étaient plus longues sous l'odeur témoin (menthe, $269,14 \pm 307,22$ écart-type, $N = 63$) qu'avec l'urine de loup ($132,59 \pm 212,47$ écart-type, $N = 124$). La pénétration du sol ($F_{1,10} = 0,279$, $P = 0,61$) et le pourcentage de visibilité sur la route ($F_{1,6} = 1,396$, $P = 0,28$) n'ont pas eu d'effet significatif sur la durée totale quotidienne des visites. Même si l'intensité du clair de lune n'a pas eu d'effet sur les GUDs, la durée totale quotidienne des visites présentait une relation positive avec la fraction de la lune éclairée ($F_{1,11} = 7,388$, $P = 0,021$, Fig. 1). Aucune variable indépendante n'a influencé de manière significative la fréquence des visites par jour d'expérience.

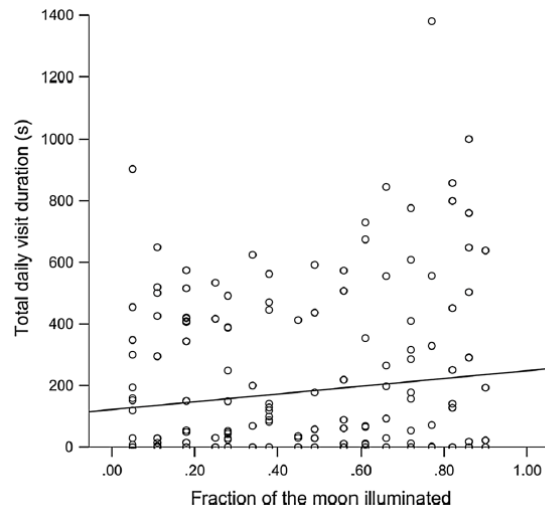


Fig. 1. La durée totale des visites quotidiennes des renards roux (*Vulpes vulpes*) aux zones d'alimentation présentait une corrélation positive avec la fraction de la lune éclairée

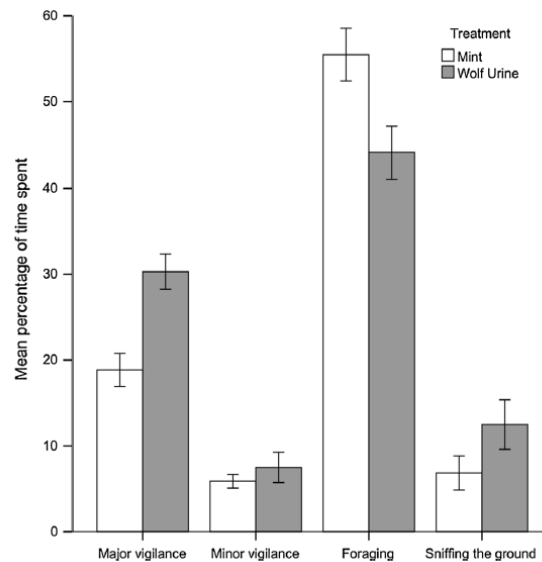


Fig. 2. Pourcentage moyen du temps passé par les renards roux à faire preuve d'une vigilance élevée (menthe, $18,83 \pm 13,37$ écart-type, $N = 48$; urine de loup, $30,30 \pm 16,56$ écart-type, $N = 66$), à un niveau de vigilance mineur (menthe, $5,88 \pm 5,44$ écart-type, $N = 48$, urine de loup, $7,48 \pm 14,33$ écart-type, $N = 66$) et à la recherche de nourriture (menthe, $55,48 \pm 21,38$ écart-type, $N = 48$, urine de loup, $44,09 \pm 24,64$ écart-type, $N = 66$) et reniflement du sol (menthe, $6,85 \pm 13,80$ écart-type, $N = 48$, urine de loup, $12,48 \pm 23,46$ écart-type, $N = 66$) dans des stations d'alimentation artificielles au cours de deux traitements olfactifs : un traitement témoin (menthe) et un traitement à l'urine de loup. Les barres d'erreur représentent ± 1 SEM

Pourcentage de temps consacré à l'adoption de comportements

Le comportement a pu être identifié dans 782 des 790 vidéos de visites de renards, fournissant ainsi des données comportementales pour 114 jours d'expérience (72 jours d'évitement de la parcelle sans vidéo, 8 jours avec des dysfonctionnements de la caméra et 1 jour où un renard était visible à l'image mais où l'identification du comportement n'était pas possible car sa tête était hors champ). Au niveau des parcelles, les renards ont consacré significativement plus de temps à manifester une vigilance accrue lors du traitement à l'urine de loup que lorsque l'odeur témoin était présente ($F_{1,26} = 31,996$, $P < 0,001$, **Fig. 2**). La pénétration du sol ($F_{1,9} = 3,679$, $P = 0,087$), le pourcentage de visibilité sur la route ($F_{1,8} = 0,037$, $P = 0,85$) et la fraction de la lune éclairée ($F_{1,104} = 2,493$, $P = 0,12$) n'ont pas eu d'effet

significatif. Aucune variable indépendante n'a eu d'effet significatif sur le temps consacré à la vigilance mineure.

Les renards ont passé significativement **moins** de temps à se nourrir dans les zones contenant de l'urine de loup que dans celles du groupe témoin ($F_{1,52} = 6,132$, $P = 0,017$, Fig. 2). La profondeur de pénétration dans le sol ($F_{1,24} = 2,128$, $P = 0,16$), le pourcentage de visibilité sur la route ($F_{1,6} = 0,847$, $P = 0,39$) et la fraction de la lune éclairée ($F_{1,29} = 0,121$, $P = 0,73$) n'ont pas eu d'effet significatif.

Lorsqu'ils se trouvaient sur les parcelles, les renards passaient significativement **plus** de temps à renifler le sol lors du traitement à l'urine de loup que dans le groupe témoin ($F_{1,44} = 5,381$, $P = 0,025$, Fig. 2). Le pourcentage de temps passé à renifler le sol présentait une relation négative avec l'augmentation de la pénétration du sol ($F_{1,4} = 20,530$, $P = 0,009$, Fig. 3). Le pourcentage de visibilité sur la route ($F_{1,5} = 0,489$, $P = 0,52$) et la fraction de la lune éclairée ($F_{1,109} = 2,892$, $P = 0,092$) n'ont pas eu d'effet significatif.

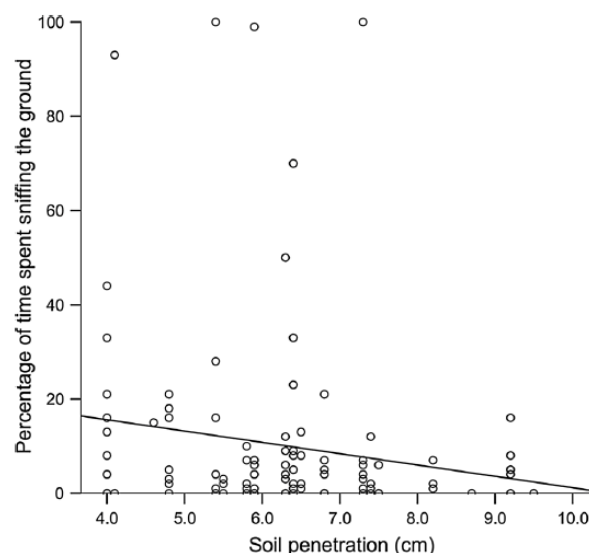


Fig. 3. Le pourcentage de temps passé par les renards roux à renifler le sol présentait une corrélation négative avec la profondeur de pénétration dans le sol

Courbes de taux d'abandon de la collecte

La baisse de la GUD moyenne et du taux caractéristique d'abandon de la collecte (OHR) lors du traitement à la menthe (0,034 morceau de nourriture/s) correspond à un temps consacré plus important (Fig. 4), comme le montre également notre analyse du temps passé sur les parcelles. Un QHR caractéristique plus élevé sous l'urine de loup (0,044 morceau de nourriture/s) suggère que les renards avaient besoin d'une récompense plus importante lorsque les coûts liés à la prédation étaient plus élevés. La pente de la courbe du taux de récolte (QHR) était toutefois plus raide et le taux d'attaque plus élevé sous l'urine de loup ($10,86 \times 10^{-3}/S$) que sous le traitement à la menthe ($6,97 \times 10^{-3}/S$), ce qui indique une récolte de nourriture plus rapide sous le traitement à l'urine de loup.

DISCUSSION

Nous montrons que l'urine de loup représente un risque pour les renards et que l'olfaction est un mécanisme leur permettant d'évaluer ce risque. Les réactions comportementales des

renards face à l'urine de loup ont probablement réduit le risque de prédation, mais ont également limité leur capacité à exploiter les ressources alimentaires. Ces stratégies comportementales contribuent à expliquer comment les renards parviennent à coexister en sympatrie avec les loups, mais elles aident également à comprendre certains des effets suppressifs des loups sur les renards.

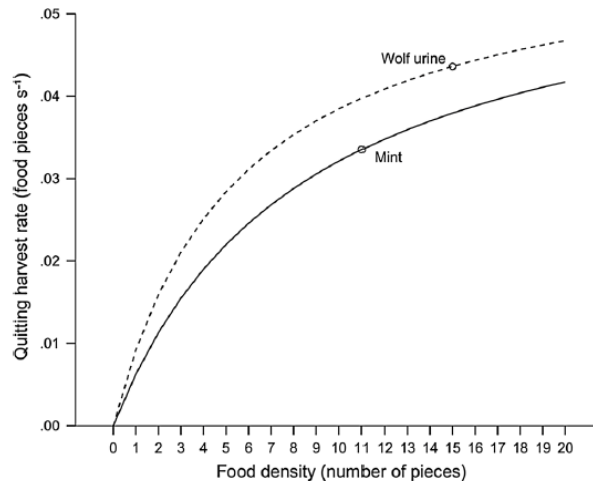


Fig. 4. Courbes de taux de récolte chez les renards roux cherchant leur nourriture dans deux conditions olfactives : un groupe témoin (menthe, ligne continue) et un groupe exposé à l'urine de loup (ligne pointillée). Les taux de cessation de la récolte (QHR) ont été représentés en fonction du nombre de morceaux de nourriture présents dans la zone. Les points représentent les QHR caractéristiques pour les GUD moyens dans chaque condition olfactive

Lorsqu'ils vivent en sympatrie avec des grands carnivores, les mésoprédateurs recourent souvent à des stratégies telles que la vigilance, l'évitement spatial ou temporel, la réaction aux signaux de danger et l'adaptation de leur comportement alimentaire (Durant 2000 ; Hayward et Slotow 2009 ; Wikenros et al. 2014). En présence de grands carnivores, les stratégies anti-prédateurs permettent d'éviter le danger mais peuvent entraîner des coûts tels qu'une diminution de l'activité, une utilisation restreinte de l'habitat et un apport nutritionnel réduit (Hernandez et Laundre 2005 ; Lesmeister et al. 2015).

Au moins à une échelle localisée, les loups ont eu un impact négatif sur l'efficacité de la recherche de nourriture chez le renard roux, les renards exploitant moins intensivement les parcelles en présence d'urine de loup. La réduction du temps passé sur ces parcelles s'est traduite par une baisse des prises alimentaires, la quantité de nourriture laissée sur place (GUD moyen) étant 34% plus élevée en présence d'urine de loup, et les taux d'abandon de la recherche de nourriture pour les GUDs moyens étant 29% plus élevés en présence d'urine de loup qu'avec le traitement à la menthe. Cela indique que les renards exigeaient un gain plus important lorsque des signaux olfactifs suggéraient la présence d'un loup. Ces coûts de fitness liés aux réponses anti-prédateurs pourraient affecter la survie et la reproduction, ce qui aurait en fin de compte un impact sur la dynamique des populations (Creel et Christianson 2008). De tels processus pourraient contribuer à l'effet que les superprédateurs exercent sur la répartition des mésoprédateurs (Newsome et al. 2017).

Contrairement aux attentes, les stratégies supplémentaires mises en œuvre par les renards en réponse à l'urine de loup n'ont pas eu d'incidence négative sur les taux de récolte. Kotler

et al. (2010) ont avancé qu'une courbe QHR plus raide (capture plus rapide) suggère un investissement en temps moindre dans les comportements d'appréhension. Notre analyse vidéo montre cependant que les renards ont consacré un pourcentage de temps significativement plus élevé à certaines formes d'appréhension (vigilance accrue et reniflement du sol) et un pourcentage de temps plus faible à la recherche de nourriture dans le traitement à l'urine de loup, tout en atteignant néanmoins des taux de capture plus élevés. Pour certaines espèces, les taux de capture peuvent dépendre d'autres facteurs que la simple répartition du temps entre les comportements d'appréhension et la recherche de nourriture. Ils peuvent également être influencés par la manière dont ces activités sont menées, ainsi que par la répartition du temps entre différents types de comportements d'appréhension et d'autres activités.

Garder la tête levée en état de vigilance accrue permet de détecter le danger par la vue, l'ouïe et l'odorat, et représente probablement un investissement efficace, bien que coûteux, du temps passé dans des zones d'alimentation à risque. Des niveaux plus élevés de comportement de détection des prédateurs ne se font pas toujours au détriment des performances de recherche de nourriture, et les taux de capture peuvent augmenter parallèlement à la proportion de temps consacrée à la vigilance (Cresswell et al. 2003). Il est possible que les renards aient augmenté leur vitesse de fouille et leurs taux de rencontre lors de la recherche de nourriture en présence d'urine de loup afin de compenser la réduction du temps consacré à cette activité.

Les renards se montraient moins désinvoltes et plus concentrés quant à la manière dont ils employaient leur temps en présence d'urine de loup, consacrant beaucoup d'efforts à une vigilance accrue et passant moins de temps à adopter des « autres » comportements qui n'étaient pas productifs pour l'obtention de nourriture ou la garantie de leur sécurité, par exemple mâcher sans être vigilants (données non publiées de PMH).

La mastication n'a pas pu être mesurée de manière comparable aux comportements enregistrés dans cette étude, car les mâchoires n'étaient pas toujours visibles ; nous notons toutefois que, lorsqu'elle était observable, la mastication sans vigilance semblait être le comportement « autre » dominant. On a observé que les herbivores séparaient temporellement et spatialement leur comportement de rumination de leur comportement de recherche de nourriture (Lynch et al. 2013 ; Nellemann 1998). Les mésoprédateurs tels que les renards peuvent également adapter leur comportement digestif en fonction du risque de prédation. Les renards ont peut-être mâché plus rapidement, moins longtemps, voire avalé des morceaux entiers lorsqu'ils se trouvaient dans la zone traitée à l'urine de loup, digérant à l'écart des zones à risque plutôt que de consacrer du temps à faciliter le processus digestif en mâchant lorsqu'ils s'y trouvaient. La mastication peut également être réduite dans les zones à risque, car elle peut entraver la vigilance auditive (Lynch et al. 2013, 2015).

Les mésoprédateurs disposent probablement d'un paysage olfactif plus complexe que les organismes situés à la périphérie des réseaux trophiques, et leur réponse comportementale à une odeur pourrait être influencée par l'intensité, l'intégrité et le contexte de celle-ci (Jones et al. 2016). Des travaux antérieurs étudiant la réponse des renards à différents signaux de danger ont donné des résultats variables. Les observations menées sur le renard roux (Scheinin et al. 2006) et le renard Indien (*Vulpes bengalensis* (Vanak et al. 2009), n'ont montré

une réduction significative de la consommation d'appâts alimentaires qu'en réponse à la présence directe d'un prédateur (le chacal doré, *Canis aureus*, et le chien domestique, *Canis lupus familiaris*, respectivement), mais pas en réponse à des signaux olfactifs de danger (urine, ou excréments et urine, respectivement). Les observations ayant été de courte durée et les odeurs récentes, on pourrait en conclure que les renards ne réagissaient pas à ces signaux de danger particuliers et ne réagissaient qu'aux menaces immédiates, ou que les renards de ces études étaient plus enclins à prendre des risques que ceux de notre étude. **Cependant**, ces études n'ont pas suivi un cadre GUD ; les réactions aux odeurs ont donc peut-être reflété davantage le dispositif expérimental que le comportement des renards. La recherche de nourriture était peut-être trop facile ou trop lucrative, et les rapports nourriture/substrat dans ces expériences n'ont peut-être permis d'observer que des réactions fortes. **Néanmoins, la consommation de nourriture et les réactions comportementales envers des animaux vivants dans les deux études suggèrent tout de même des réactions de crainte chez les renards face à des prédateurs de plus grande taille.** Ces études suggèrent également que les réactions de crainte face à la présence effective de prédateurs sont susceptibles d'être plus fortes que celles provoquées par les indices de risque seuls.

Dans le cadre d'un modèle GUD, Mukherjee et al. (2009) ont observé que les renards se nourrissaient davantage dans les zones où des excréments de loups étaient présents. Ils ont suggéré que les excréments pouvaient fournir des informations sur la localisation d'un prédateur et indiquer que celui-ci était parti, ce qui rendait la zone en question moins risquée. Les réactions observées dans cette étude suggèrent que l'urine constitue un indice plus immédiat de la présence d'un prédateur. Les excréments peuvent servir de marqueurs territoriaux et de vecteurs d'informations sur leur auteur (Barja 2009). Peters et Mech (1975) ont toutefois conclu que la miction avec la patte levée était probablement la méthode la plus efficace pour maintenir son territoire. **Les concurrents peuvent associer un risque plus élevé à l'urine qu'aux excréments.** Les canidés ont également tendance à marquer de préférence avec leurs excréments des éléments visuellement bien visibles, ce qui suggère que l'emplacement des excréments est un aspect important de la communication (Barja 2009 ; de Miguel et al. 2009 ; Hayward et Hayward 2010). **Selon le contexte et l'emplacement, les excréments peuvent signaler un risque, mais ils peuvent également être associés de manière positive à des sources de nourriture récupérables.**

Mukherjee et al. (2009) ont également suggéré que la présence moindre de loups dans la zone d'étude et celle, plus importante, de la grande hyène rayée (*Hyaena hyaena*) auraient pu expliquer leurs observations. L'aversion pour les odeurs étrangères nécessite probablement qu'une unité sociale ait déjà vécu des événements antagonistes (Peters et Mech 1975). Avec 1,4 à 1,6 loup pour 100 km² (données non publiées de JK, estimations basées sur des polygones MCP à 100% et le suivi dans la neige de deux meutes utilisant le PLNP en 2015), la densité de loups était plus élevée dans le PLNP que la moyenne croate de 1,3 (Strbenac et al. 2005). Compte tenu des réactions des renards à l'urine de loup et de la densité de loups, les taux de rencontre auraient également pu être plus élevés dans le PLNP.

Leo et al. (2015) ont examiné les GUDs des renards en réponse à une combinaison d'odeur corporelle de canidés (indicateur de proximité immédiate et donc de menace immédiate) et d'excréments (démarcation territoriale et menace moins immédiate). Les GUDs étaient plus élevés en présence d'odeur de dingo que dans les traitements témoins. Cela n'est pas

surprenant compte tenu de la menace que représentent les dingos (*Canis lupus dingo*) pour les renards par le biais de la prédation directe (Marsack et Campbell 1990 ; Moseby et al. 2009). Le dingo présente une écologie différente de celle du loup et vit dans des écosystèmes qui lui sont propres (Mech et Boitani 2005 ; Purcell 2010). Bien que les interactions puissent varier en fonction du contexte, les résultats de Leo et al. (2015) suggèrent que la combinaison d'odeur corporelle et d'excréments à des endroits tels que les sites de tanières est susceptible d'affecter également les renards.

Le **contexte** peut être un facteur déterminant des relations interspécifiques entre prédateurs (Haswell et al. 2017). Les études examinées suggèrent que le type de signal, la composition des espèces, l'expérience et la démographie pourraient être des facteurs importants dans la réponse aux signaux de risque. La réaction d'un animal en quête de nourriture face au risque peut également varier en fonction de facteurs tels que la structure sociale, la qualité des zones d'alimentation et l'état énergétique (Fortin et al. 2009 ; Harvey et Fortin 2013 ; Hayward et al. 2015). **Néanmoins**, les signaux indiquant un risque plus immédiat (présence directe d'un prédateur, urine ou odeur corporelle) devraient en général entraîner des réactions comportementales plus marquées. Les interprétations et les réactions aux signaux olfactifs dépendront des pressions de sélection (Jones et al. 2016). L'impact des prédateurs apicaux peut être plus faible à mesure que l'on s'éloigne des zones centrales telles que les sites de tanières (Miller et al. 2012).

« L'hypothèse de la contrainte ennemie », récemment proposée, **prédit** également une suppression plus faible des mésoprédateurs à la périphérie de l'aire de répartition des grands carnivores (Newsome et al. 2017). Aux lisières de l'aire de répartition, on s'attendrait à une diminution de la présence des prédateurs apicaux et des signaux de risque. On s'attendrait donc également à une réduction de la suppression comportementale induite par la réaction des mésoprédateurs aux signaux olfactifs de risque. Les facteurs influençant la démarcation olfactive et l'utilisation du paysage par les prédateurs apicaux devraient, à leur tour, influencer la perception du risque et les réponses comportementales des mésoprédateurs.

La suppression exercée par les grands prédateurs peut affecter l'abondance et le comportement des mésoprédateurs, ce qui a souvent, mais pas toujours, des répercussions sur les espèces proies de ces derniers (Ritchie et Johnson 2009). La réaction des mésoprédateurs face à des paysages à risque peut avoir des répercussions comportementales en cascade, influençant l'utilisation du paysage et des ressources par les espèces proies (Palacios et al. 2016). Les odeurs des prédateurs, y compris celles des renards, ont toute une série d'effets comportementaux et physiologiques sur les espèces proies (Apfelbach et al. 2005). Les renards peuvent également avoir des effets stabilisateurs sur leurs populations de proies (O'Mahony et al. 1999) ou entrer en concurrence avec des carnivores de plus petite taille (Bischof et al. 2014 ; Petrov et al. 2016). Les interactions comportementales jouent clairement un rôle dans le maintien de systèmes écosystémiques stables et fonctionnels. Les perturbations anthropiques ou la perte directe de processus due à la simplification trophique peuvent toutefois perturber ces systèmes complexes, entraînant des problèmes (Estes et al. 2011 ; Frid et Dill 2002 ; Prugh et al. 2009).

La disparition ou la perturbation des grands carnivores peut interférer avec les processus

comportementaux, ce dont il convient également de tenir compte dans la gestion de l'utilisation du paysage par l'homme.

References

- Allen BL, Allen LR, Andrén H, Ballard G, Boitani L, Engeman RM, Fleming PJS, Ford AT, Haswell PM, Kowalczyk R, Linnell JDC, Mech LD, Parker DM (2017) Can we save large carnivores without losing large carnivore science? *Food Webs* 12:64–75. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2017.02.008>
- Altendorf KB, Laundré JW, López González CA, Brown JS (2001) Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *J Mammal* 82:430–439. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0430:AEOPRO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0430:AEOPRO>2.0.CO;2)
- Apfelbach R, Blanchard CD, Blanchard RJ, Hayes RA, McGregor IS (2005) The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neurosci Biobehav R* 29:1123–1144. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.05.005>
- Barja I (2009) Decision making in plant selection during the faecal-marking behaviour of wild wolves. *Anim Behav* 77:489–493. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.004>
- Bassi E, Donaggio E, Marcon A, Scandura M, Apollonio M (2012) Trophic niche overlap and wild ungulate consumption by red fox and wolf in a mountain area in Italy. *Mamm Biol* 77:369–376. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.12.002>
- Bateman PW, Fleming PA (2012) Big city life: carnivores in urban environments. *J Zool* 287:1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00887.x>
- Beckerman AP, Uriarte M, Schmitz OJ (1997) Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proc Natl Acad Sci USA* 94:10735–10738. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.20.10735>
- Bedoya-Perez MA, Carthey AJR, Mella VSA, McArthur C, Banks PB (2013) A practical guide to avoid giving up on giving-up densities. *Behav Ecol Sociobiol* 67:1541–1553. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1609-3>
- Berger-Tal O, Mukherjee S, Kotler BP, Brown JS (2009) Look before you leap: is risk of injury a foraging cost? *Behav Ecol Sociobiol* 63:1821–1827. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0809-3>
- Bischof R, Ali H, Kabir M, Hameed S, Nawaz MA (2014) Being the underdog: an elusive small carnivore uses space with prey and time without enemies. *J Zool* 293:40–48. <https://doi.org/10.1111/jzo.12100>
- Booth DT, Cox SE, Berryman RD (2006) Point sampling digital imagery with “SamplePoint”. *Environ Monit Assess* 123:97–108. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-9164-7>
- Brown JS (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav Ecol Sociobiol* 22:37–47. <https://doi.org/10.1007/bf00395696>
- Brown JS (1992) Patch use under predation risk: I. Models and predictions. *Ann Zool Fenn* 29:301–309
- Brown JS, Kotler BP (2007) Foraging and the ecology of fear. In: Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC (eds) *Foraging behaviour and ecology*. University of Chicago Press, Chicago USA, pp 438–480
- Brown JS, Laundré JW, Gurung M (1999) The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J Mammal* 80:385–399. <https://doi.org/10.2307/1383287>
- Creel S, Christianson D (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends Ecol Evol* 23:194–201. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.004>
- Cresswell W, Quinn JL, Whittingham MJ, Butler S (2003) Good foragers can also be good at detecting predators. *Proc R Soc B* 270:1069–1076. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2353>
- Crooks KR, Soulé ME (1999) Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563–566. <https://doi.org/10.1038/23028>
- de Miguel FJ, Valencia A, Arroyo M, Monclús R (2009) Spatial distribution of scent marks in the red fox (*Vulpes vulpes* L.): do red foxes select certain plants as signal posts? *Pol J Ecol* 57:605–609
- Durant SM (2000) Living with the enemy: avoidance of hyenas and lions by cheetahs in the Serengeti. *Behav Ecol* 11:624–632. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.6.624>
- Elmhagen B, Rushton SP (2007) Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecol Lett* 10:197–206. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01010.x>
- Elmhagen B, Ludwig G, Rushton SP, Helle P, Lindén H (2010) Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. *J Anim Ecol* 79:785–794. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01678.x>
- Estes J, Terborgh J, Brashares J, Power M, Berger J, Bond W, Carpenter S, Essington T, Holt R, Jackson J, Marquis R, Oksanen L, Oksanen T, Paine R, Pikitch E, Ripple W, Sandin S, Scheffer M, Schoener T, Shurin J, Sinclair A, Soulé M, Virtanen R, Wardle D (2011) Trophic downgrading of planet earth. *Science* 333:301–306. <https://doi.org/10.1126/science.1205106>
- First B, Frković A, Gomerčić T, Huber D, Kos I, Kovačić D, Kusak J, Majić-Skrbinšek A, Spudić D, Starčević M, Štahan Ž, Štrbenac A (2005) Lynx management plan for Croatia. State Institute for Nature Protection, Zagreb
- Fortin D, Fortin ME, Beyer HL, Duchesne T, Courant S, Dancose K (2009) Group-size-mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology* 90:2480–2490. <https://doi.org/10.1890/08-0345.1>
- Frid A, Dill L (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv Ecol* 6(1):11. <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art11>
- Galov A, Sindičić M, Andreanszky T, Čurković S, Deždek D, Slavica A, Hartl GB, Krueger B (2014) High genetic diversity and low population structure in red foxes (*Vulpes vulpes*) from Croatia. *Mamm Biol* 79:77–80. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.10.003>
- Hall LK, Day CC, Westover MD, Edge RJ, Larsen RT, Knight RN, McMillan BR (2013) Vigilance of kit foxes at water sources: a test of competing hypotheses for a solitary carnivore subject to predation. *Behav Process* 94:76–82. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.12.007>
- Harvey L, Fortin D (2013) Spatial heterogeneity in the strength of plant-herbivore interactions under predation risk: the tale of Bison foraging in Wolf country. *PLoS One* 8:8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073324>
- Haswell PM, Kusak J, Hayward MW (2017) Large carnivore impacts are context-dependent. *Food Webs* 12:3–13. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2016.02.005>
- Hayward MW, Hayward GJ (2010) Potential amplification of territorial advertisement markings by black-backed jackals (*Canis mesomelas*). *Behaviour* 147:979–992. <https://doi.org/10.1163/000579510x499434>
- Hayward M, Slotow R (2009) Temporal Partitioning of activity in large African carnivores: tests of multiple hypotheses. *S Afr J Wildl Res* 39:109–125. <https://doi.org/10.3957/056.039.0207>
- Hayward MW, Ortmann S, Kowalczyk R (2015) Risk perception by endangered European bison *Bison bonasus* is context (condition) dependent. *Landscape Ecol* 30:2079–2093. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0232-2>
- Heck RH, Thomas S, Tabata L (2012) Two-level models with count data. Multilevel modeling of categorical outcomes using IBM SPSS. Routledge Academic, New York, pp 329–398
- Hernandez L, Laundré JW (2005) Foraging in the ‘landscape of fear’ and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildl Biol* 11:215–220. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2005\)11\[215:fitlof\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2005)11[215:fitlof]2.0.co;2)

- Hoffmann M, Sillero-Zubiri C (2016) *Vulpes vulpes*. The IUCN red list of threatened species 2016: e.T23062A46190249. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T23062A46190249.en>. Accessed 25 May 2017
- Holling CS (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can Entomol* 91:385–398. <https://doi.org/10.4039/Ent91385-7>
- Jones ME, Apfelbach R, Banks PB, Cameron EZ, Dickman CR, Frank A, McLean S, McGregor IS, Müller-Schwarze D, Parsons MH, Sparrow E, Blumstein DT (2016) A nose for death: integrating trophic and informational networks for conservation and management. *Front Ecol Evol* 4:124. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00124>
- Kauffman MJ, Brodie JF, Jules ES (2010) Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* 91:2742–2755. <https://doi.org/10.1890/09-1949.1>
- Kotler BP, Brown JS (1990) Rates of seed harvest by two species of gerbilline rodents. *J Mammal* 71:591–596. <https://doi.org/10.2307/1381798>
- Kotler BP, Brown J, Mukherjee S, Berger-Tal O, Bouskila A (2010) Moonlight avoidance in gerbils reveals a sophisticated interplay among time allocation, vigilance and state-dependent foraging. *Proc R Soc B* 277:1469–1474. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2036>
- Krofel M, Kos I (2010) Scat analysis of gray wolves (*Canis lupus*) in Slovenia. *ZbGL* 91:85–88
- Kuijper DPJ, Sahlen E, Elmhagen B, Chamaille-Jammes S, Sand H, Lone K, Crooms J (2016) Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proc R Soc B* 283:20161625. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1625>
- Leo V, Reading RP, Letnic M (2015) Interference competition: odours of an apex predator and conspecifics influence resource acquisition by red foxes. *Oecologia* 179:1033–1040. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3423-2>
- Lesmeister DB, Nielsen CK, Schaubert EM, Hellgren EC (2015) Spatial and temporal structure of a mesocarnivore guild in midwestern North America. *Wildl Monogr* 191:1–61. <https://doi.org/10.1002/wmon.1015>
- Letnic M, Greenville AC, Denny E, Dickman CR, Tischler M, Gordon C, Koch F (2011) Does a top predator suppress the abundance of an invasive mesopredator at a continental scale? *Glob Ecol Biogeogr* 20:343–353. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00600.x>
- Linnell JD, Strand O (2000) Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Divers Distrib* 6:169–176. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00069.x>
- Lourenco R, Penteriani V, Rabaca JE, Korpimäki E (2014) Lethal interactions among vertebrate top predators: a review of concepts, assumptions and terminology. *Biol Rev* 89:270–283. <https://doi.org/10.1111/brev.12054>
- Lyly MS, Villers A, Koivisto E, Helle P, Ollila T, Korpimäki E (2015) Avian top predator and the landscape of fear: responses of mammalian mesopredators to risk imposed by the golden eagle. *Ecol Evol* 5:503–514. <https://doi.org/10.1002/ece3.1370>
- Lynch E, Angeloni L, Frisrup K, Joyce D, Wittemyer G (2013) The use of on-animal acoustical recording devices for studying animal behavior. *Ecol Evol* 3:2030–2037. <https://doi.org/10.1002/ece3.608>
- Lynch E, Northrup JM, McKenna MF, Anderson CR, Angeloni L, Wittemyer G (2015) Landscape and anthropogenic features influence the use of auditory vigilance by mule deer. *Behav Ecol* 26:75–82. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru158>
- Marsack P, Campbell G (1990) Feeding-behavior and diet of Dingoes in the Nullarbor region, Western-Australia. *Aust Wildl Res* 17:349–357
- Mech LD, Boitani L (2005) Wolves: Behaviour, ecology and conservation. University of Chicago Press, United States of America
- Mech LD, Boitani L (2010) *Canis lupus*. The IUCN red list of threatened species 2010: e.T3746A10049204. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T3746A10049204.en>. Accessed 25 May 2017
- Miller BJ, Harlow HJ, Harlow TS, Biggins D, Ripple WJ (2012) Trophic cascades linking wolves (*Canis lupus*), coyotes (*Canis latrans*), and small mammals. *Can J Zool* 90:70–78. <https://doi.org/10.1139/z11-115>
- Moseby KE, Stott J, Crisp H (2009) Movement patterns of feral predators in an arid environment—implications for control through poison baiting. *Wildl Res* 36:422–435. <https://doi.org/10.1071/wr08098>
- Mukherjee S, Zelcer M, Kotler BP (2009) Patch use in time and space for a meso-predator in a risky world. *Oecologia* 159:661–668. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1243-3>
- Murdoch JD, Munkhzul T, Buyandelger S, Sillero-Zubiri C (2010) Survival and cause-specific mortality of corsac and red foxes in Mongolia. *J Wildl Manag* 74:59–64. <https://doi.org/10.2193/2009-059>
- Nellemann C (1998) Habitat use by muskoxen (*Ovibos moschatus*) in winter in an alpine environment. *Can J Zool* 76:110–116. <https://doi.org/10.1139/cjz-76-1-110>
- Newsome TM, Ripple WJ (2014) A continental scale trophic cascade from wolves through coyotes to foxes. *J Anim Ecol* 84:49–59. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12258>
- Newsome TM, Ballard GA, Crowther MS, Dellinger JA, Fleming PJS, Glen AS, Greenville AC, Johnson CN, Letnic M, Moseby KE, Nimmo DG, Nelson MP, Read JL, Ripple WJ, Ritchie EG, Shores CR, Wallach AD, Wirsing AJ, Dickman CR (2015) Resolving the value of the dingo in ecological restoration. *Restor Ecol* 23:201–208. <https://doi.org/10.1111/rec.12186>
- Newsome TM, Greenville AC, Čirović D, Dickman CR, Johnson CN, Krofel M, Letnic M, Ripple WJ, Ritchie EG, Stoyanov S, Wirsing AJ (2017) Top predators constrain mesopredator distributions. *Nat Commun* 8:15469. <https://doi.org/10.1038/ncomms15469>
- O'Mahony D, Lambin X, MacKinnon JL, Coles CF (1999) Fox predation on cyclic field vole populations in Britain. *Ecography* 22:575–581. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00546.x>
- Palacios MD, Warren DT, McCormick MI (2016) Sensory cues of a top-predator indirectly control a reef fish mesopredator. *Oikos* 125:201–209. <https://doi.org/10.1111/oik.02116>
- Palomares F, Caro T (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am Nat* 153:492–508. <https://doi.org/10.1086/303189>
- Pasanen-Mortensen M, Elmhagen B (2015) Land cover effects on mesopredator abundance in the presence and absence of apex predators. *Acta Oecol* 67:40–48. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.04.002>
- Patalano M, Lovari S (1993) Food habits and trophic niche overlap of the wolf *Canis lupus*, L. 1758 and the red fox *Vulpes vulpes* (L. 1758) in a mediterranean mountain area. *Rev Ecol Terre Vie* 48:279–294
- Peters RP, Mech LD (1975) Scent-marking in wolves. *Am Sci* 63:628–637
- Petrov PR, Popova ED, Zlatanova DP (2016) Niche partitioning among the red fox *Vulpes vulpes* (L.), Stone Marten *Martes foina* (Erleben) and Pine Marten *Martes martes* (L.) in two mountains in Bulgaria. *Acta Zool Bulg* 68:375–390
- Pouille ML, Artois M, Roeder JJ (1994) Dynamics of spatial relationships among members of a fox group (*Vulpes-vulpes*, *Mammalia*, *Carnivora*). *J Zool* 233:93–106. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05264.x>
- Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW, Bean WT, Ripple WJ, Laliberte AS, Brashares JS (2009) The rise of the mesopredator. *Bioscience* 59:779–791. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.9>

- Purcell B (2010) Dingo. CSIRO Publishing, Collingwood
- Randa LA, Cooper DM, Meserve PL, Yunker JA (2009) Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance. *J Mammal* 90:594–603. <https://doi.org/10.1644/08-mamm-a-092r1.1>
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP, Schmitz OJ, Smith DW, Wallach AD, Wirsing AJ (2014) Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343:1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Ripple WJ, Estes JA, Schmitz OJ, Constant V, Kaylor MJ, Lenz A, Motley JL, Self KE, Taylor DS, Wolf C (2016) What is a trophic cascade? *Trends Ecol Evol* 31:842–849. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.010>
- Ritchie EG, Johnson CN (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol Lett* 12:982–998. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x>
- Romanić SH, Kljaković-Gašpić Z, Bituh T, Žužul S, Dvorščak M, Fingler S, Jurasović J, Klinčić D, Marović G, Orct T, Rinkovec J, Stipičević S (2016) The impact of multiple anthropogenic contaminants on the terrestrial environment of the Plitvice Lakes National Park, Croatia. *Environ Monit Assess* 188:16. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-5030-4>
- Ruzicka RE, Conover MR (2012) Does weather or site characteristics influence the ability of scavengers to locate food? *Ethology* 118:187–196. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01997.x>
- Scheinin S, Yom-Tov Y, Motro U, Geffen E (2006) Behavioural responses of red foxes to an increase in the presence of golden jackals: a field experiment. *Anim Behav* 71:577–584. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.022>
- Schmitz OJ, Krivan V, Ovadia O (2004) Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecol Lett* 7:153–163. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00560.x>
- Selva N, Jedrzejewska B, Jedrzejewski W, Wajrak A (2005) Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Can J Zool* 83:1590–1601. <https://doi.org/10.1139/z05-158>
- Shrader AM, Kerley GI, Brown JS, Kotler BP (2012) Patch Use in Free-ranging goats: does a large mammalian herbivore forage like other central place foragers? *Ethology* 118:967–974
- Šikić Z (2007) Plitvice Lakes National Park management plan. Ministry of Culture of the Republic of Croatia, Zagreb, p 169
- Slavica A, Severin K, Čač Ž, Cvetnić Ž, Lojkić M, Dež-dek Konjević D, Pavlak M, Budinščak Z (2010) Model širenja silvatične bjesnoće na teritoriju Republike Hrvatske tijekom perioda od trideset godina. *Vet Stanica* 41:199–210
- Soulé ME, Bolger DT, Alberts AC, Wrights J, Soric M, Hill S (1988) Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conserv Biol* 2:75–92. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1988.tb00337.x>
- Stahlberg S, Bassi E, Viviani V, Apollonio M (2017) Quantifying prey selection of Northern and Southern European wolves (*Canis lupus*). *Mamm Biol* 83:34–43. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.001>
- Štrbenac A, Huber D, Kusak J, Majić-Skrbinšek A, Frković A, Štahan Ž, Jeremić-Martinko J, Desnica S, Štrbenac P (2005) Wolf management plan for Croatia. State Institute for Nature Protection, Zagreb
- Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, Beissinger SR, Benton T, Cameron DD, Carmel Y, Coomes DA, Coulson T, Emmerson MC, Hails RS, Hays GC, Hodgson DJ, Hutchings MJ, Johnson D, Jones JGP, Keeling MJ, Kokko H, Kunin WE, Lambin X, Lewis OT, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland EJ, Norris K, Phillimore AB, Purves DW, Reid JM, Reuman DC, Thompson K, Travis JMJ, Turnbull LA, Wardle DA, Wiegand T (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *J Ecol* 101:58–67. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12025>
- Treves A, Chapron G, Lopez-Bao JV, Shoemaker C, Goeckner AR, Bruskotter JT (2017) Predators and the public trust. *Biol Rev* 92:248–270. <https://doi.org/10.1111/brv.12227>
- Trussell GC, Ewanchuk PJ, Matassa CM (2006) Habitat effects on the relative importance of trait- and density-mediated indirect interactions. *Ecol Lett* 9:1245–1252. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00981.x>
- Vanak AT, Thaker M, Gompfer ME (2009) Experimental examination of behavioural interactions between free-ranging wild and domestic canids. *Behav Ecol Sociobiol* 64:279–287. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0845-z>
- Wikenros C, Stahlberg S, Sand H (2014) Feeding under high risk of intraguild predation: vigilance patterns of two medium-sized generalist predators. *J Mammal* 95:862–870. <https://doi.org/10.1644/13-mamm-a-125>