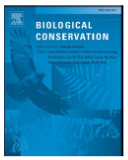
Co-présence du léopard des neiges, du loup et du bouquetin de Sibérie dans le contexte de l'intrusion du bétail dans les zones protégées de l'Altaï Mongol

Biological Conservation 261 (2021) 109294

Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon



Co-occurrence of snow leopard, wolf and Siberian ibex under livestock encroachment into protected areas across the Mongolian Altai

Marco Salvatori [a,c,*], Simone Tenan [b], Valentina Oberosler [c], Claudio Augugliaro [d], Philippe Christe [d], Claudio Groff [e], Miha Krofel [f], Fridolin Zimmermann [g], Francesco Rovero [a,c]

[a] Department of Biology, University of Florence, via Madonna del Piano 6, 50019 Sesto Fiorentino, Italy
[b] Institute of Marine Sciences (CNR-ISMAR), National Research Council, Arsenale - Tesa 104, Castello 2737/F, 30122, Venice, Italy
[c] MUSE - Museo delle Scienze, Corso del Lavoro e della Scienza 3, 38122 Trento, Italy
[d] Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Biophore, Sorge, 1015 Lausanne, Switzerland
[e] Forest and Wildlife Service, Provincia Autonoma di Trento, via Trener 3, 38121 Trento, Italy
[f] Department of Forestry, Biotechnical Faculty, University of Ljubljana, Večna pot 83, SI-1000, Ljubljana, Slovenia
[g] KORA - Carnivore Ecology and Wildlife Management, Thunstrasse 31, 3074 Muri bei Bern, Switzerland

Résumé

Dans des pays comme la Mongolie, où la mondialisation du marché du **cachemire** a incité les éleveurs à augmenter massivement leurs effectifs de bétail, l'impact de l'empiètement du bétail sur la faune sauvage constitue un enjeu majeur en matière de conservation. Cela revêt une importance particulière au sein des aires protégées (AP), qui représentent souvent les derniers refuges pour les grands mammifères menacés. Nous avons utilisé des pièges photographiques pour échantillonner quatre zones présentant différents statuts de protection dans les montagnes de l'Altaï Mongol, et nous nous sommes intéressés à un système prédateur-proie composé de bétail, d'un grand herbivore, le bouquetin de Sibérie, et de deux grands carnivores, le léopard des neiges et le loup. Afin de déterminer l'effet du bétail sur l'utilisation de l'habitat par les espèces sauvages et leur cooccurrence spatio-temporelle, nous avons appliqué un cadre d'occupation explicitement développé pour modéliser les espèces en interaction. Nous avons constaté une présence généralisée d'animaux domestiques dans les aires protégées et observé que le léopard des neiges et le bouquetin évitaient les sites fréquentés par le bétail, tandis que les loups avaient tendance à y **coexister**. Le léopard des neiges et le bouquetin présentaient une cooccurrence mutuelle évidente, indiquant une relation prédateur-proie étroite. Les résultats montrent que, à l'échelle des sites échantillonnés principalement pour maximiser les observations de léopards des neiges, le bétail au pâturage perturbe les espèces sauvages en incitant les léopards des neiges à éviter ces sites et en attirant les loups. Nous suggérons que (**1**) la gestion des aires protégées impose de réelles restrictions de pâturage sur le terrain, en particulier dans les zones centrales des parcs ; (**2**) de nouvelles politiques intégrant la conservation de la faune sauvage dans les subventions gouvernementales accordées aux éleveurs devraient être envisagées, afin d'empêcher le déplacement croissant des léopards des neiges et des bouquetins ; (**3**) étant donné que les loups cohabitaient avec le bétail, ce qui pouvait entraîner des conflits entre l'homme et la faune sauvage, nous encourageons le recours à un ensemble de techniques de prévention pour atténuer les dégâts causés au bétail.

Mots-clés : Pièges photographiques, *Panthera uncia, Canis lupus, Capra sibirica*, Présence, Conflits entre l'homme et la faune sauvage, Modèles d'activité

1. INTRODUCTION

La demande en produits d'élevage a plus que doublé au cours des quarante dernières années à l'échelle mondiale (FAO, 2009) ; en conséquence, 30% de la surface terrestre est actuellement consacrée aux pâturages et aux cultures fourragères, ce qui fait de l'élevage le plus grand secteur d'utilisation des terres de la planète (Herrero et al., 2013). La biomasse des animaux d'élevage ayant augmenté en parallèle (elle est actuellement estimée à 60% de la biomasse totale des mammifères à l'échelle mondiale ; Bar-On et al., 2013), l'impact de l'élevage sur la faune sauvage et les écosystèmes suscite des inquiétudes croissantes (Reid et al., 2009 ; Machovina et al., 2015 ; Ripple et al., 2015). Dans ce contexte, l'intrusion de bétail en liberté dans les aires protégées (AP) constitue un enjeu majeur en matière de conservation : le bétail peut en effet supplanter les mammifères sauvages dans la compétition pour l'espace et les ressources, et déclencher des conflits entre l'homme et la faune sauvage (par exemple, Mishra et al., 2004 ; Gandiwa et al., 2011). Pourtant, les AP constituent souvent les derniers refuges pour de nombreuses espèces de mammifères menacées et rares à travers le monde (Pacifici et al., 2020).

Dans toute l'Asie centrale, les hautes terres et les montagnes abritent un écosystème de prairies unique, utilisé comme pâturage depuis des siècles. **Cependant**, au cours des dernières décennies, le cheptel a fortement augmenté, principalement en raison de la croissance rapide du marché mondial du **cachemire** (Berger et al., 2013). **En conséquence**, la biomasse des ongulés sauvages dans de nombreuses régions d'Asie centrale est actuellement inférieure d'un à deux ordres de grandeur à celle des animaux domestiques (Berger et al., 2013 ; Tumursukh et al., 2016), et le bétail en liberté empiète souvent sur les aires protégées (par exemple, Rovero et al., 2020). Plusieurs études ont mis en évidence les effets négatifs d'une forte densité de bétail sur les populations d'ongulés sauvages, principalement attribués à l'exclusion compétitive due à des régimes alimentaires similaires (Bagchi et Mishra, 2006 ; Sharma et al., 2015 ; Sirajud-Din et al., 2016). Le **pastoralisme** menace également les grands carnivores de la région, par le biais d'une cascade d'effets complexe, mais encore mal documentée (Ekernas et al., 2017), dont la réduction des proies sauvages et la prédation du bétail, qui déclenchent des conflits entre l'homme et les carnivores ainsi que des abattages en représailles, sont considérés comme les principaux processus en jeu (Snow Leopard Network, 2014 ; Mishra et al., 2016 ; Ali et al., 2016). **Cependant**, et malgré le lien plausible entre la diminution des proies et la prédation du bétail par les carnivores, on comprend encore mal comment la présence omniprésente du bétail influence le fonctionnement de l'ensemble du système « grands carnivores – herbivores sauvages » (Gordon, 2013). Cette question revêt une importance tant écologique que pour la conservation, en particulier au sein des aires protégées, car la connaissance de la manière dont les espèces sauvages en interaction mutuelle réagissent spatialement et temporellement à **l'empiètement** du bétail permet de mieux cerner la vulnérabilité de ces espèces sauvages. Elle peut également fournir des pistes pour élaborer des stratégies visant à accroître l'efficacité des aires protégées et à harmoniser leur protection avec le pastoralisme, atténuant ainsi les conflits entre l'homme et la faune sauvage. Nous souhaitons ici apporter une contribution à la réflexion sur cette question à l'aide de données provenant des montagnes de l'Altaï Mongol.

En Mongolie, plus d'un tiers du territoire est consacré aux pâturages et 40% du produit intérieur brut provient de l'élevage (Mijiddorj et al., 2018). Le pays est devenu le deuxième exportateur mondial de cachemire après la Chine (Lecraw et al., 2005), avec un cheptel total estimé à 71 millions d'animaux en 2019 (Office national des statistiques de Mongolie, 2020), dont 29 millions de chèvres. Nous nous sommes concentrés sur quatre zones des montagnes de l'Altaï, dans l'ouest du pays, où le léopard des neiges (*Panthera uncia*) et le loup (*Canis lupus*) sont les principaux prédateurs, et où tous deux sont connus pour s'attaquer aux animaux d'élevage (Mijiddorj et al., 2018). Il existe toutefois des différences essentielles entre ces deux prédateurs : le léopard des neiges est un félin strictement montagnard, classé comme « vulnérable » par l'UICN, dont l'aire de répartition est **fragmentée** et dont la population mondiale est en déclin. La dégradation de l'habitat, le déclin des proies sauvages et les abattages en représailles sont considérés comme les principales menaces pesant sur le léopard des neiges à l'échelle mondiale (McCarthy et al., 2017). **En revanche**, les connaissances sur les effets du bétail sur le léopard des neiges restent limitées. Des données provenant de l'Himalaya Indien indiquent une intensité accrue de l'utilisation des sites par le léopard des neiges à mesure que le nombre de têtes de bétail augmente, puis une diminution au-delà d'un certain seuil de densité de bétail (Sharma et al., 2015). Le loup, en **revanche**, est relativement répandu en Mongolie ; il se nourrit généralement d'ongulés sauvages des plaines, mais il serait fréquent qu'il s'attaque au bétail (Chetri et al., 2017). Les loups s'attaqueraient au bétail plus souvent que les léopards des neiges (Shrestha et al., 2019) et une étude récente menée dans notre région d'étude a révélé que la prédation par les loups représente chaque année 4,1% du cheptel total, tandis que celle des léopards des neiges ne représente que 0,2% (Augugliaro et al., 2020). Une étude similaire menée dans les montagnes de Tost, au sud de la Mongolie, fait état d'une proportion plus élevée de pertes de bétail attribuées aux loups qu'aux léopards des neiges (Mijiddorj et al., 2013). Parmi les proies sauvages, le bouquetin de Sibérie (*Capra sibirica* ; ci-après « bouquetin ») est le seul ongulé adapté aux montagnes et aux falaises que nous ayons systématiquement observé dans l'ensemble des zones d'étude ; il constitue également la principale proie des léopards des neiges dans la région (Shehzad et al., 2012). À l'instar du léopard des neiges, les aires protégées (AP) de montagne préservent un habitat optimal pour l'ibex ; **cependant**, les données issues de l'une des quatre AP que nous avons étudiées ont montré que l'intrusion du bétail **pourrait** entraîner le déplacement des ibex (Rovero et al., 2020).

Nous avons utilisé des données issues de pièges photographiques provenant d'un échantillonnage systématique réalisé sur 216 sites répartis dans quatre zones de l'Altaï Mongol, représentant un gradient allant d'une aire strictement protégée où le pâturage du bétail est interdit, en passant par deux parcs nationaux (PN) où le pâturage du bétail est autorisé sous certaines restrictions, jusqu'à une zone qui n'était pas protégée au moment de notre étude. Nous avons analysé les données à l'aide d'un modèle d'occupation et de cooccurrence multi-espèces (Rota et al., 2016), dans le but d'évaluer comment l'intrusion du bétail dans les zones protégées influence la présence spatio-temporelle du léopard des neiges, du loup et du bouquetin, ainsi que leurs interactions spatiales. Nous avons analysé la présence des espèces à l'échelle des sites équipés de pièges photographiques, que nous avons sélectionnés principalement au sein d'habitats jugés adaptés aux léopards des neiges ; nous avons donc formulé nos hypothèses et interprété nos résultats en fonction de cette échelle spatiale. Par rapport à une étude antérieure fondée sur les données de la première des quatre zones ici considérées (Rovero et al., 2020), notre étude apporte une nouvelle évaluation du

système écologique étudié, compte tenu de la zone plus vaste et du gradient de protection échantillonnés, de l'inclusion du loup et de l'utilisation d'une relation inconditionnelle entre les espèces. **Plus précisément**, en assouplissant l'hypothèse dominante-subordonnée et en nous concentrant sur un ensemble plus large d'espèces couvrant une zone plus étendue, nous avons cherché à répondre aux questions suivantes : (**1**) la présence de troupeaux d'élevage réduit-elle l'utilisation de l'habitat par les bouquetins sur le plan spatial et/ou temporel ? Nous nous attendions à une diminution de la probabilité de présence des bouquetins en présence de bétail, mais pas à une ségrégation majeure dans leur schéma d'activité diurne et crépusculaire, compte tenu des habitudes diurnes et crépusculaires de ces animaux (Xu et al., 2012). (**2**) Les loups et les léopards des neiges évitent-ils le bétail ou coexistent-ils avec lui dans l'espace et dans le temps ? Les principales hypothèses étaient les suivantes : (**i**) ces deux prédateurs sont présents avec une probabilité moindre sur les sites où du bétail est également présent, et leur activité diurne atteint son pic aux moments où l'activité du bétail est plus faible. Par ailleurs, (**ii**) nous avons émis l'hypothèse que le loup présenterait une cooccurrence plus neutre, voire positive, avec le bétail que le léopard des neiges, compte tenu des preuves d'une prédation plus importante du bétail par le premier. (**3**) Existe-t-il un schéma de cooccurrence entre le léopard des neiges et le bouquetin ? Nous avons émis l'hypothèse d'une probabilité de cooccurrence positive, compte tenu de la forte dépendance du léopard des neiges vis-à-vis des proies sauvages (McCarthy et al., 2016). (**4**) Existe-t-il une ségrégation spatiale entre ces deux carnivores résultant d'une concurrence ? Notre **hypothèse** principale était que leur cooccurrence est neutre, étant donné qu'ils ont des proies sauvages principales différentes, et en supposant que leur propension à s'attaquer au bétail, qui peut influencer leur utilisation de l'espace, est également différente (Mijiddorj et al., 2018 ; Augugliaro et al., 2020). **5**) Existe-t-il un schéma de cooccurrence entre les loups et les bouquetins ? Nous nous attendions à un schéma neutre, compte tenu de la faible attractivité des bouquetins en tant que proies pour les loups (Chetri et al., 2017).

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zones d'étude

Les montagnes de l'Altaï en Mongolie s'étendent sur plus de 900 km, du nord-ouest du pays vers le sud, à travers les provinces de Bayan Olgii et de Hovd. La région bénéficie d'un climat continental froid et semi-aride, caractérisé par de longs hivers rigoureux et des étés courts durant lesquels se concentrent la plupart des précipitations ; elle abrite des prairies alpines et de la toundra. De hauts plateaux s'étendent sur des centaines de kilomètres carrés, avec une végétation de steppe désertique, les lichens et les mousses constituant le principal couvert végétal, tandis que les sommets présentent un environnement accidenté, rocheux et escarpé ; les fonds de vallée sont clairsemés de forêts de conifères et d'arbustes.

Entre 2015 et 2017-2019, nous avons étudié une zone par an au printemps (mars-juin). Les sites d'étude (Fig. 1) comprennent : (**1**) Le parc national de Silkhem-B (49°49' N ; 89°44' E), situé au nord-ouest de la Mongolie, à la frontière avec la Russie, dont l'altitude maximale atteint 3 900 m au-dessus du niveau de la mer. Le parc se caractérise par un habitat escarpé, rocheux et aride, avec des prairies comme couverture végétale principale et des mélèzes de Sibérie (*Larix sibirica*) épars au fond des vallées. (**2**) Le parc national de Tavan Bod (48°33' N; 88°37' E), situé dans l'ouest de la Mongolie, à la frontière avec la Russie et la Chine ; il s'agit de la plus grande aire protégée de Mongolie, atteignant le point culminant du pays (4

374 m d'altitude). La partie nord que nous avons étudiée présente de vastes étendues d'habitats alpins et glaciaires, tandis que les altitudes plus basses sont recouvertes de prairies. (**3**) La zone strictement protégée de Khork Serkhe (47°93' N ; 90°99' E), située dans l'ouest de la Mongolie et culminant à 4 127 m d'altitude, se compose principalement de prairies escarpées et de vallées. (**4**) Le massif de Sutai (46°37' N ; 93°35' E) a fait l'objet d'une étude en 2019, alors qu'il ne bénéficiait d'aucune protection juridique, mais a été déclaré réserve naturelle peu après la fin de notre étude. Le Sutai abrite le plus haut sommet de la chaîne du Gobi-Altaï, avec une altitude atteignant 4 220 m au-dessus du niveau de la mer au niveau du pic principal, qui est recouvert en permanence par le glacier le plus au sud de la région. Dans l'ensemble, les **quatre** zones d'étude présentent des caractéristiques environnementales très similaires pertinentes pour notre analyse, avec des prairies de montagne comme type de végétation dominant et une plage d'altitude globalement homogène. Des détails sur les zones d'échantillonnage et les efforts déployés sont fournis à l'Annexe A.

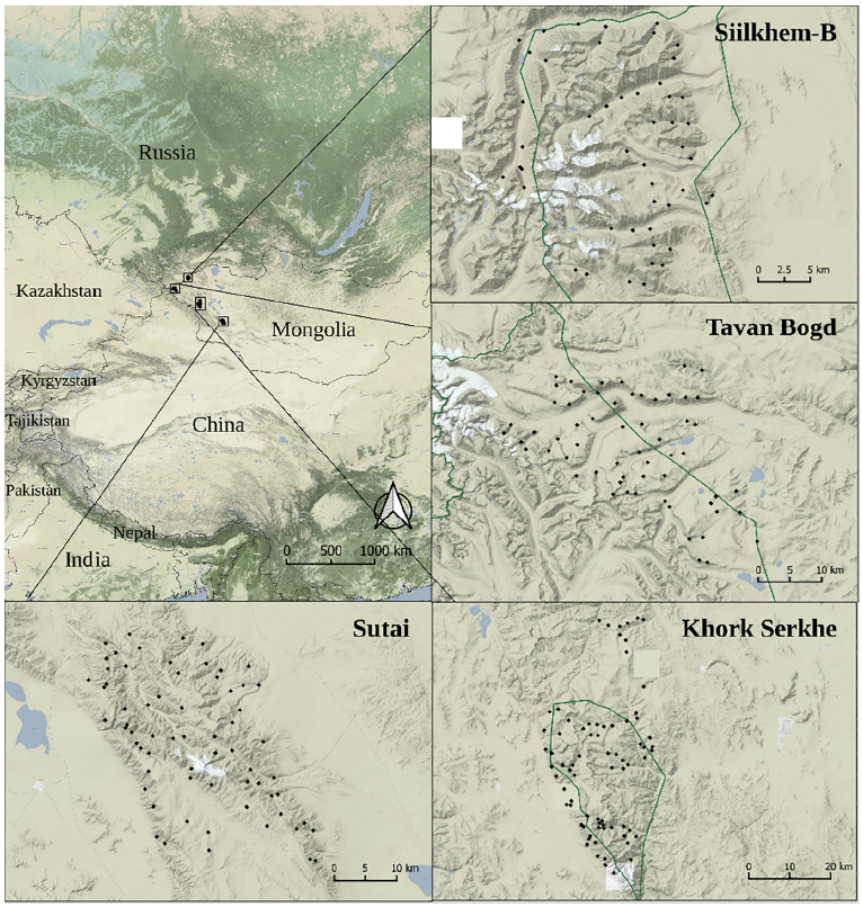


Fig. 1. Carte des quatre zones d'étude situées dans le massif de l'Altaï, à l'ouest de la Mongolie. De droite en haut à gauche en bas : le parc national de Siilkhem-B, le parc national de Tavan Bogd, la zone strictement protégée de Khork Serkhe et le massif de Sutai. Les emplacements des pièges photographiques au sein de chaque zone sont indiqués par des points noirs et les limites des zones protégées sont représentées par des lignes vertes (non représentées pour le massif de Sutai, cette zone n'étant pas protégée au moment de l'étude). (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à consulter la version en ligne de cet article.)

Le **pastoralisme** constitue le principal moyen de subsistance dans les quatre zones d'étude. Les éleveurs habitant la province de Bayan Olgi (où se trouvent Silkhem-B, Tavan Bogd et Korkh Serkhe) appartiennent à l'ethnie des Kazakhs, de confession musulmane, tandis que dans le massif de Sutai, ils appartiennent à l'ethnie des Mongols, de confession bouddhiste.

Dans la seule province de Bayan Olgi, 2,2 millions de têtes de bétail ont été recensées en 2018, dont 1,9 million de moutons et de chèvres (Office national des statistiques de Mongolie, 2020). Les familles d'éleveurs se déplacent de manière saisonnière pour changer de zones de pâturage. Les chèvres et les moutons sont gardés par les éleveurs et des chiens pendant la journée et parqués dans des enclos la nuit, sauf en été (juillet-août), où l'on n'utilise souvent pas d'enclos, tandis que les chevaux, les chameaux, les bovins et les yaks paissent pour la plupart en liberté (Augugliaro et al., 2020). Conformément à la législation Mongole, les parcs nationaux sont subdivisés en trois zones : la zone spéciale, la zone de circulation et de tourisme, et la zone à usage limité. Le pastoralisme traditionnel n'est autorisé que dans cette dernière, alors qu'il est interdit dans les zones strictement protégées.

2.2. Collecte des données

Pour chaque zone, notre plan d'échantillonnage reposait sur une grille régulière composée de cellules de 4 km² visant à couvrir au moins la superficie minimale de 500 km² recommandée pour les études d'estimation des populations de léopards des neiges (Jackson et al., 2005). Au sein de chaque cellule, nous avons localisé sur le terrain un site équipé d'un piège photographique. Le nombre et l'emplacement des sites échantillonnés ont été limités par l'accessibilité (conditionnée principalement par la morphologie du terrain et le manteau neigeux) et par le nombre de pièges photographiques disponibles pour l'échantillonnage (voir Tableau A.1). **Ainsi**, dans les deux aires protégées trop vastes pour être entièrement couvertes, nous avons sélectionné des portions que nous considérions comme des habitats optimaux pour le léopard des neiges, d'après la littérature et les connaissances locales. Plus précisément, à Silkhem-B, nous n'avons pas échantillonné l'extrémité sud de l'aire protégée, car il s'agit d'une zone de plus faible altitude et d'un habitat moins adapté, tandis qu'à Tavan Bod, nous avons ciblé la partie nord-est de l'aire protégée. À Khork Serkhe, nous avons échantillonné l'ensemble de l'aire protégée et les zones appropriées environnantes, et à Sutai, nous avons échantillonné l'ensemble du massif montagneux. Au total, la superficie échantillonnée variait entre 513 et 1110 km² (Tableau A.1). Aux emplacements d'échantillonnage sélectionnés, nous avons installé des pièges photographiques sur de petits tas de pierres à environ 50 cm au-dessus du sol, à environ 2 à 4 m du sentier cible, et les avons réglés pour qu'ils prennent des photos en mode continu, sans délai entre deux déclenchements consécutifs. Nous avons maintenu une distance minimale d'environ 1,5 km entre les sites contigus.

Nous n'avons pas utilisé d'appâts ni de leurres. Les modèles de pièges photographiques provenaient de trois fabricants différents, caractérisés par une vitesse de déclenchement élevée (Reconyx) ou moyenne (Cuddeback et Bushnell). Les pièges photographiques ont fonctionné en moyenne pendant 65 jours (écart-type = 20,7 ; voir Tableau A.1). Les sites de piégeage photographique ont été principalement installés sur des sentiers de passage étroits, des crêtes et des fonds de vallée, afin de maximiser les détections de l'espèce la plus rare et la plus insaisissable, le léopard des neiges. Bien que nous soyons conscients qu'une telle conception puisse entraîner un sous-échantillonnage des autres espèces cibles (telles que le bétail ou le bouquetin), notre étude préliminaire (Rovero et al., 2020) et les résultats de la présente étude indiquent que les sites sélectionnés étaient également largement fréquentés par les autres espèces (sur 79,2% des sites où le léopard des neiges a été détecté, nous avons également détecté au moins l'une des trois autres espèces cibles). Nous reconnaissons toutefois que les conclusions tirées de nos résultats doivent être interprétées comme des

schémas de cooccurrence au sein de l'habitat attendu du léopard des neiges. Les covariables environnementales comprenaient l'altitude du site du piège photographique, la pente du terrain et la distance par rapport au village de bergers le plus proche ; elles ont été dérivées d'un modèle numérique d'élévation et de cartes satellites à l'aide du logiciel Quantum GIS (QGIS, 2018). Les covariables choisies n'étaient pas corrélées selon le test de corrélation de Spearman (rho < 0,5).

2.3. Analyses spatiales…
2.4. Analyses temporelles…

3. RESULTATS

Au total, du bétail a été observé sur 110 des 216 sites, ce qui correspond à un taux d'occupation naïf de 0,51 ; le léopard des neiges a été observé sur 81 sites (0,37), le loup sur 49 (0,23) et le bouquetin sur 54 (0,25 ; Tableau B.1). **L'empiétement** du bétail a été observé dans les quatre zones, avec la présence de bétail détectée sur 29% des sites à Tavan Bogd, 44% à Silkhem-B, 60% à Khork Serkhe et 62% à Sutai (voir également l'Annexe B). L'utilisation des sites par le bétail était négativement corrélée à l'altitude ($\beta = -0{,}56 \pm 0{,}20$ SE, Fig. 2) et à la distance par rapport au village le plus proche ($\beta = -0{,}67 \pm 0{,}21$). Cette dernière variable était également négativement corrélée à la probabilité de détection du bétail ($\beta = -0{,}51 \pm 0{,}08$), ainsi qu'à la sensibilité des pièges photographiques ($\beta = -0{,}49 \pm 0{,}13$, fig. D.1). L'utilisation des sites par le léopard des neiges variait de manière significative d'une zone d'étude à l'autre, la probabilité estimée d'utilisation des sites étant la plus élevée à Sutai ($\beta = 2{,}62 \pm 0{,}55$) et la plus faible à Tavan Bogd ($\beta = -2{,}07 \pm 0{,}85$). Sa probabilité de détection était positivement corrélée à la sensibilité des pièges photographiques ($\beta = 1{,}46 \pm 0{,}35$). Le meilleur modèle pour les loups n'incluait aucune covariable pour la probabilité de détection ($\beta = 0{,}08 \pm 0{,}12$), tandis que la probabilité d'occupation augmentait avec la distance par rapport aux zones habitées ($\beta = 0{,}51 \pm 0{,}22$) et diminuait avec l'altitude ($\beta = -0{,}11 \pm 0{,}21$). **Enfin**, l'utilisation des sites par les bouquetins était positivement corrélée à la pente du terrain ($\beta = 0{,}39 \pm 0{,}17$) et à l'altitude du site ($\beta = 0{,}20 \pm 0{,}21$). Elle était plus faible à Silkhem-B que dans les autres zones ($\beta = -1{,}41 \pm 0{,}66$), et sa détectabilité était plus faible sur les sites équipés de pièges photographiques à haute sensibilité ($\beta = -0{,}84 \pm 0{,}29$; voir également le Tableau C.1 pour la sélection du modèle mono-espèce et le Tableau C.2 pour les résultats du modèle multi-espèces concernant les coefficients des covariables).

Le paramètre de cooccurrence pour le couple d'espèces « bouquetin – bétail » a été estimé à $\alpha = -0{,}30 \pm 0{,}44$ (Fig. 3 et Tableau C.2). L'estimation de la cooccurrence entre le léopard des neiges et le bétail était de $\alpha = -0{,}94 \pm 0{,}54$. La cooccurrence entre le loup et le bétail présentait un paramètre estimé à $\alpha = 0{,}98 \pm 0{,}49$. La paire d'espèces présentant le paramètre de cooccurrence le plus élevé était celle du bouquetin et du léopard des neiges, avec une estimation de $\alpha = 1{,}70 \pm 0{,}61$. Les deux prédateurs présentaient une cooccurrence estimée à $\alpha = 1{,}03 \pm 0{,}51$. **Enfin**, le couple loup – bouquetin présentait un paramètre estimé à $\alpha = -0{,}97 \pm 0{,}54$. Les prévisions de la probabilité d'occupation d'un site par chaque espèce, conditionnées par la présence ou l'absence de l'espèce en interaction, dérivées du modèle de cooccurrence multispécifique, sont présentées à la Figure 4.

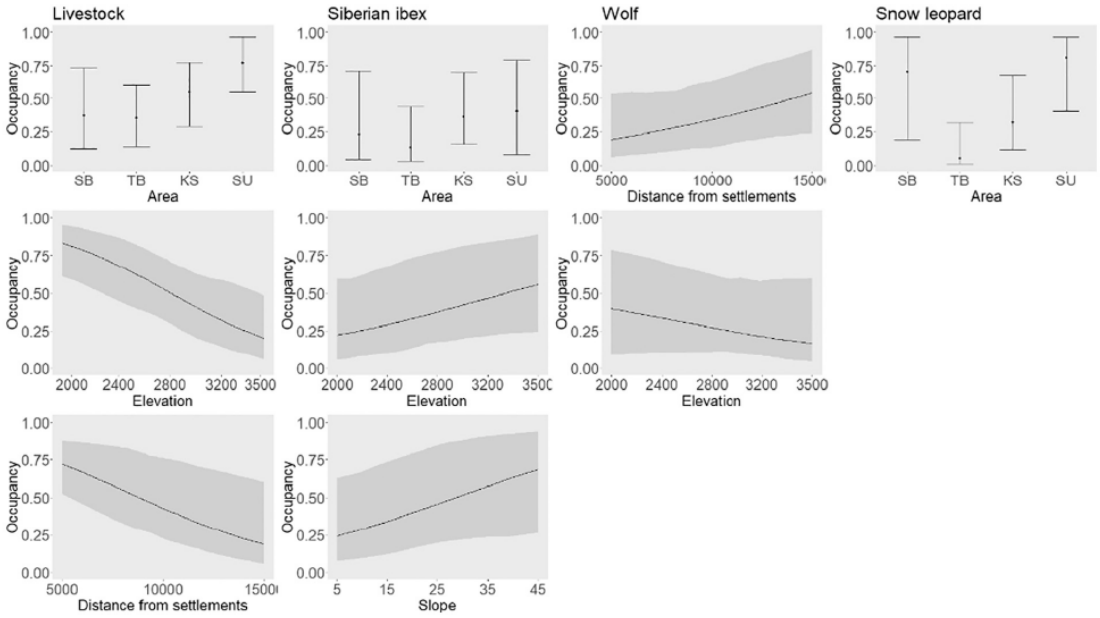


Fig. 2. Graphiques bivariés illustrant les relations entre la probabilité de présence de chaque espèce, extraite du modèle de cooccurrence multispécifique, et les covariables sélectionnées issues des relevés par pièges photographiques menés dans quatre zones de l'ouest de la Mongolie. SB désigne le parc national de Silkhem-B, TB le parc national de Tavan Bogd, KS la zone de protection spéciale de Khork Serkhe et SU le massif de Sutai. Les barres d'erreur et les bandes représentent les intervalles de confiance à 95%. Pour extraire la probabilité de présence prédite pour une covariable donnée, toutes les autres covariables ont été fixées à leur valeur moyenne (c'est-à-dire zéro). Les graphiques bivariés illustrant les effets sur la détectabilité sont présentés à l'annexe D

Les animaux domestiques et les humains ont montré un schéma d'activité nettement diurne, avec un pic d'activité vers midi. Les bouquetins étaient également principalement actifs pendant la journée, avec deux pics d'activité tôt le matin et en fin d'après-midi. Le profil d'activité des deux carnivores différait : les léopards des neiges présentaient un profil d'activité crépusculaire et nocturne, avec deux pics au crépuscule et à l'aube, ainsi qu'un niveau d'activité plus élevé la nuit que le jour, tandis que les **loups** avaient un profil d'activité plus constant, sans différence marquée entre les heures diurnes et nocturnes (Fig. 5). Le coefficient maximal de **chevauchement** entre les profils d'activité a été observé entre les bouquetins et le bétail (Δ = 0,80 ; IC à 95% : 0,74-0,87), suivi par celui entre le léopard des neiges et le loup (Δ = 0,79 ; 0,70-0,88). Un niveau intermédiaire de chevauchement a été observé entre le loup et le bouquetin (Δ = 0,69 ; 0,59-0,79) et entre le loup et le bétail (Δ = 0,62 ; 0,53-0,71). Les valeurs les plus faibles ont été enregistrées pour les paires léopard des neiges - bouquetin (Δ = 0,51 ; 0,43-0,58) et léopard des neiges - bétail (Δ = 0,44 ; 0,39-0,49).

4. DISCUSSION

En modélisant la co-occurrence du léopard des neiges, du loup, du bouquetin de Sibérie et du bétail dans l'Altaï Mongol, à l'échelle de sites sélectionnés pour maximiser les observations de léopards des neiges, nous avons apporté une contribution à la compréhension de l'impact sur la faune sauvage de **l'intrusion** du bétail dans les aires protégées. Nous avons enregistré la présence de bétail dans une grande partie de toutes les zones échantillonnées, avec une fréquence moyenne estimée à 0,52. Cette présence diffuse de bétail met clairement en évidence un manque d'efficacité de la protection dans les aires protégées ciblées, car selon la législation Mongole, le pâturage n'est pas autorisé dans les zones strictement protégées et

n'est autorisé que dans les « zones à usage limité » au sein des parcs nationaux. Étonnamment, malgré une forte présence de bétail à Sutai, c'est également dans cette zone, qui ne bénéficiait d'aucune protection légale au moment de l'étude, que nous avons constaté la plus forte présence des trois espèces sauvages. Les raisons de ces différences entre les zones ne sont pas évidentes a première vue ; **cependant**, nous avons observé qualitativement des peaux et des pièges dans les habitations des éleveurs dans toutes les zones à l'exception de Sutai (F.R., données non publiées), ce qui suggère que le braconnage de la faune sauvage pourrait être davantage pratiqué par les Kazakhs que par les Mongols, car leurs croyances religieuses différentes influenceraient, selon certaines sources, l'attitude des communautés locales envers la faune sauvage (Bhatia et al., 2017). Outre ces observations générales, les résultats de notre modélisation révèlent un certain nombre de tendances concernant la répartition spatiale des espèces cibles au sein des zones échantillonnées, qui indiquent généralement un effet potentiellement négatif du bétail sur la présence du léopard des neiges, tandis qu'ils suggèrent un effet positif sur le loup, peut-être lié à l'interdiction de la chasse dans les aires protégées et à la persécution de cette espèce en dehors de celles-ci.

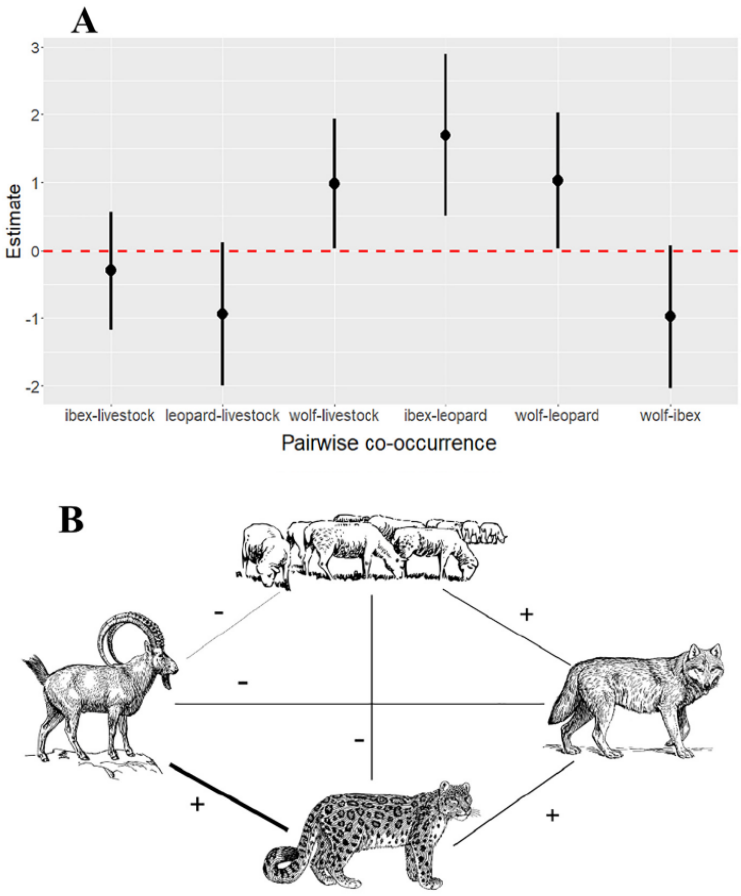


Fig. 3. (A) Estimations moyennes des paramètres de cooccurrence issues du modèle de cooccurrence multispécifique. Les barres indiquent les intervalles de confiance à 95%. La ligne pointillée rouge correspond à une estimation du paramètre de cooccurrence égale à zéro. Les valeurs situées au-dessus de la ligne indiquent une cooccurrence positive, tandis que celles situées en dessous indiquent une cooccurrence négative. (B) Représentation schématique du signe des relations de cooccurrence entre les paires d'espèces. L'épaisseur des traits est proportionnelle à l'amplitude de l'estimation de la cooccurrence. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à consulter la version en ligne de cet article.)

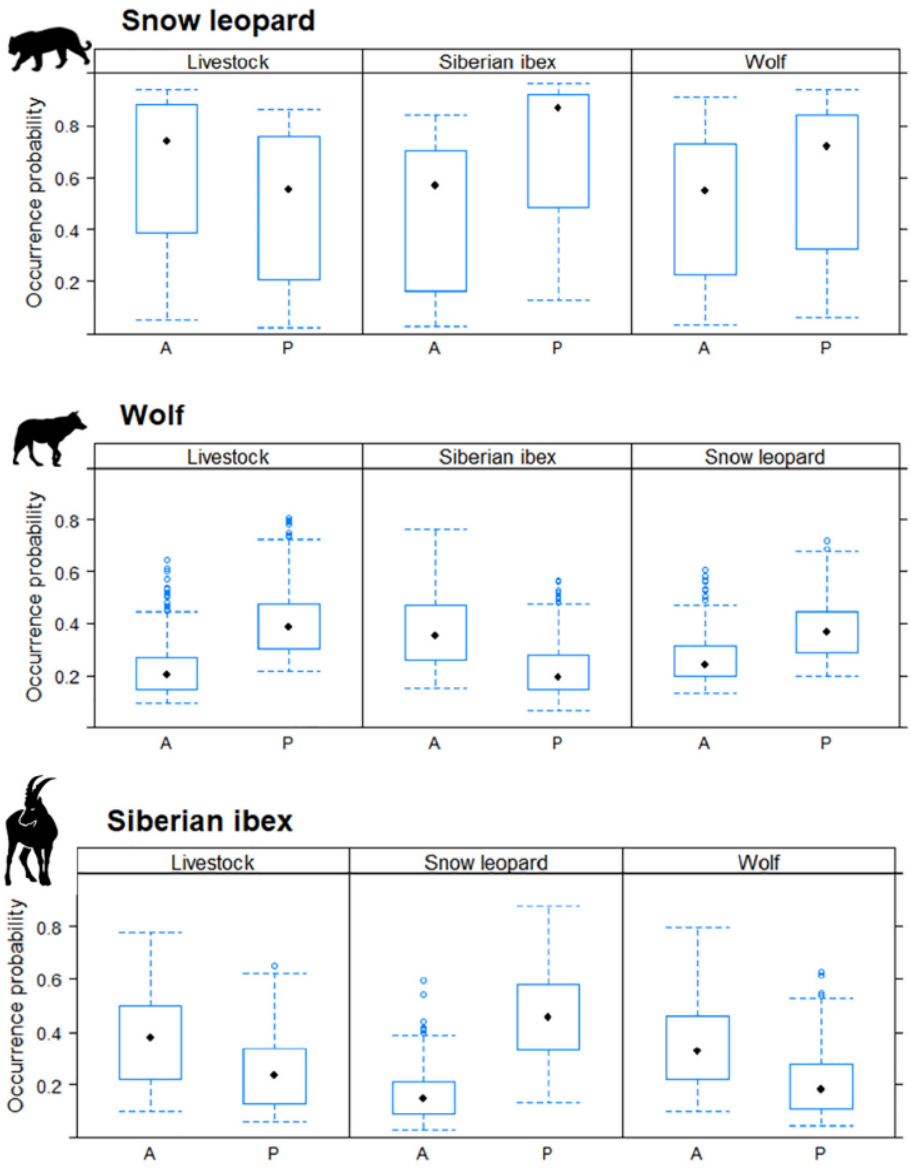


Fig. 4. Probabilités de présence prédites à partir du modèle de cooccurrence multispécifique, développé à partir de données issues de pièges photographiques dans quatre zones de l'ouest de la Mongolie. La présence de chaque espèce (axe des y) est prédite en fonction de la présence (P) ou de l'absence (A) d'une autre espèce (axe des x), indiquée dans le titre de chaque boîte. Les points et les lignes noirs indiquent respectivement la médiane et la moyenne, les encadrés bleu clair représentent les premier et troisième quartiles, et les lignes pointillées horizontales indiquent les valeurs minimales et maximales. Les prévisions ont été calculées à partir des valeurs réelles des covariables pour nos 216 sites d'échantillonnage. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à consulter la version en ligne de cet article.)

La cooccurrence positive entre le léopard des neiges et le bouquetin vient étayer l'hypothèse d'une relation prédateur-proie qui semble prévaloir indépendamment de la présence de bétail. Étant donné qu'aucune covariable environnementale n'a eu d'effet significatif sur l'utilisation des sites par le léopard des neiges, ce résultat suggère que l'abondance des proies sauvages pourrait être un facteur clé de l'utilisation de l'habitat par le léopard des neiges (Suryawanshi et al., 2017). **De plus**, nous avons mis en évidence un indice potentiel d'effet négatif du bétail sur le léopard des neiges, comme le révèle le paramètre de cooccurrence spatiale négatif, dont l'intervalle de confiance à 95% chevauchait toutefois légèrement zéro. **Par ailleurs**, l'activité temporelle du léopard des neiges était nettement **nocturne**, ce qui signifie que la cooccurrence de ce prédateur avec le bétail était faible tant sur le plan spatial que temporel,

compte tenu du mode de vie clairement diurne des animaux domestiques. Il s'agit d'un résultat précieux, car les connaissances permettant de déterminer si le bétail représente une ressource alimentaire supplémentaire et, par conséquent, « attire » les léopards des neiges ou les éloigne par des perturbations directes restent limitées ; **toutefois**, Sharma et al. (2015) ont mis en évidence des effets négatifs d'une forte densité de bétail sur l'utilisation de l'habitat par le léopard des neiges dans l'Himalaya Indien. La probabilité plus élevée d'occupation des sites par le léopard des neiges en l'absence de bétail pourrait également s'expliquer par un taux de prédation du bétail relativement faible de la part du léopard des neiges dans les zones cibles, comme le suggèrent d'autres études menées en Mongolie (Mijiddorj et al., 2018 ; Augugliaro et al., 2020). **Toutefois**, des données sur le régime alimentaire du léopard des neiges et le choix de ses proies seront nécessaires pour évaluer la validité de cette interprétation (par exemple, Johansson et al., 2015 ; Hacker et al., 2021).

Notre **hypothèse** concernant l'effet négatif de la présence de bétail sur le bouquetin **n'a pas** été confirmée, puisque l'intervalle de confiance à 95% du paramètre de cooccurrence chevauchait largement zéro. **Toutefois**, le signe de la cooccurrence des espèces était négatif, ce qui indique soit qu'un effet négatif était présent mais faible, soit que la taille de notre échantillon n'était pas suffisante pour déterminer la nature de cette interaction interspécifique potentielle. La composition de la niche alimentaire des bouquetins et des chèvres et moutons domestiques se chevauche largement, et des études antérieures ont généralement mis en évidence des effets néfastes du bétail sur les ongulés sauvages de montagne en Asie centrale et dans l'Himalaya (par exemple Bagchi et Mishra, 2006 ; Sharma et al., 2015 ; Sirajud-Din et al., 2016). **Contrairement** aux schémas d'interaction spatiale observés chez les léopards des neiges, les loups co-occuraient de manière positive avec le bétail, tandis qu'une co-occurrence potentiellement négative avec les bouquetins était suggérée. La cooccurrence négative, bien que non significative, entre le loup et le bouquetin corrobore notre hypothèse selon laquelle cet ongulé, adapté aux falaises, est peu adapté comme proie du loup, ainsi que les conclusions d'études antérieures menées en Asie centrale (par exemple, Chetri et al., 2017). Le fait que la probabilité d'occupation d'un site par le loup soit plus élevée en présence de bétail a des implications potentielles au regard des conflits entre l'homme et la faune sauvage documentés dans les zones d'étude. **En effet**, les résultats d'Augugliaro et al. (2020) montrent que la prédation des loups sur le bétail augmente dans les aires protégées (AP), car la chasse au loup y est interdite et que, par conséquent, les effectifs de loups au sein des AP pourraient être plus élevés que dans les zones non protégées où ils sont persécutés. **Ainsi**, même si la partie intérieure des aires protégées ne constitue pas nécessairement un habitat optimal pour les loups, celles-ci semblent leur offrir à la fois une protection contre le braconnage (Clark et al., 2006) et le bétail comme source de nourriture pour ce carnivore. Le fait que les loups aient été actifs tout au long de la journée, sans qu'aucun signe n'indique qu'ils évitaient le bétail ou les humains à certains moments, corrobore davantage cette **hypothèse** et souligne leur moindre sensibilité aux perturbations par rapport au léopard des neiges. **Cependant**, la probabilité d'occupation des sites par le loup augmentait significativement à mesure que la distance par rapport aux établissements humains s'accroissait, un schéma inverse de celui observé pour le bétail. La probabilité plus élevée d'occupation des sites par les loups loin des habitations des éleveurs et là où du bétail est également présent, concorde avec les données indiquant que la plupart des prédations ont lieu lorsque les troupeaux **ne sont pas** surveillés (Mijiddorj et al., 2018). La cooccurrence positive que nous avons constatée entre le loup et le léopard des neiges pourrait refléter une absence de concurrence directe par interférence.

Toutefois, cela s'explique probablement aussi par le plan d'échantillonnage, selon lequel les sites choisis pour maximiser la détection du léopard des neiges pouvaient également convenir au loup.

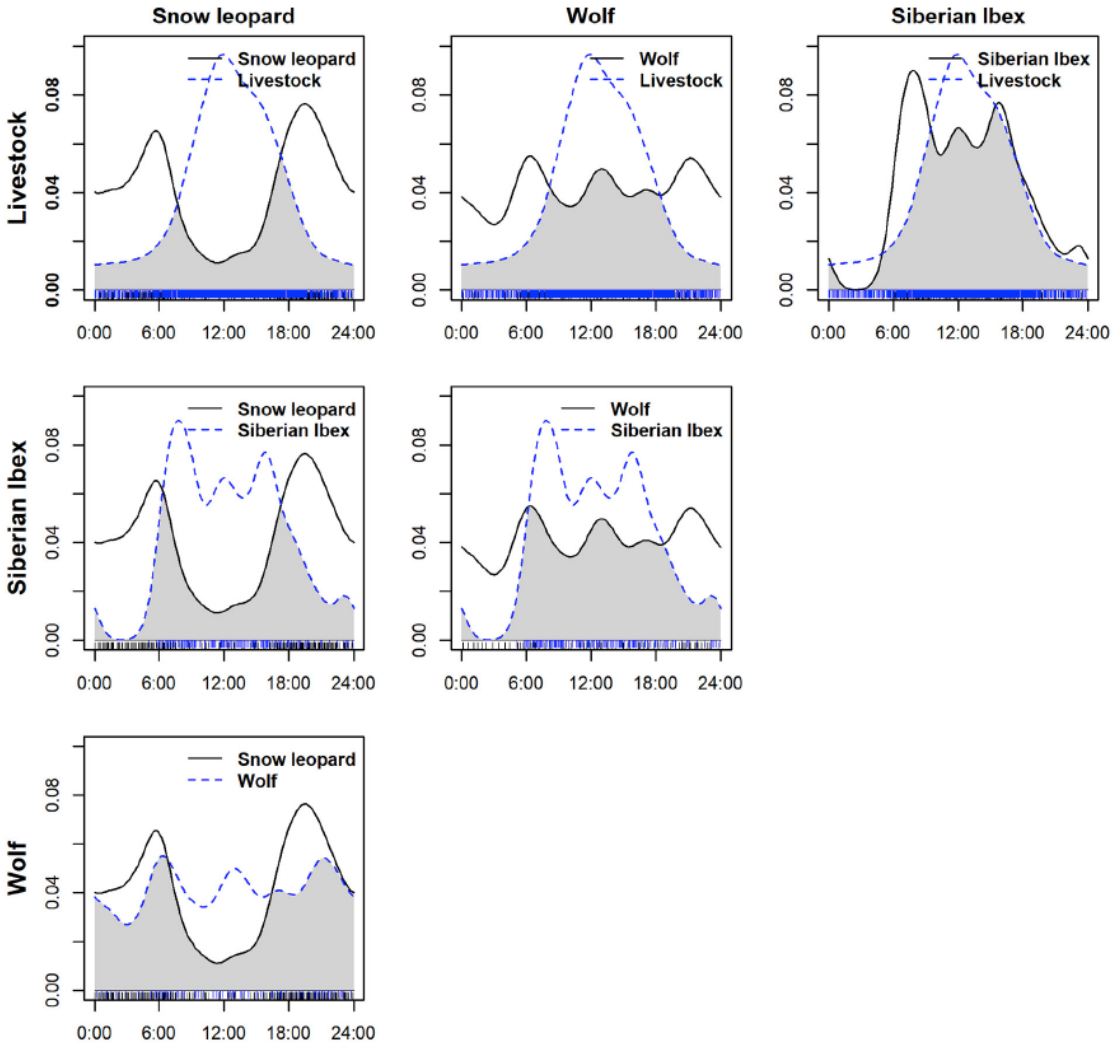


Fig. 5. Courbes illustrant le profil d'activité de chaque espèce et leur chevauchement temporel avec celui des autres espèces, d'après les observations réalisées à l'aide de pièges photographiques dans quatre zones de l'ouest de la Mongolie. Le chevauchement des périodes d'activité entre les espèces est mis en évidence en gris. L'axe des y représente la densité d'activité et l'axe des x indique l'heure. Les différentes espèces de chaque paire sont représentées respectivement par une ligne noire continue et une ligne pointillée bleue. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à consulter la version en ligne de cet article.)

4.1. Conclusions et recommandations en matière de conservation

Cette étude montre que la **modélisation** de la co-occurrence récemment développée, qui assouplit l'hypothèse de dominance-subordination, constitue une approche utile pour déterminer les effets du pâturage du bétail sur plusieurs espèces sauvages. Elle nous a permis d'évaluer à la fois les effets sur chaque espèce et sur leurs interactions spatiales, tout en tenant compte des préférences d'utilisation de l'habitat, ce qui offre une compréhension plus complète de la manière dont le système proie-prédateur en interaction réagit à l'influence anthropique. Au sein des aires protégées, notre plan d'échantillonnage a ciblé l'habitat présumé optimal du léopard des neiges ; **par conséquent**, les conclusions concernant les interactions spatio-temporelles entre les espèces doivent être principalement mises en

relation avec ces zones au sein du paysage plus large. Nos résultats ont plusieurs implications en matière de conservation : (**1**) la présence diffuse de bétail à l'intérieur des aires protégées, même au sein des habitats faunistiques essentiels, nécessite une protection plus efficace et la mise en place de régimes de pâturage durables. Nous n'avons trouvé aucune preuve sur le terrain de l'existence de la supposée « zone spéciale » dans les deux parcs nationaux, et nos données sur la présence de bétail ne semblent pas compatibles avec de telles restrictions. (**2**) Le fait que le léopard des neiges **évite** éventuellement le bétail pourrait refléter la sensibilité de cette espèce menacée aux troupeaux en pâturage. Cela est particulièrement préoccupant si l'on considère que le nombre de chèvres dans la région a plus que triplé au cours des 30 dernières années (Office national des statistiques de Mongolie, 2020) et que la plupart des éleveurs dans nos zones d'étude semblent avoir pour objectif d'augmenter la taille de leurs troupeaux (Augugliaro et al., 2020). Actuellement, le gouvernement Mongol encourage les éleveurs à augmenter leurs effectifs de bétail (Endicott, 2012), et cette politique ne semble pas compatible avec la conservation du système prédateur-proie léopard des neiges – bouquetin de Sibérie dans les montagnes de l'Altaï. Nous recommandons d'intégrer la conservation de la faune sauvage dans les programmes de soutien gouvernementaux, afin de renforcer la compatibilité entre l'élevage et la biodiversité. (**3**) La coexistence positive entre les loups et le bétail attire l'attention sur le risque de conflits entre l'homme et la faune sauvage. **En effet**, Augugliaro et al. (2020) ont constaté que les loups étaient responsables de la plupart des attaques de bétail survenant dans l'ouest de la Mongolie. Étant donné que la prédation par les loups se produit principalement lorsque les troupeaux sont laissés sans surveillance, limiter les conflits entre loups et humains pourrait nécessiter une surveillance plus constante des troupeaux (Mijiddorj et al., 2018). Les enclos ne sont généralement pas utilisés en été, ce qui pourrait accroître le nombre d'animaux d'élevage en liberté au sein des aires protégées pendant cette saison et augmenter le risque de prédation nocturne par les prédateurs. Nous recommandons donc de promouvoir l'utilisation d'enclos à l'épreuve des prédateurs tout au long de l'année.

References

Ali, U., Minhas, R.A., Awan, M.S., Ahmed, K.B., Qamar, Q.Z., Dar, N.I., 2016. Human-grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) conflict in Shounther Valley, District Neelum, Azad Jammu and Kashmir, Pakistan. Pak. J. Zool. 48 (3).

Augugliaro, A., Christe, P., Janchivlamdan, C., Baymanday, H., Zimmermann, F., 2020. Patterns of human interaction with snow leopard and co-predators in the Mongolian western Altai: current issues and perspectives. Glob. Ecol. Conserv. 24, e01378.

Bagchi, S., Mishra, C., 2006. Living with large carnivores: predation on livestock by the snow leopard (*Uncia uncia*). J. Zool. 268 (3), 217–224.

Bar-On, Y.M., Phillips, R., Milo, R., 2018. The biomass distribution on Earth. Proc. Natl. Acad. Sci. 115 (25), 6506–6511.

Berger, J., Buuveibaatar, B., Mishra, C., 2013. Globalization of the cashmere market and the decline of large mammals in Central Asia. Conserv. Biol. 27 (4), 679–689.

Bhatia, S., Redpath, S.M., Suryawanshi, K., Mishra, C., 2017. The relationship between religion and attitudes toward large carnivores in Northern India? Hum. Dimens. Wildl. 22 (1), 30–42.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multi-Model Inference. A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed. Springer, New York.

Chetri, M., Odden, M., Wegge, P., 2017. Snow leopard and Himalayan wolf: food habits and prey selection in the Central Himalayas, Nepal. PLoS One 12 (2).

Clark, E.L., Munkhbat, J., Dulamtseren, S., Baillie, J.E.M., Batsaikhan, N., Samiya, R., Stubbe, M., 2006. Mongolian Red List of mammals. In: Regional Red List Series, vol. 1. Zoological Society of London, London, UK.

Ekernas, L.S., Sarmento, W.M., Davie, H.S., Reading, R.P., Murdoch, J., Wingard, G.J., Berger, J., 2017. Desert pastoralists' negative and positive effects on rare wildlife in the Gobi. Conserv. Biol. 31 (2), 269–277.

Endicott, E., 2012. A History of Land Use in Mongolia: The Thirteenth Century to the Present. Springer, New York, p. 1004.

FAO, 2009. The State of Food and Agriculture. Livestock in the Balance. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.

Fiske, I., Chandler, R., 2011. Unmarked: an R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. J. Stat. Softw. 43 (10), 1–23.

Gandiwa, P., Matsvayi, M., Ngwenya, M.M., Gandiwa, E., 2011. Assessment of livestock and human settlement encroachment into northern Gonarezhou National Park, Zimbabwe. J. Sustain. Dev. Afr. 13 (5), 19–33.

Gordon, I.J., 2018. Livestock production increasingly influences wildlife across the globe. Animal 12 (s2), s372–s382.

Hacker, C.E., Jevit, M., Hussain, S., Muhammad, G., Munkhtsog, B., Munkhtsog, B., Janecka, J.E., 2021. Regional comparison of snow leopard (Panthera uncia) diet using DNA metabarcoding. Biodivers. Conserv. 1–21.

Herrero, M., Havlík, P., Valin, H., Notenbaert, A., Rufino, M.C., Thornton, P.K., Obersteiner, M., 2013. Biomass use, production, feed efficiencies, and greenhouse gas emissions from global livestock systems. Proc. Natl. Acad. Sci. 110 (52), 20888–20893.

Jackson, R.M., Roe, J.D., Wangchuk, R., Hunter, D.O., 2005. Surveying Snow Leopard Populations With Emphasis on Camera Trapping: A Handbook. The Snow Leopard Conservancy, Sonoma, California.

Sharma, R.K., Bhatnagar, Y.V., Mishra, C., 2015. Does livestock benefit or harm snow leopards? Biol. Conserv. 190, 8–13.

Shehzad, W., McCarthy, T.M., Pompanon, F., Purevjav, L., Coissac, E., Riaz, T., Taberlet, P., 2012. Prey preference of snow leopard (*Panthera uncia*) in South Gobi, Mongolia. PLoS One 7 (2).

Shrestha, A., Thapa, K., Subba, S.A., Dhakal, M., Devkota, B.P., Thapa, G.J., Thapa, K., 2019. Cats, canines, and coexistence: dietary differentiation between the sympatric Snow Leopard and Grey Wolf in the western landscape of Nepal Himalaya. J. Threat. Taxa 11 (7), 13815–13821.

Siraj-ud-Din, M., Minhas, R.A., Khan, M., Ali, U., Bibi, S.S., Ahmed, B., Awan, M.S., 2016. Conservation status of Ladakh Urial (*Ovis vignei vignei* Blyth, 1841) in Gilgit Baltistan, Pakistan. Pak. J. Zool. 48 (5).

Snow Leopard Network, 2014. Snow Leopard Survival Strategy. Revised 2014 Version. Snow Leopard Network, Seattle, Washington, USA.

Johansson, Ö., Mccarthy, T., Samelius, G., Andrén, H., Tumursukh, L., Mishra, C., 2015. Snow leopard predation in a livestock dominated landscape in Mongolia. Biol. Conserv. 184, 251–258.

Lecraw, D.J., Eddleston, P., McMahon, A., 2005. A Value Chain Analysis of the Mongolian Cashmere Industry. USAID Economic Policy Reform Competitiveness Project, Ulan Bator.

Machovina, B., Feeley, K.J., Ripple, W.J., 2015. Biodiversity conservation: the key is reducing meat consumption. Sci. Total Environ. 536, 419–431.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Andrew Royle, J., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology 83 (8), 2248–2255.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, A.J., Pollock, K.H., Bailey, L.L., Hines, J.E., 2017. Occupancy estimation and modelling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier.

McCarthy, T., Mallon, D., Nyhus, P.J. (Eds.), 2016. Snow Leopards. Academic Press.

McCarthy, T., Mallon, D., Jackson, R., Zahler, P., McCarthy, K., 2017. *Panthera uncia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017.

Meredith, M., Ridout, M., 2016. Overview of the overlap package. In: R Project, pp. 1–9.

Mijiddorj, T.N., Alexander, J.S., Samelius, G., Badola, R., Rawat, G.S., Dutta, S., 2018. Corrigendum to: livestock depredation by large carnivores in the South Gobi, Mongolia. Wildl. Res. 45 (4), 381.

Mishra, C., Van Wieren, S.E., Ketner, P., Heitkonig, I.M.A., Prins, H.H.T., 2004. Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. J. Appl. Ecol. 41, 344–354.

Mishra, C., Redpath, S.R., Suryawanshi, K.R., 2016. Livestock predation by snow leopards: conflicts and the search for solutions. In: Snow Leopards. Academic Press, pp. 59–67.

National Statistics Office of Mongolia, 2020. https://www.en.nso.mn/.

Pacifici, M., Di Marco, M., Watson, J.E., 2020. Protected areas are now the last strongholds for many imperiled mammal species. Conserv. Lett. 13 (6), e12748.

QGIS Development Team, 2018. QGIS geographic information system. In: Open Source Geospatial Foundation Project. http://qgis.osgeo.org.

R Core Team, 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. https://www.R-project.org/.

Reid, R.S., Bedelian, C., Said, M.Y., Kruska, R.L., Mauricio, R.M., Castel, V., Thornton, P. K., 2009. Global livestock impacts on biodiversity. In: Livestock in a Changing Landscape. Drivers, Consequences, and Responses, vol. 1, pp. 111–138.

Ripple, W.J., Newsome, T.M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K.T., Galetti, M., Macdonald, D.W., 2015. Collapse of the world's largest herbivores. Sci. Adv. 1 (4), e1400103.

Rota, C.T., Ferreira, M.A., Kays, R.W., Forrester, T.D., Kalies, E.L., McShea, W.J., Millspaugh, J.J., 2016. A multispecies occupancy model for two or more interacting species. Methods Ecol. Evol. 7 (10), 1164–1173.

Rovero, F., Augugliaro, C., Havmøller, R.W., Groff, C., Zimmermann, F., Oberosler, V., Tenan, S., 2020. Co-occurrence of snow leopard *Panthera uncia*, Siberian ibex *Capra sibirica* and livestock: potential relationships and effects. Oryx 54 (1), 118–124.

Suryawanshi, K.R., Redpath, S.M., Bhatnagar, Y.V., Ramakrishnan, U., Chaturvedi, V., Smout, S.C., Mishra, C., 2017. Impact of wild prey availability on livestock predation by snow leopards. R. Soc. Open Sci. 4 (6), 170026.

Tumursukh, L., Suryawanshi, K.R., Mishra, C., McCarthy, T.M., Boldgiv, B., 2016. Status of the mountain ungulate prey of the endangered snow leopard *Panthera uncia* in the Tost Local Protected Area, South Gobi, Mongolia. Oryx 50 (2), 214–219.

Twining, J.P., Montgomery, W.I., Tosh, D.G., 2020. Declining invasive grey squirrel populations may persist in refugia as native predator recovery reverses squirrel species replacement. J. Appl. Ecol. 58 (2), 248–260.

Xu, F., Ma, M., Wu, Y., Yang, W., 2012. Winter daytime activity budgets of asiatic ibex Capra sibirica in Tomur National Nature Reserve of Xinjiang, China. Pak. J. Zool. 44 (2), 389–392.

Zimmermann, F., Foresti, D., Rovero, F., 2016. Behavioural studies. In: Rovero, F., Zimmermann, F. (Eds.), Camera-Trapping for Wildlife Research. Pelagic Publishing, Exeter, UK, pp. 142–167.