

Pièges environnementaux anthropiques : où est-ce que les loups tuent leurs proies dans une forêt commerciale ?

Forest Ecology and Management 397 (2017) 117–125



Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

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

Anthropogenic environmental traps: Where do wolves kill their prey in a commercial forest?



Katarzyna Bojarska^{a,*}, Magdalena Kwiatkowska^b, [Piotr Skórka](#)^a, Roman Gula^c, Jörn Theuerkauf^c, Henryk Okarma^b

^a Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences, Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, Poland

^b Institute of Environmental Sciences, Jagiellonian University, Gronostajowa 7, 30-387 Kraków, Poland

^c Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Wilcza 64, 00-679 Warszawa, Poland

Résumé

La sélection des sites d'abattage « Kill site » est une partie importante de la prédation. Dans les habitats modifiés par l'homme, les caractéristiques des paysages anthropiques peuvent augmenter ou diminuer l'efficacité de chasse des prédateurs. Nous avons étudié quel type d'habitat améliore le succès de la prédation chez le loup *Canis lupus* à la recherche d'ongulés, dans une forêt à gestion intensive de l'ouest de la Pologne. Nous avons utilisé la télémétrie GPS et la détection dans la neige pour localiser les kill sites. Les caractéristiques d'habitat de 66 kill sites différaient de ceux de 66 sites sans mise à mort. La proximité des bordures d'habitat, des plans d'eau ou les cours d'eau et les clôtures forestières augmentait la probabilité d'un abattage réussi. Les caractéristiques des Kill sites ont différencié entre les deux principales espèces de proies. Le cerf élaphe *Cervus elaphus* a été principalement tué près des bordures d'habitat et l'eau (respectivement 81% et 36% des sites d'abattage) et dans les peuplements forestiers plus jeunes. Les chevreuils *Capreolus capreolus* ont été tués principalement près des clôtures forestières (43% des sites d'abattage). Nous concluons que la gestion forestière peut influencer la vulnérabilité des proies et la sélection des proies par les loups. Les pratiques de gestion créent des pièges environnementaux (par exemple des clôtures, des lisières d'habitat) qui aident les loups à tuer leurs proies. Cette connaissance peut être appliquée dans la gestion des forêts pour faciliter la prévention des dommages par les ongulés, par exemple par de petites et non de grandes coupes à blanc. Nos résultats suggèrent également que garder certains éléments de l'habitat naturel tels que les marécages, les étangs ou les arbres tombés, peut être en corrélation positive avec l'efficacité de la chasse du loup et peut-être ajouter dans les forêts commerciales le contrôle des ongulés. Par conséquent, la présence de loups dans les forêts commerciales peut être une situation avec des avantages pour la conservation de la forêt et du loup.

INTRODUCTION

L'efficacité de la chasse influe sur la santé des prédateurs et, en tant que telle, imprime une forte sélection naturelle (Krebs, 1978; Castellanos, 2004). Les prédateurs peuvent optimiser leur alimentation en sélectionnant les habitats qui offrent les meilleures possibilités de chasse en termes de gain énergétique net (Stephens et Krebs, 1986). Les différents milieux et les différents attributs d'habitat peuvent être importants à différents stades de la prédation (Hebblewhite et al., 2005; Hopcraft et al., 2005; Davidson et al., 2012; McPhee et al., 2012). Cela crée une hétérogénéité dans le risque de

prédation à travers le paysage (Lima et Dill, 1990; Hebblewhite et al., 2005). Le choix des prédateurs de chasser est affecté par la densité des proies, **la détectabilité et la prévisibilité** (Travis et Palmer, 2005; Nachman, 2006), mais les kill ont lieu dans des zones où les proies sont facile à capturer, qui peut ne pas nécessairement coïncider avec des zones de haute la densité de proies (Bergman et al., 2006, Theuerkauf et Rouys, 2008; McPhee et al., 2012). Ce phénomène a été signalé chez les prédateurs **embusqués** –lynx- (Hopcraft et al., 2005; Podgórski et al., 2008) et les prédateurs qui coursent leur proie –loup- (Gula, 2004, Rhodes et Rhodes, 2004; Kauffman et al., 2007). Plusieurs caractéristiques d'habitat peuvent fournir une

couverture à l'approche d'un prédateur ou entraver l'évasion d'une proie (Hopcraft et al., 2005; Balme et al., 2007; Halofsky et Ripple, 2008). La sélection des zones de chasse et les caractéristiques des kill sites dépend également de la proie cible (Barbosa et Castellanos, 2004). La taille du corps, la vigilance, le comportement social, la possibilité de se défendre et la vitesse d'évasion affectent la **capturabilité** relative des proies et la valeur énergétique, et donc contribuer au **choix d'une proie optimale** pour les prédateurs généralistes (Barbosa et Castellanos, 2004; Benhaïem et al., 2008). Enfin, diverses espèces de proies diffèrent dans l'utilisation de l'habitat, qui peut à son tour influencer l'utilisation de l'espace par les prédateurs pendant la chasse (Barbosa et Castellanos, 2004, Schartel et Schaubert, 2016). Par conséquent, l'association entre le succès de la chasse et les caractéristiques d'habitat dépend fortement des espèces cibles (Fuller et al., 2007; Schartel et Schaubert, 2016).

Les modifications anthropiques dans le paysage peuvent affecter les relations prédateurs-proies (Wittmer et al., 2007; Kuijper et al., 2016). De tels changements comprennent des transformations du paysage causées par la pratique de l'agriculture (Sweitzer et al., 1997) et la fragmentation de l'habitat (Crooks et Soulé, 1999). Les pratiques de gestion forestière peuvent aussi modifier l'habitat et modifier les taux et les modèles spatiaux de prédation (Kunkel et Pletscher, 2000). On considère la gestion forestière intensive comme affectant négativement certains prédateurs, en particulier les grands carnivores qui souffrent souvent de perturbations liées à l'exploitation forestière et au développement de routes associées (Nielsen et al., 2008). La pratique d'une foresterie intensive simplifie les peuplements forestiers, ce qui peut détériorer les conditions de recherche de nourriture pour les espèces de carnivores qui ont besoin de couverture lors de l'approche et d'une complexité d'habitat pour tuer leurs proies (Podgórski et al., 2008). D'autre part, la gestion des forêts peut aider à améliorer le succès de prédation des carnivores. Par exemple, l'exploitation des forêts conduit souvent à une augmentation de la fragmentation, qui expose les animaux à la prédation, comme indiqué chez les oiseaux (examinés dans Stephens et al., 2004) et le caribou des bois *Rangifer tarandus* (Bergerud et Ballard, 1988). Cependant, les effets des modifications anthropiques de l'habitat sur les systèmes prédateurs-proies restent largement inconnus. Comprendre ces effets est crucial pour la conservation efficace des grands carnivores, en particulier de nos jours, alors qu'ils reviennent dans leurs anciens habitats, généralement modifiés (Chapron et al., 2014).

Plusieurs études ont montré que les loups *Canis lupus* sélectionnent des plans d'eau, les cours d'eau, la neige profonde, les pentes ou les limites d'habitat pour tuer leurs proies (Gula, 2004, Hebblewhite et al., 2005, Bergman et al. 2006; Ripple et Beschta, 2006; Kauffman et al., 2007; McPhee et al., 2012; Gervasi et al., 2013). Les caractéristiques d'habitat des kill sites varient selon les zones d'étude, les espèces proies et l'âge des proies (Gervasi et al., 2013; Montgomery et al., 2014). Les schémas spatiaux de risque de prédation par les loups peuvent varier même parmi les espèces proies

sympatriques, en raison de leur distribution différente et leur comportement antiprédateur (Gervasi et al., 2013, Mech et al., 2015). Cependant, la plupart des études susmentionnées ont été menées dans des zones protégées d'Amérique du Nord, qui offrent des habitats hétérogènes et relativement inchangés (mais voir Gervasi et al., 2013). En revanche, les loups qui recolonisent les forêts d'Europe centrale et occidentale doivent faire face à des paysages fortement modifiés et dominés par l'homme (Chapron et al., 2014). Dans l'ouest de la Pologne, les loups sont devenus rares après un programme d'éradication organisée par l'État dans les années 1960 et 1970 (Okarma, 1993). Après une reprise accrue et la croissance de la population depuis 2000, les loups se sont installés dans la plupart des grandes zones de l'ouest de la Pologne, se nourrissant principalement de cerfs rouges *Cervus elaphus*, de chevreuil *Capreolus capreolus* et de sanglier *Sus scrofa* (Nowak et al., 2011; Nowak et Mysłajek, 2016). Ces trois espèces d'ongulés diffèrent considérablement dans la taille du corps, les habitudes alimentaires, l'utilisation de l'habitat, la vitesse de course maximale et les réponses anti-prédatrices (Garland, 1983; et Kabai, 1989; Borkowski, 2004; Heard-Booth et Kirk, 2012; Kuijper et al., 2014). Par exemple, le chevreuil est un petit ongulé se nourrissant principalement de plantes herbacées, alors que le grand cerf préfère les graminées et les laïches (Latham et al., 1999). Contrairement au chevreuil, les cerfs rouges adultes tiennent parfois tête et se battent contre les loups quand ils sont attaqués, ou ils s'échappent dans l'eau (Mech et al., 2015). De plus, en raison des différences de taille, la structure de l'habitat peut entraver différemment la fuite de ces deux espèces. Par conséquent, les différences dans l'utilisation de l'habitat, la taille corporelle et le comportement anti-prédateur devraient entraîner une variation interspécifique des caractéristiques de milieu des kill sites.

Dans cette étude, nous avons étudié les caractéristiques des kill sites des loups dans une forêt commerciale intensément gérée de Pologne occidentale. Nous avons comparé les caractéristiques paysagères des kill sites à échelle précise avec d'autres localisations de loups. Nous avons émis l'hypothèse que:

- (1) Les sites de destruction seront plus communs près des structures qui gênent la fuite des proies (p. ex. clôtures, jeunes plantations denses, arbres), et augmente ainsi la probabilité de tuer avec succès.
- (2) Les caractéristiques d'habitat auront une incidence sur l'occurrence des kill sites du cerf et du chevreuil en raison de leurs différences de corpulence et de comportement anti-prédateur.

MATERIELS ET METHODES

Zone d'étude



Fig. 1. Lower Silesia Forest, western Poland

Notre zone d'étude était la partie ouest de la forêt de Basse-Silésie, au sud-ouest de la Pologne (environ 260 km², Fig. 1), englobant quatre forêts districtes: Ruszów, Wymiarki, Pien'sk et Wegliniec. La zone est plate avec une altitude moyenne qui varie de 120 à 160 m a.s.l. La moyenne des températures annuelles au cours de la période d'étude était de 9,7°C, avec des valeurs journalières moyenne allant de -16,3 à 29,5°C (Institut de Météorologie et gestion de l'eau, Pologne). La couverture de neige pendant l'étude a persisté pendant 7 à 71 jours chaque hiver (en moyenne 24), avec une couverture de neige jusqu'à 10 cm de profondeur (Institut de Météorologie et de Gestion de l'Eau, Pologne). Les zones boisées occupent 83% de la superficie (figure 1) principalement des peuplements de pin sylvestre *Pinus sylvestris*, d'épinette de Norvège *Picea abies*, de bouleau *Betula* spp. et de chêne *Quercus* spp. La zone d'étude a été récoltée pour le bois depuis le Moyen Age, mais la foresterie durable impliquant le reboisement a commencé au 19^{ème} siècle (Bena, 2012). Actuellement, la gestion forestière implique une exploitation intensive, le reboisement et l'installation de **clôtures** pour empêcher la divagation des ongulés. Les clôtures ont une hauteur de 2 m et leur densité est de 0,9 km / km². Les peuplements clôturés occupent 2,5% de la forêt et la superficie moyenne d'une plantation clôturée est d'environ 0,02 km² (données des districts forestiers d'État Ruszów et Wymiarki). Les zones humides étaient autrefois communes dans la région, mais le drainage permanent a transformé fortement la végétation ; il existe à présent un vaste système de fossés de drainage (Bazarnik et al., 1998). La plantation d'arbres dans les milieux humides est associée à des labours. Ces zones, caractérisées par des rainures dans le sol parallèles d'une profondeur (jusqu'à 0,5 m), représentent les seuls sites avec un terrain d'une rugosité considérable. La forêt est divisée en compartiments rectangulaire d'environ 750X370m, chacun accessible par un réseau dense de routes forestières (environ 6 km / km²). Il y a une grande rivière (le Neisse lusitanien) et plusieurs petits cours d'eau qui traversant la zone d'étude, et quelques réservoirs d'eau artificiels construits pour la pêche, la gestion des incendies et des objectifs de rétention d'eau. Les espèces d'ongulés présentes dans la zone d'étude comprennent le cerf commun (2,9 individus / km²), le chevreuil

(3,5 individus / km²) et le sanglier (9 individus / km²), des daims *Dama Dama* et des orignaux *Alces alces* (données du district forestier national de Ruszów). Le loup est actuellement la seule grande espèce de carnivores ici. La densité de population humaine est d'environ 25 habitants / km² (Office central des statistiques de Pologne, 2014). La densité des routes publiques est d'environ 0,11 km / km² et de lignes ferroviaires d'environ 0,12 km / km².

RESULTATS

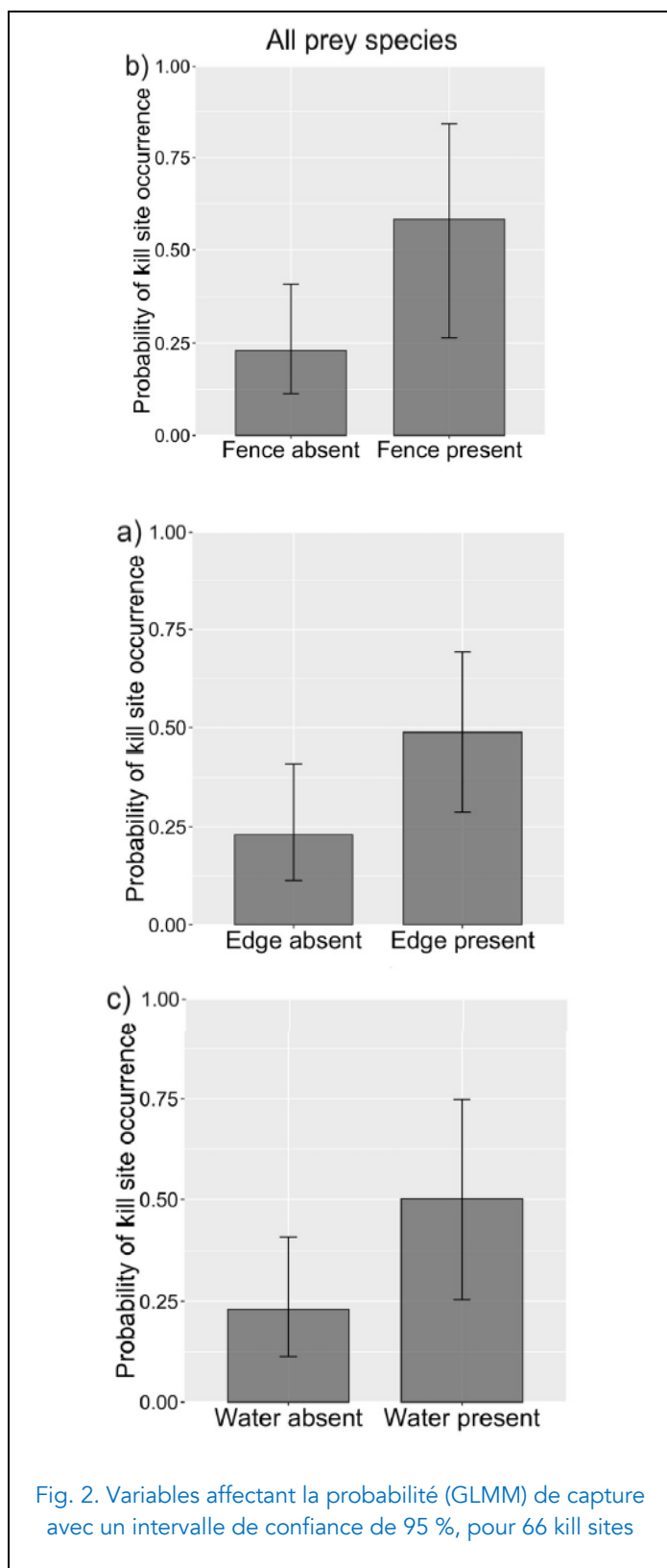
Dix modèles prédisent mieux la présence de kill sites (tableau S1). Les loups ont principalement tué leurs proies près de bordures d'habitat, de l'eau ou des clôtures forestières (Tableau 1, Fig. 2). La présence de ces trois types d'habitat était les déterminants les plus importants de la distribution des kill sites (figure 3a). Les meilleurs modèles contenaient également l'effet de la couverture de sous-bois, la circonférence moyenne des arbres, la distance moyenne des dix arbres les plus proches, des arbres tombés et des terrains accidentés (Tableau S1), mais l'intervalle de confiance de ces estimations de GLMMs ont chevauché avec zéro (tableau 2). La partition hiérarchique a donné des résultats similaires: bordure d'habitat, eau et clôture de forêt avait la contribution indépendante la plus élevée et la plus significative à prédire l'occurrence des kill sites (figure 3). De plus, cette analyse suggère que la circonférence de l'arbre et la couverture des sous-bois réduisent la déviance dans l'occurrence des kill sites (figure 3b).

Sept modèles prédisent mieux la présence des kill sites pour le cerf (tableau S1). Les loups ont tué le cerf rouge principalement près des limites d'habitat (81% des sites d'abattage de cerfs rouges étaient situés près de l'extrémité d'un habitat) l'eau (36%), dans les jeunes peuplements forestiers (Tableau 2, Fig. 2). La moyenne du modèle a également indiqué que la bordure d'habitat, l'eau et la circonférence de l'arbre avait les valeurs d'importance les plus élevées (figure 3a). Les meilleurs modèles ont aussi inclus les effets de la couverture de sous-bois, la distance à l'arbre le plus proche, les arbres tombés et le terrain accidenté (tableau S1), mais l'intervalle de confiance de ces estimations dans le GLMMs a chevauché avec zéro (Tableau 2). Le partitionnement hiérarchique a confirmé les résultats de moyenne du modèle (figure 3). Aucune autre variable n'a contribué de manière significative et indépendamment à la réduction de la déviance (figure 3).

Onze modèles prédisent mieux la présence de kill sites de chevreuils (tableau S1). Les loups ont principalement tué les chevreuils près de clôtures forestières : 43% des kill sites étaient situés à l'intérieur ou à proximité d'enceintes de forêt (tableau 2, figure 2). Les meilleurs modèles ont également inclus les effets de couvert de sous-bois, de circonférence d'arbre, de bordure d'habitat et de terrain accidenté (tableau S1), mais leurs estimations dans les GLMMs se chevauchaient avec zéro (tableau 2). Le partitionnement hiérarchique a confirmé que la présence d'une clôture était la seule variable qui avait une importante contribution indépendante à la prédiction de l'occurrence de kill sites (figure 3).

Nos résultats ont montré que les caractéristiques de l'habitat ont aidé les loups pour tuer leur proie. Ces caractéristiques comprennent principalement des structures qui empêchent la fuite de la proie, indiquant que la capturabilité est un facteur important dans la formation de la variation spatiale du risque de prédation dans ce système prédateur-proie. Cela corrobore les résultats d'autres auteurs, qui ont trouvé que les attributs de l'habitat affectaient la vulnérabilité des cerfs rouges, des chevreuils et des élans à la prédation du loup plus que la densité des proies (Kunkel et Pletscher, 2000; Gula, 2004; Hebblewhite et al., 2005; Kauffman et al., 2007; Gervasi et al., 2013). Cependant, contrairement à ces études, nous démontrons que les caractéristiques d'habitat qui aident les loups à capturer leurs proies sont souvent des produits fabriqués par l'homme pour la gestion des forêts. Par conséquent, la combinaison de la gestion forestière et du comportement des loups dans les zones forestières gérées de manière intensive, affecte les populations de grands herbivores et contribue donc à un processus écologiques déclenchés par les pratiques forestières (Ripple et al., 2001; Fortin et al., 2005; Gardner et al., 2009).

La proximité des clôtures forestières, des lisières d'habitat, des plans d'eau et des cours d'eau ont été les facteurs les plus importants affectant la vulnérabilité des proies face aux loups dans notre étude. Les clôtures grillagées semblaient considérablement affecter le comportement de chasse des loups. L'utilisation de clôtures par les prédateurs pour faciliter la chasse a été signalé chez quelques autres carnivores, mais pas chez les loups. Par exemple, les chiens sauvages *Lycaon pictus* tuent 40% de leurs proies près des clôtures en Afrique du Sud (Rhodes et Rhodes, 2004; Davies-Mostert et al., 2013). Les clôtures touchent à la fois la sélection des proies et l'efficacité de chasse chez les chiens sauvages, parce que les victimes tuées par des clôtures comprenaient de plus grandes espèces de proies (Rhodes et Rhodes, 2004; Davies-Mostert et al., 2013). L'exclusion de la faune des clôtures ont également été montré pour modifier les modèles de prédation des lions *Panthera leo* (Dupuis-Desormeaux et al., 2015, 2016). Il n'y a pas de rapports publiés sur les rencontres prédateurs-proies impliquant les enclos forestiers clôturés à l'état sauvage (mais voir Kossak, 1989 pour le chevreuil en captivité tué par le lynx eurasiens sauvage *Lynx lynx*). Dans notre étude, les loups ont fréquemment utilisé des clôtures forestières pour saisir leurs proies, en particulier les chevreuils. Les clôtures forestières sont souvent partiellement endommagées par les ongulés essayant d'entrer dans la zone clôturée pour se nourrir sur les jeunes arbres, ce qui permet également aux loups d'entrer dans l'enceinte. La plupart des captures ont eu lieu dans les coins des zones clôturées, suggérant que les loups chassaient habituellement leurs proies dans un coin de l'enceinte et l'a tué là. Ainsi, nos résultats et observations à l'appui confirment l'hypothèse que les clôtures peuvent agir comme des pièges à proies (Ford et Clevenger, 2010). La présence de clôtures peut interagir avec la sélection des proies, permettant aux loups de tuer des individus d'un âge, d'un sexe et d'une condition différente de ce qu'ils tueraient autrement (Okarma, 1991, Van Dyk et Slotow, 2003).



DISCUSSION

Outre les clôtures, la plupart des caractéristiques d'habitat utilisées par les loups pour améliorer leur succès de chasse étaient aussi le résultat de la gestion forestière. La plupart des lisières d'habitat étaient constituées de limites entre les subdivisions forestières, créés par les pratiques forestières. De plus, les deux tiers des kill sites qui se sont produits près de l'eau étaient situés dans des fossés de drainage. Cela implique que les pratiques de gestion forestière, c'est-à-dire la clôture, le drainage et l'exploitation forestière, ont un rôle important dans la mise en forme spatiale des modèles de risque de prédation, des taux de prédation et de sélection des proies dans notre zone d'étude.

Les bordures d'habitat ont été suggérées pour faciliter la chasse au loup sur le cerf élaphe et le cerf wapiti en Amérique du Nord (Kunkel et Pletscher, 2000; Bergman et al., 2006). Bien que les ongulés cherchent souvent une couverture d'habitats denses, Bergman et al. (2006) ont rapporté que les loups ont tué des cerfs rouges après avoir traversé une bordure d'habitat. Ainsi, une frontière entre deux habitats peut introduire un changement structurel ralentissant la fuite de la proie. De plus, de nombreuses espèces évitent de traverser les limites d'habitat (Ries et al., 2004), ainsi, un kill a une plus grande chance de se produire près du bord si une proie s'échappe le long de la bordure plutôt que s'il la traverse.

Les ongulés sauvages chassés par les loups tentent souvent de s'échapper dans l'eau, comme trouvé chez le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus*, le caribou, le cerf wapiti et le cerf rouge (Mech et al., 2015). Cependant, l'eau ne constitue un refuge seulement si elle est assez profonde pour forcer les loups à courtes pattes à nager ou s'il y a un fort courant (Mech et al., 2015). Dans notre étude, la plupart des attaques dans l'eau ont eu lieu dans peu de profondeur (moins de 0,5 m) les fossés et les cours d'eau, corroborant les études antérieures sur les cerfs à queue blanche au Minnesota (Mech et al., 1971) et les cerfs rouges dans les Montagnes Bieszczady (Gula, 2004).

Nos résultats indiquent que d'autres variables valent également la peine d'être considérées, lors d'étude sur le comportement de chasse du loup. La densité des arbres, la couverture de sous-bois, la présence d'arbres tombés et un terrain accidenté ont été trouvés dans certains des meilleurs modèles, indiquant un rôle potentiel de ces caractéristiques d'habitat pour faciliter la chasse du loup. Cependant, il manque de signification dans les analyses de la distribution des kill sites, peut-être en raison de la taille limitée de l'échantillon.

La variation interspécifique des facteurs accroissant la vulnérabilité à la prédation trouvée dans cette étude, peut être en partie expliquée par le comportement et les différences morphologiques des proies. Le cerf rouge peut s'échapper dans l'eau plus souvent que les espèces plus petites, car ils sont suffisamment grands pour forcer les loups à nager alors qu'ils peuvent encore marcher. De plus, les cerfs rouges étaient plus souvent tués près de bordures d'habitat que le chevreuil, probablement parce que leur handicap de taille est

plus important dans des habitats denses. De même, le cerf rouge peut être plus entravé que des espèces plus petites, dans des peuplements forestiers plus jeunes et plus denses. Ainsi, s'échapper dans l'eau, traverser des limites d'habitat et courir dans des peuplements forestiers denses peut être considéré comme un symptôme de comportement limité, un phénomène de plasticité, lié aux syndromes comportementaux (Sih et al., 2004).

La forte occurrence de chevreuil tué à l'intérieur des enclos forestiers peut être expliquée de deux façons. La petite taille du corps facilite la pénétration du chevreuil dans les enclos à travers les trous de la clôture que le cerf rouge. Deuxièmement, lorsqu'il est chassé à l'intérieur d'une enceinte par les humains ou les prédateurs, les chevreuils montrent un comportement plus chaotique, ce qui peut conduire à des blessures auto-infligées en frappant la clôture et ainsi être plus facile à capturer (Tomasz Pietrzykowski, Wymiarki Forestry District pers. comm.). Inversement, les cerfs rouges sont plus capables de trouver leur sortie, et quand ils sont chassés dans la clôture, ils sont en mesure de la sauter ou de la renverser (Andrzej Drgas et Łukasz Z arkowski, Ruszów Forestry District pers. comm.). Le taux élevé de chevreuils tués à l'intérieur des zones clôturées soulève la question de savoir pourquoi cette espèce n'évite pas la proximité des clôtures. Cela peut refléter le manque de continuité de la présence des prédateurs dans la zone d'étude; les loups avaient disparus à plusieurs reprises au cours des deux derniers siècles (Okarma, 1993). Parce que la présence combinée de clôtures et de loups est un phénomène relativement nouveau dans l'histoire du chevreuil de cette région, il peut provoquer un effet analogue à la naïveté des proies (Berger et al., 2001). Cependant, il est également possible que le risque de prédation près des clôtures ne soit pas assez élevées pour dépasser le gain énergétique potentiel de se nourrir dans des plantations clôturées (Stephens et Krebs, 1986). Dans ce cas, nous ne nous attendrions pas à un changement de comportement des proies dans l'avenir.

Les changements anthropiques dans le paysage jouent un rôle central dans les relations comportementales prédateurs-proies, qui à leur tour peuvent avoir un impact sur la structure et les fonctions de l'écosystème. Plus précisément, les altérations induites par l'homme peuvent interagir avec la sélection naturelle imposée par les prédateurs, avec le potentiel d'affecter le comportement des proies, leurs nombres et leurs distributions. Alors que de nombreuses études ont exploré les modèles de prédation dans des zones protégées (Fortin et al., 2005; Hebblewhite et al., 2005; Kauffman et al., 2007), plusieurs questions fondamentales sur les relations prédateurs-proies n'ont pas encore été entièrement testées dans des écosystèmes façonnés par l'activité humaine (Kuijper et al., 2016). Les loups dans notre zone d'étude, font face à une pénurie de couverture de neige profonde, de criques, de vallées profondes de rivières et marécages, caractéristiques du milieu qui facilitent la chasse dans d'autres régions (Gula, 2004, Kauffman et al., 2007, McPhee et al. 2012). Au lieu de cela, il semble que les loups ont incorporé les caractéristiques de l'habitat de l'homme

dans leur stratégie de chasse pour en accroître l'efficacité. Cela soutient les résultats précédents sur l'importante plasticité de cette espèce (Packard, 2003; Theuerkauf, 2009). Par conséquent, le voisinage des clôtures, des bordures d'habitat et de l'eau deviennent des zones à risque élevé de prédation pour le chevreuil et le cerf de manière analogue aux vallées fluviales à Yellowstone et les zones à forte densité d'arbres dans la forêt de Białowieża (Laundré et al., 2001; Kuijper et al., 2015). Ainsi, les ongulés peuvent potentiellement apprendre à éviter d'approcher ces éléments d'habitat et augmenter leur niveau de vigilance lors de l'alimentation dans leur voisinage, en particulier dans les zones où les loups sont souvent présents (Forester et al., 2007; Kuijper et al., 2015). Cela devrait être particulièrement vrai à l'intérieur des zones clôturées, car habituellement le début de la chasse et la mise à mort ont lieu là. Les autres éléments de l'habitat doivent être évités par les cerfs pendant la poursuite, mais pas nécessairement au cours des activités normales, parce que les loups poursuivent habituellement leurs proies sur de longues distances avant de les saisir (Mech et al., 2015). Cela signifie également que le risque d'être chassé et le risque d'être tué par les loups n'est pas égal dans l'espace, ce qui pourrait inciter les proies à ne pas éviter les zones à fort risque de capture. Cependant, dans les zones où les gens chassent la faune, les effets de la perturbation humaine sur le comportement des ongulés peuvent dépasser ceux des prédateurs naturels (Ciuti et al., 2012).

Nos résultats fournissent des preuves que les grands carnivores bénéficient de certaines pratiques de gestion forestière. Cette relation est potentiellement réciproque: en augmentant le succès de chasse du loup sur les deux principales espèces causant des dommages aux peuplements forestiers (cerfs et chevreuils), la gestion forestière améliore la capacité des loups à réduire le nombre de ces proies et affectent leur comportement. Pour exemple, les petites subdivisions forestières créent une densité plus élevée de bordures d'habitat, que les loups utilisent pour la chasse. Cela suggère que les petites coupes à blanc, plutôt que les grandes, peuvent limiter les inégalités de dommages aux peuplements forestiers dans les zones où les loups sont présents, en fournissant des conditions favorables à la chasse du loup. Fait intéressant, les loups peuvent aider à rendre la lutte pour prévenir les dommages des ongulés plus efficace en éliminant les individus qui sont à l'intérieur des enclos et en modifiant le comportement des cerfs (en les empêchant d'entrer dans des enclos forestiers). Ainsi, la présence de loups peut être bénéfique pour la foresterie et le résultat de cette étude est un exemple des possibilités de concilier la foresterie et la conservation de ce carnivore. De plus, nos résultats suggèrent que le maintien de certains éléments d'habitat naturel tels que les plans d'eau, les marécages, le sous-étage ou les arbres tombés peuvent être positivement corrélés avec l'efficacité de chasse du loup et peut-être ajouter un contrôle des ongulés dans les forêts commerciales.