


Modèles d'activité du prédateur et de la proie : une étude simultanée de loups et d'élans munis de colliers GPS

Animal Behaviour 81 (2011) 423–431




ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

Animal Behaviour

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



Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose

Ane Eriksen ^{a,*}, Petter Wabakken ^{b,1}, Barbara Zimmermann ^{b,1}, Harry P. Andreassen ^{b,1}, Jon M. Arnemo ^{b,1}, Hege Gundersen ^{a,c,2}, Olof Liberg ^{d,3}, John Linnell ^{e,4}, Jos M. Milner ^{b,1}, Hans C. Pedersen ^{e,4}, Håkan Sand ^{d,3}, Erling J. Solberg ^{e,4}, Torstein Storaas ^{b,1}

^a Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Department of Biology, University of Oslo
^b Department of Forestry and Wildlife Management, Hedmark University College, Norway
^c Norwegian Institute for Water Research (NIVA)
^d Department of Conservation Biology, Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Science
^e Norwegian Institute for Nature Research (NINA)

Résumé

Nous avons étudié les schémas d'activité simultanés d'un couple de loups reproducteurs, *Canis lupus*, et de cinq élans adultes, *Alces alces*, d'avril à novembre 2004 dans un territoire de loups du sud-est de la Norvège. Tous les animaux étudiés ont été munis d'un collier GPS, et nous avons utilisé un total de 8297 points fixes pour analyser leurs schémas d'activité temporelle. Nous avons examiné le rythme d'activité quotidien des deux espèces et ses variations saisonnières au cours de la période d'étude, et nous avons étudié l'association des schémas d'activité entre les deux espèces. **L'activité du loup a atteint un pic à l'aube.** La distance parcourue par unité de temps et la linéarité du mouvement étaient plus élevées chez les loups que chez les élans, mais les deux espèces ont montré une diminution de ces variables en juin, ce qui coïncide avec les saisons de mise-bas des loups et des élans. A l'exception des mois d'été où l'activité des loups et des élans était limitée par l'élevage de la progéniture, nous n'avons trouvé aucune corrélation entre les activités temporelles des deux espèces. **Par conséquent, nous n'avons pas trouvé de soutien pour l'hypothèse selon laquelle les loups et les élans en Scandinavie se sont adaptés aux modèles d'activité de l'autre.** Nous discutons de ces résultats à la lumière de la densité relative des deux espèces et de l'exploitation intensive de l'élan par l'homme, et nous émettons l'hypothèse que le synchronisme des schémas d'activité des prédateurs et des proies peut dépendre du ratio.

INTRODUCTION

On pense que des courses aux armements permanentes sont en cours dans les systèmes prédateurs/proies (Dawkins & Krebs 1979 ; Matter & Mannan 2005), ce qui entraîne une variété d'adaptations des prédateurs et des antiprédateurs (Stephens & Peterson 1984). Parmi ces adaptations, les proies peuvent ajuster leur modèle d'activité en réponse à celui de leur prédateur, et vice versa. Les prédateurs peuvent augmenter leur accès aux proies en étant actifs pendant les périodes où ces dernières sont actives (Jenny & Zuberbühler 2005). Inversement, les proies peuvent éviter leurs prédateurs en réduisant leur activité lorsque les prédateurs sont actifs (Nelson & Vance 1979 ; Overdorff 1988) ou dans des circonstances où les prédateurs trouvent qu'il est facile de

localiser les proies (Caro 2005). Les proies, en particulier les femelles avec des jeunes, peuvent également éviter leurs prédateurs dans l'espace en modifiant leur utilisation de l'habitat en réponse aux prédateurs (Main 1987 ; Festa-Bianchet 1988 ; Decaestecker et al. 2002 ; Caro 2005).

L'élan, *Alces alces*, est une importante espèce de proie holarctique pour les loups, *Canis lupus* (Peterson & Ciucci 2003), y compris dans les forêts boréales du centre-sud de la Scandinavie (Sand et al. 2008). Les loups et les élans peuvent tous deux ajuster leurs schémas d'activité à un certain nombre de facteurs, et lorsque des corrélations entre les activités des loups et des élans sont trouvées, il est difficile de distinguer celles qui résultent des mêmes facteurs externes agissant sur les deux espèces des ajustements réels de l'une des espèces au schéma d'activité de l'autre. En plus de toutes adaptations aux prédateurs ou anti-prédateurs, les loups et les élans peuvent ajuster leurs activités aux facteurs climatiques (Harrington & Mech 1982 ; Sæther et al. 1992 ; Demarchi & Bunnell 1995 ; Fancy & Ballard 1995 ; Gundersen et al. 1998 ; Theuerkauf et al. 2003) et aux saisons de reproduction (Mech 1970 ; Phillips et al. 1973 ; Harrington & Mech 1982 ; Ballard et al. 1991 ; Vilà et al. 1995 ; Theuerkauf et al. 2003). Cependant, les loups pourraient ajuster leur schéma d'activité à celui de leurs proies afin d'améliorer l'efficacité de leur chasse (Harrington & Mech 1982 ; Fuller 1991 ; Theuerkauf et al. 2003). Il a été démontré que les élans adaptent leur activité à la quantité de lumière du jour (Bubenik 1997 ; Rolandsen et al. 2010), et des pics d'activité des loups ont été observés à l'aube et au crépuscule, coïncidant avec l'activité des proies (Harrington & Mech 1982 ; Theuerkauf et al. 2003). Mais les élans peuvent aussi potentiellement modifier leurs schémas d'activité temporels et spatiaux pour éviter la prédation et d'autres perturbations (Edwards 1983 ; Stephens & Peterson 1984 ; Demarchi & Bunnell 1995 ; Berger 2007).

Les loups ont récemment recolonisé le centre-sud de la Scandinavie après avoir été exterminés au milieu et à la fin des années 1800 (Wabakken et al. 2001 ; Sand et al. 2006a). La prédation par les loups est devenue un facteur de mortalité de plus en plus important pour les élans dans les zones de territoires de loups établis (Olsson et al. 1997 ; Gundersen 2003 ; Sand et al. 2005, 2006a). Ici, les élans constituent plus de 90% de la biomasse des proies des loups (Sand et al. 2008), et les faons et les élans d'un an sont particulièrement exposés à la prédation (Palm 2001 ; Gundersen 2003 ; Sand et al. 2005, 2008). Cependant, le harcèlement humain reste le facteur de mortalité le plus important pour l'élan en général dans le sud de la Scandinavie (Gundersen 2003 ; Milner et al. 2005 ; Sand et al. 2006a), même dans les territoires actuels des loups (Solberg et al. 2003). Localement, lorsque les élans traversent et restent à proximité des grands axes de circulation pendant la migration ou dans les zones d'hivernage, la collision avec les véhicules peut également constituer un facteur de mortalité important (Gundersen & Andreassen 1998 ; Gundersen 2003 ; Andreassen et al. 2005). Le comportement des élans lors des rencontres avec les loups et les humains diffère généralement en Scandinavie par rapport à l'Amérique du Nord, où les élans ont été continuellement exposés aux prédateurs naturels (Sand et al. 2006a ; Wikenros et al. 2009). De plus, le succès de chasse est plus élevé pour les loups Scandinaves recolonisateurs que pour leurs congénères nord-américains (Sand et al. 2006a). Ainsi, après la longue période d'absence du loup, les élans Scandinaves ne semblent pas avoir réajusté leur comportement à la pression de prédation renouvelée (Sand et al. 2006a), et il se peut que nous ne puissions pas simplement transférer les conclusions d'autres systèmes loup-élan à la Scandinavie.

Bien que notre compréhension des facteurs liés au succès de chasse des loups et à la vulnérabilité de leurs proies n'en soit qu'à ses débuts, pour les besoins du présent document, nous avons fondé nos hypothèses sur le raisonnement suivant. Dans les forêts boréales, la visibilité est généralement

faible. Par conséquent, les loups et les élan doivent compter sur d'autres sens que la vision, comme le son et l'odeur, pour se détecter mutuellement (Peterson & Ciucci 2003). Les animaux actifs font plus de bruit que les animaux inactifs, et il est raisonnable de penser que l'odeur est dispersée plus efficacement par un animal debout et en mouvement que par un animal couché (Peters & Mech 1975). Par conséquent, la recherche de proies ayant un schéma d'activité synchrone devrait être avantageuse pour les loups. Pour les élan, en revanche, un schéma d'activité asynchrone par rapport à ses prédateurs serait avantageux, car un élan au repos entendra plus facilement l'approche de prédateurs qu'un élan actif qui génère lui-même du bruit. Que ce soit le loup, l'original ou aucun des deux qui mène cette course aux armements dépendra des coûts et avantages différentiels associés à un modèle d'activité synchrone ou asynchrone, en plus d'autres contraintes influençant les modèles d'activité des deux espèces. Le succès de chasse élevé des loups et l'absence apparente d'ajustements comportementaux de la part des élan dans le centre-sud de la Scandinavie peuvent s'expliquer par la pression de prédation relativement faible des loups sur les élan par rapport à la pression de chasse élevée des humains (Gundersen 2003 ; Solberg et al. 2003 ; Sand et al. 2006a), **et donc par une faible pression d'adaptation à la prédation des loups**. Par conséquent, nous pouvons nous attendre à ce que ce manque d'ajustement comportemental de la part des élan s'étende également à leur schéma d'activité temporelle. Pour les loups, en revanche, nous nous attendons à une adaptation du modèle d'activité temporelle à celui des élan, étant donné leur succès de chasse élevé (Sand et al. 2006a).

Nous avons utilisé les données GPS d'un couple de loups territoriaux dans le centre-sud de la Scandinavie et de cinq élan femelles adultes vivant sur le territoire de ce loup, dans le but de décrire les variations quotidiennes et saisonnières des schémas d'activité des loups et des élan. Nous avons étudié deux hypothèses alternatives sur la façon dont les deux espèces peuvent affecter leurs schémas d'activité temporelle respectifs. (1) Les loups ont adopté un modèle d'activité synchrone avec l'activité des élan pour permettre la localisation des proies grâce à leur sensibilité olfactive et acoustique supérieure. Une corrélation positive entre les schémas d'activité temporelle des deux espèces soutiendrait cette hypothèse (cf. Jenny & Zuberbühler 2005). (2) **Alternativement**, les élan se sont adaptés au modèle d'activité des loups pour éviter la prédation. Dans ce cas, nous prédisons une corrélation négative entre les patrons d'activité temporelle des deux espèces. Il s'agit, à notre connaissance, de la première étude portant sur le **synchronisme** des schémas d'activité des grands prédateurs et de leurs proies dans une même zone en utilisant des données d'activité GPS simultanées.

MÉTHODES

Zone et période d'étude

La zone d'étude se situe à 61°45'N, 10°57'E, dans le comté de Hedmark, au sud-est de la Norvège (Eriksen et al. 2009). Pendant les 8 mois de cette étude, du 1^{er} avril au 30 novembre 2004, deux loups reproducteurs ont utilisé un territoire de 4846 km² (100% du polygone convexe minimum, PCM), le territoire du loup de Koppang, comme l'a révélé l'utilisation de colliers GPS sur les deux loups (Fig. 1). L'élan était l'espèce d'ongulé la plus abondante dans la région (Gundersen et al. 2008), et également la plus importante espèce de proie pour les loups dans cette région, aussi bien en été qu'en hiver (Gundersen 2003 ; Sand et al. 2005, 2008). La plupart des élan de la région migrent depuis les habitats d'été situés à plus haute altitude (600-850 m au-dessus du niveau de la mer) et se rassemblent au fond des vallées (250-400 m au-dessus du niveau de la mer) en hiver lorsque l'épaisseur de la neige augmente (Gundersen 2003 ; Gundersen et al. 2004 ; Storaas et al.

2005). Cette migration commence généralement en novembre/décembre, et la migration printanière a lieu normalement en avril/mai (Gundersen 2003). La densité moyenne de la population d'orignaux dans la zone centrale d'hiver était relativement élevée, et a été estimée à 1,3-1,7 élans/km² pendant l'hiver 2004 (Storaas et al. 2005).

La population de loups qui recolonise la Scandinavie présente généralement une très faible densité, une distribution non continue des territoires de loups et des territoires de grande taille (Wabakken et al. 2001 ; 2005 ; Pedersen et al. 2005). Au cours de l'hiver 2003-2004, la population de loups de Scandinavie comptait entre 91 et 110 individus, dont 22 couples et groupes familiaux résidents, et l'été suivant, des portées de loups ont été confirmées dans 14 de ces territoires, dont celui de Koppang (Wabakken et al. 2005 ; Alfredéen 2006). Pour une description plus détaillée de la zone d'étude, voir Eriksen et al. (2009).

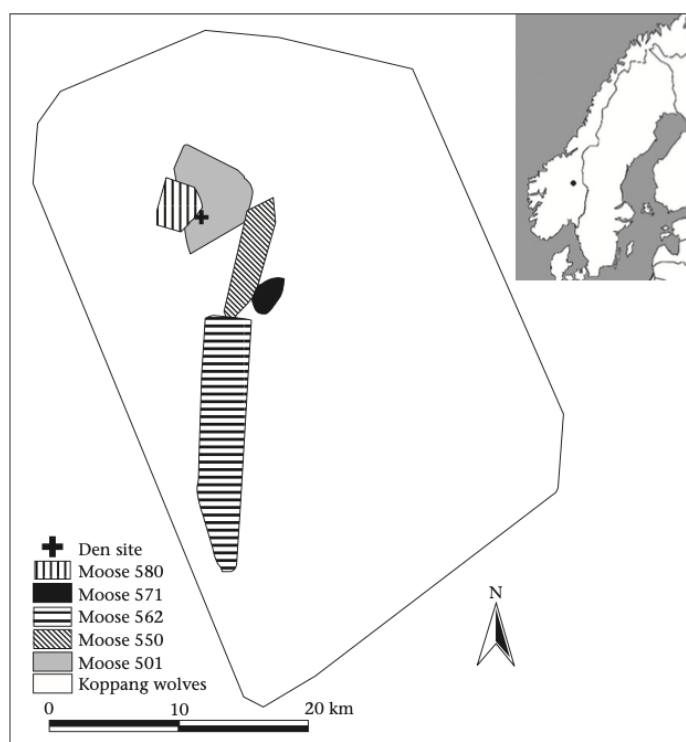


Figure 1. Domaines vitaux des animaux étudiés (100% MCPs) pour la période totale de l'étude (Avril-Novembre 2004) et localisation de la tanière du loup. Coin supérieur droit : localisation de la zone d'étude sur la péninsule Scandinave

Animaux étudiés

Nous avons étudié les loups mâle (identité de l'animal, ID 0402) et femelle (0403) qui ont occupé le territoire de Koppang de l'hiver 2003-2004 jusqu'en janvier 2005, date à laquelle ils ont été abattus lors d'une chasse autorisée (Eriksen et al. 2009). Le mâle et la femelle ont été équipés d'un collier GPS et âgés respectivement de 3 à 6 ans et de 1,7 ans les 28 et 29 janvier 2004. L'âge a été déterminé en combinant l'usure des dents, les caractéristiques corporelles, l'analyse généalogique basée sur l'analyse de l'ADN (Liberg et al. 2005) et l'historique de la meute connu grâce au suivi (Eriksen et al. 2009). Nous avons utilisé la neige pour localiser les loups, en recherchant des traces fraîches, puis en tournant en rond dans une zone avec des traces d'entrée mais sans traces de sortie. Nous avons ensuite immobilisé les loups depuis un hélicoptère à l'aide d'un pistolet à fléchettes alimenté au CO₂ et d'une dose de 500 mg de zolazépam tilétamine (Zoletil, Virbac, Carros, France) selon le protocole actuel (Sand et al. 2005, 2006b ; Kreeger & Arnemo 2007 ; Arnemo & Fahlman 2008). Le temps de poursuite n'a pas dépassé 3 min pour aucun des loups, et le temps entre le moment

où les loups ont été chassés et celui où ils se sont endormis était de 4 min pour les deux loups. Nous avons prélevé 4 × 10 ml de sang dans la veine céphalique ou fémorale, et des tissus à l'intérieur de l'oreille à l'aide d'un poinçon à biopsie stérile de 4 mm. Nous avons équipé les loups de colliers GPS (Simplex, Televilt International, Lindesberg, Suède). Le poids des colliers était de 675 g, soit l'équivalent de 1,4 et 1,9% du poids corporel des loups mâles et femelles, respectivement. Les loups n'ont pas reçu de médicaments supplémentaires pour inverser l'immobilisation, mais ont été placés sous observation sur le site de capture jusqu'à leur rétablissement complet (4-6 h). Au moment de la capture, les deux loups étaient marqués par leur odeur et étaient donc considérés comme une paire territoriale. Une analyse ADN a révélé par la suite qu'il s'agissait en fait d'un père et d'une fille (issus de la portée née sur le même territoire en 2002 ; Liberg et al. 2005 ; Wabakken et al. 2005). Les deux loups semblent néanmoins avoir fonctionné en couple, car la reproduction a été confirmée durant l'été 2004. Cependant, il n'y a eu aucune trace de petits après août 2004 (Wabakken et al. 2005).

Nous avons utilisé les données GPS de cinq élanes femelles adultes, toutes capturées à l'intérieur du territoire du loup de Koppang le 6 avril 2004 (Fig. 1, Tableau 1). Les élanes ont été immobilisées depuis un hélicoptère à l'aide d'un pistolet à fléchettes et d'une dose de 7,5 mg d'étorphine (Etorphine HCl 9,8 mg/ml, Vericore Veterinary Products, Novartis Animal Health U.K. Ltd., Litlington, U.K.) selon le protocole actuel (Arnemo et al. 2003 ; Kreeger & Arnemo 2007). Le temps de poursuite des élanes n'a pas dépassé 5 min et le temps entre le darting et le moment où les élanes étaient endormis était en moyenne de 5,8 min (N = 5, fourchette 4-9 min). Les élanes ont été marquées à l'oreille et équipées de colliers GPS (Simplex ou Direct, Televilt International, Lindesberg, Suède) pesant 1,7 kg, soit l'équivalent de 0,5% du poids corporel moyen des élanes femelles adultes de la région (calculé à partir du poids d'abattage des élanes chassés dans la zone d'étude au cours des années 1997-2001). Pour inverser l'immobilisation, l'élan a reçu une dose de 7,5 mg de diprénorphine (Diprenorphine HCl 12 mg/ml et Revivon grand animal 3mg/ml, Vericore Veterinary Products, Novartis Animal Health U.K. Ltd).

Tableau 1. Numéro d'identité (ID), date de la première capture, âge minimum, nombre de faons en 2004, et taille du domaine vital (100% MCP, Avril-Novembre) pour les élanes étudiés

Moose ID	First captured*	Minimum age (years)*	Calves	Home range (km ²)
501	Jan 2000	7	2	116.4
550	Dec 2001	5	?	59.0
562	Apr 2004	3	1	204.8
571	Jan 2000	7	1(0)†	15.6
580	Dec 2001	5	0	35.5

* Certains élanes avaient été capturés auparavant et ont été recapturés en avril 2004. L'âge minimum a été calculé à partir du fait que tous les élanes étaient adultes, c'est-à-dire âgés d'au moins 2,5 ans, au moment de leur première capture.

† L'élan 571 a été observé avec un faon en juin, mais boitant, sans faon en septembre 2004. Le moment et la cause de la mort du faon sont inconnus.

Note éthique

Positionnement GPS

Tous les colliers GPS ont enregistré des données dans leur mémoire interne, notamment la latitude et la longitude (sous forme de coordonnées UTM WGS 84 datum), la date, l'heure et des estimations de la qualité de la position (2D/3D, valeur Dop ; Zimmermann et al. 2001 ; Sand et al. 2005). Nous avons récupéré tous les ensembles de données complets lorsque les colliers ont été récupérés sur les animaux étudiés. Les deux loups ont été abattus lors d'une chasse autorisée en

janvier 2005, après quoi les colliers ont été récupérés. Les colliers des élan ont été libérés par une fonction de dépôt en avril 2005. On rapporte que la précision des positions GPS est inférieure à 20 m (Bowman et al. 2000 ; Rodgers 2001).

Les colliers des loups et des élan ont été programmés pour un positionnement simultané six fois par jour, à 0000, 0400, 0800, 1200, 1600 et 2000 heures. Un total de 8297 positions GPS ont été obtenues et utilisées dans les analyses, 6254 pour les élan et 2043 pour les loups. Le taux de réussite global du GPS (c'est-à-dire le nombre de positions fixées par un collier GPS individuel par rapport au nombre total de positions programmées) était de 83,1% (plage 63-97%).

Analyse des données

RÉSULTATS

Modèles d'activité au sein de l'espèce

Les vitesses de déplacement des loups mâles et femelles covarient ($r_s = 0,484$, $N = 752$, $P < 0,0001$), de même que la linéarité ($r_s = 0,33$, $N = 752$, $P < 0,0001$). La variable d'activité coïncidait entre le mâle et la femelle dans 563 des 753 observations simultanées, ce qui était significativement plus que prévu par le hasard (test du chi carré de Pearson : $\chi^2_1 = 121,6$, $P < 0,0001$).

De même, les coefficients de corrélation par paire pour la vitesse de déplacement entre individus élan étaient positifs, et 60 % étaient significativement différents de 0 ($r_s = 0,004-0,197$, $N = 739$, $P = 0,0001-0,310$). Les coefficients de corrélation par paire pour la linéarité entre les individus élan étaient faibles, mais à l'exception des corrélations incluant l'élan 562, ils étaient tous positifs ($r_s = 0,059-0,055$, $N = 739$, $P = 0,11-0,98$). La variable d'activité coïncidait entre les cinq originaux dans 170 des 739 observations simultanées, ce qui était significatif (test binomial exact : $P < 0,0001$, la probabilité attendue que les cinq élan soient actifs ou non par hasard à un moment donné étant $P = 0,5^4$).

Modèles d'activité inter-espèces

La proportion de points fixes actifs différait significativement ou presque significativement entre les espèces dans la plupart des mois, étant généralement plus élevée pour les loups que pour les élan, et avec une variation significative au cours de la journée pour les deux espèces pendant les mois d'été (mai-août ; Fig. 2, Tableau 2). L'interaction espèce*heure du jour était significative sauf pendant les mois d'été (tableau 2). **La tendance générale était que l'activité des élan atteignait son maximum au crépuscule, alors que celle des loups atteignait son maximum à l'aube** (Fig. 2). Cette tendance était constante pour presque tous les mois. L'activité diurne des loups était la plus faible pendant les mois d'été, mais augmentait en automne (Fig. 2). Aucune tendance correspondante n'a été observée chez les élan ; leur activité diurne était faible pendant tous les mois. Les loups, mais pas les élan, ont réduit leur variation diurne d'activité en automne (Fig. 2, Tableau 2).

La vitesse de déplacement a varié de manière significative entre les espèces et les mois, l'interaction espèce*mois étant significative (Tableau 3). **Pour les loups, la distance parcourue par unité de temps était la plus élevée en septembre et la plus faible en juin** (Fig. 3). Les élan ont parcouru les plus grandes distances par unité de temps en mai et en août. En octobre et novembre, les élan ont considérablement réduit leur vitesse de déplacement (Fig. 3). La vitesse de déplacement des loups était en moyenne de 179,9 m/h (plage de 0-6568), tandis que les élan se déplaçaient en moyenne

de 24,8 m/h (plage de 0-2528) lorsqu'on les calcule à partir des distances en ligne droite entre les positions GPS consécutives prises toutes les 4 h (les ls moyennes rétro-transformées du GLMM imbriqué, ce qui donne des valeurs inférieures aux valeurs moyennes normales).

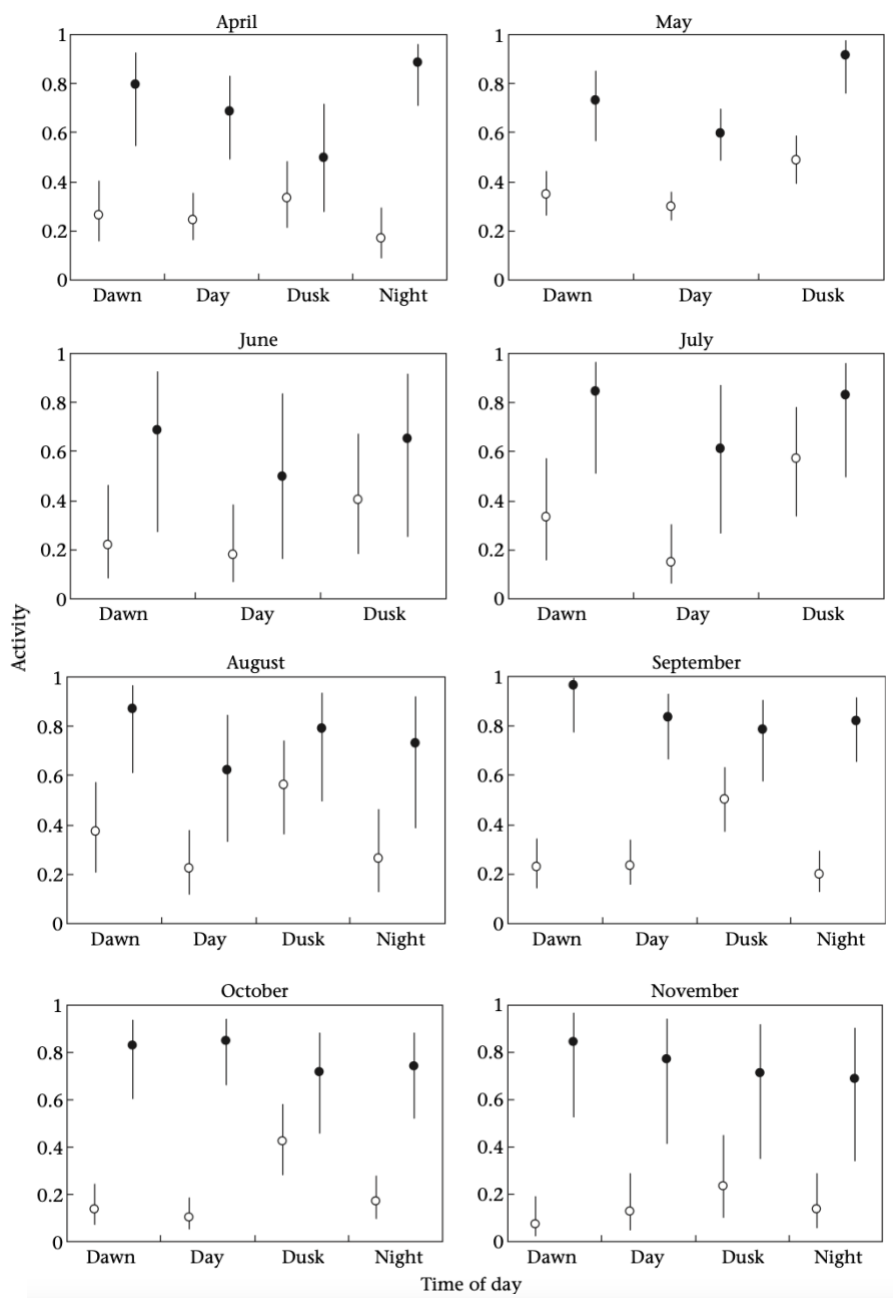


Figure 2. Variations quotidiennes et saisonnières de la proportion de positions GPS actives ± 2 SE pour les loups (points pleins) et les élans (points ouverts). Les positions GPS étaient fixées toutes les 4 heures. Les positions GPS ont été fixées toutes les 4 heures. Les valeurs sont des ls moyens rétro-transformés provenant de GLMM logistiques emboîtés (Tableau 2). Les points de repère actifs ont été définis comme des points de repère avec une distance en ligne droite déplacée/h de >50 m par rapport au point de repère précédent. Aucun des intervalles de mai, juin ou juillet ne correspond à notre définition de la nuit en raison de la courte nuit d'été à cette latitude élevée (61°).

La linéarité du mouvement varie également de manière significative entre les espèces, avec une interaction significative de l'espèce*mois (Tableau 3). Le mouvement des loups a généralement montré un degré plus élevé de linéarité que les élans. Les deux espèces ont montré le plus faible degré de linéarité en juin, bien que l'élan n'ait montré qu'une variation minimale entre les mois (Fig. 4).

À l'exception du mois de juin, la vitesse de déplacement du loup et de l'élan covariait positivement pendant les mois d'été (mai-août), ce qui est conforme à notre première hypothèse. Pendant le reste de la période d'étude, il n'y avait pas de relation significative entre les vitesses de déplacement des deux espèces (tableau 4).

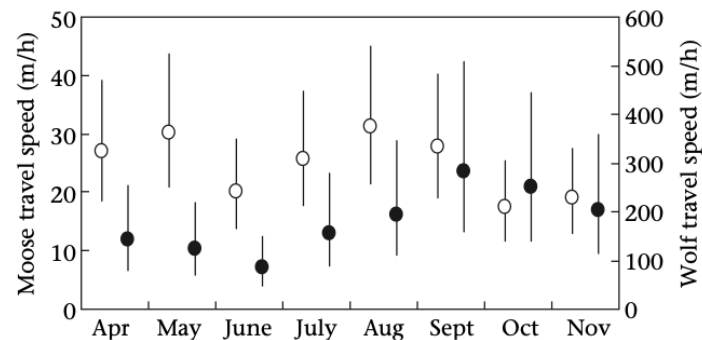


Figure 3. Variation saisonnière de la vitesse de déplacement ± 2 SE pour les loups (points pleins) et les élans (points ouverts). Les valeurs sont des ls moyens rétro-transformés à partir du GLMM imbriqué (tableau 3), ce qui donne des valeurs inférieures aux valeurs moyennes normales. La vitesse de déplacement a été calculée à partir des distances en ligne droite entre des positions GPS consécutives prises toutes les 4 heures

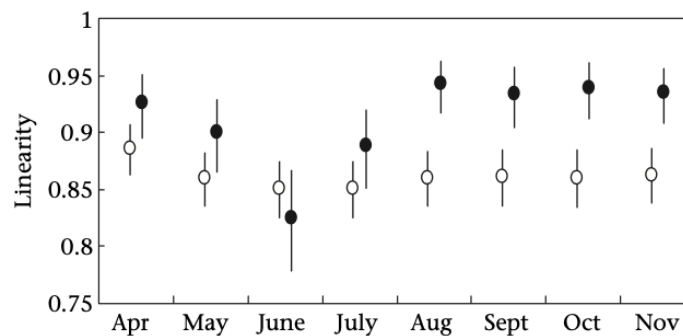


Figure 4. Variation saisonnière de la linéarité (± 2 SE) du mouvement des loups (points pleins) et des élans (points ouverts). Les valeurs sont des ls moyens rétro-transformés à partir du GLMM imbriqué (tableau 3). La linéarité a été calculée pour chaque ensemble de trois positions GPS consécutives comme $[\text{distance position 1-3}/(\text{distance position 1-2} + \text{distance position 2-3})]$

DISCUSSION

L'activité des loups mâles et des loups femelles semblait être hautement synchronisée, même pendant la période d'élevage des petits où l'on pouvait s'attendre à une activité corrélée négativement, afin de minimiser le temps où les petits loups étaient laissés seuls. **En été, l'activité des loups a atteint un pic à l'aube et au crépuscule, et les pics matinaux étaient plus ou moins évidents tout au long de la période d'étude.** Cela coïncide avec les résultats de P. Wabakken (données non publiées) qui a trouvé un pic d'activité majeur pour les loups Scandinaves au début de la matinée en hiver, qui était également le moment où ils tuaient le plus de proies. Les loups ont montré un degré de linéarité et une vitesse de déplacement plus élevés par rapport aux élans, comme prévu compte tenu de la différence d'écologie et de comportement alimentaire des deux espèces. **On s'attend à ce que les loups, en tant que prédateurs supérieurs territoriaux, utilisent des zones beaucoup plus grandes dans une période de temps donnée que les élans herbivores non territoriaux, ce qui se traduit par une vitesse de déplacement plus élevée et une plus grande linéarité pour les loups.** La linéarité et la distance parcourue par les loups étaient les plus faibles en juin. La date de naissance estimée des petits était le 20 mai (Alfredéen 2006) ; et en juin, les deux loups sont restés près de la tanière la plupart du temps (Eriksen et al. 2009). Dans les meutes de loups

reproducteurs, l'activité du début de l'été est généralement centrée sur la tanière, et cette activité est fortement influencée par l'élevage des petits (Mech 1970). **Après juin, les loups ont progressivement réduit le temps passé autour de la tanière, avec une augmentation simultanée de la linéarité et de la distance de déplacement par jour.**

Il y avait une corrélation positive dans l'activité dans la plupart des comparaisons de paires d'élans. Les élans ont réduit leur vitesse moyenne de déplacement en juin, ce qui coïncide avec le pic de la saison de mise bas. La réduction de la vitesse de déplacement à partir d'octobre peut refléter une diminution générale de l'activité se poursuivant tout au long de l'hiver, comme cela a été constaté dans des études précédentes (Phillips et al. 1973 ; Cederlund 1989 ; Van Ballenberghe & Miquelle 1990 ; Sæther et al. 1992).

Les analyses de corrélation entre la vitesse de déplacement du loup et de l'élan et le terme d'interaction dans les modèles d'activité suggèrent tous deux un certain degré de synchronisation des activités du loup et de l'élan pendant l'été, alors qu'il n'y avait pas de telle relation pendant le reste de la période d'étude. **Ceci semble correspondre à l'hypothèse selon laquelle les loups se sont adaptés au modèle d'activité des élans pendant les mois d'été.** Des études antérieures indiquent que les loups sont capables d'ajuster leur modèle d'activité à celui de leurs proies si cela augmente leur efficacité de chasse (Harrington & Mech 1982 ; Fuller 1991 ; Theuerkauf et al. 2003), et le besoin d'un tel ajustement peut être plus élevé en été. Ceci est dû au fait que les élans juvéniles tués en été offrent une quantité relativement faible de biomasse par abattage, et donc le nombre de proies individuelles tuées en été peut être plus élevé que pendant le reste de l'année (Sand et al. 2008). Cependant, il est probable que l'activité estivale synchrone des loups et des élans constatée dans cette étude soit plutôt le résultat de facteurs externes agissant sur les deux espèces. **Pendant l'été, les déplacements des deux espèces sont limités par l'élevage de la progéniture, ce qui peut entraîner des schémas d'activité similaires.** En outre, les températures estivales relativement plus élevées peuvent également avoir favorisé une activité réduite en milieu de journée pour les deux espèces, ce qui a conduit à une synchronisation accrue.

Nous n'avons trouvé aucun synchronisme entre les activités du loup et de l'élan en juin alors que l'activité des deux espèces semble être synchrone pour le reste des mois d'été. Ceci peut être dû à la fréquence relativement faible des fixations (six fixations par jour), donnant une sous-estimation du mouvement des animaux étudiés. Une faible résolution d'échantillonnage peut particulièrement affecter les résultats lorsque l'activité est centrée sur un point focal vers lequel les animaux reviennent régulièrement. C'est le cas pour les loups au début de la période d'élevage des petits. Au cours de cette période, les loups peuvent avoir effectué des sorties de recherche de nourriture et être retournés à la tanière dans les 4 heures sans que cela ne soit détecté dans nos données, ce qui peut affecter les données d'activité des loups pour le mois de juin.

De manière générale, étant donné le rapport élevé entre l'élan et le loup, la recherche de proies n'a peut-être pas été un problème pour les loups de Koppang (Eriksen et al. 2009), ce qui leur a permis de ne pas avoir à ajuster leur modèle d'activité à celui de l'élan. Cette situation contraste avec celle des loups de la population en situation de stress alimentaire (un loup pour 26 km²) dans le Minnesota étudiée par Harrington & Mech (1982). Ces loups ont effectivement ajusté leur activité à celle de leurs proies (Harrington & Mech 1982), et dans de telles conditions, avec une population de loups saturée et une faible densité de proies, toute augmentation de l'efficacité de la recherche de nourriture serait bénéfique pour le prédateur. Le schéma d'activité des loups de Koppang semble

avoir été affecté par la tendance à rechercher et à tuer des proies principalement tôt le matin (P. Wabakken, données non publiées), ce qui était également le cas pour les loups étudiés en Pologne par Theuerkauf et al. (2003). Cela peut s'expliquer par les bonnes conditions de chasse offertes par la faible lumière du matin (Theuerkauf et al. 2003) combinées aux meilleures conditions d'odorat lorsque l'humidité est élevée (Müller-Schwarze 2006), et avec des températures au sol plus élevées que celles de l'air, par exemple la nuit (Asa & Mech 1995). Les loups, qui dépendent beaucoup de leur odorat pour chasser (Peterson & Ciucci 2003), peuvent donc avoir intérêt à être plus actifs à l'aube pour profiter de l'odeur accumulée des proies, même si celles-ci ne sont pas actives à ce moment de la journée.

Nous n'avons pas trouvé de soutien pour l'hypothèse selon laquelle les élan de Koppang ont adopté un modèle d'activité asynchrone avec celui des loups afin de les éviter. Dans ce qui suit, nous proposons une explication possible de ce résultat. Pendant l'absence des loups dans la région, la chasse par l'homme a remplacé la majeure partie de la mortalité naturelle (Sand et al. 2006a). Entre 1996 et 2001, c'est-à-dire après la recolonisation de la zone par les loups, la chasse par l'homme était encore le facteur de mortalité le plus important dans l'ensemble pour les élan du territoire de Koppang, tandis que la prédation était le facteur le plus important uniquement pour les faons (Gundersen 2003). De plus, durant la période d'étude de Gundersen (2003), la densité moyenne de loups était nettement plus élevée qu'en 2004, année où nous avons mené notre étude (Wabakken et al. 2002 ; Gundersen 2003), de sorte que le taux de prédation par les loups aurait pu être plus faible durant notre période d'étude. Le budget temps d'un animal est un compromis entre plusieurs facteurs, l'évitement des prédateurs n'étant que l'un d'entre eux, et le risque de prédation doit être mis en balance avec le coût des comportements anti-prédateurs (Creel et al. 2005). Un ajustement permanent du modèle d'activité de l'élan peut avoir des coûts qui ne sont pas compensés par rapport à l'augmentation relativement faible du risque de mortalité par la présence de loups à faible densité. Nous avons précédemment constaté que les loups de Koppang passaient généralement une proportion relativement faible de leur temps dans les domaines vitaux des élan individuels, et que la fréquence des rencontres rapprochées entre les loups et les élan individuels était très faible (seulement 0,13% de tous les élan fixés étaient à moins de 1 km d'un loup ; Eriksen et al. 2009). Par conséquent, l'ajustement de l'activité pour optimiser la recherche de nourriture ou réduire la probabilité d'interaction avec les humains pourrait avoir été plus bénéfique que de s'adapter aux modèles d'activité des loups. La variation des pressions de sélection telles que le risque de prédation ou le stress alimentaire chez l'élan peut amener les individus à réagir différemment dans différentes situations afin d'équilibrer les coûts et les avantages (Creel et al. 2005). Ainsi, le bénéfice net de l'ajustement du modèle d'activité dans une relation prédateur-proie peut dépendre de la densité relative des deux espèces. Nous supposons que le synchronisme des schémas d'activité des prédateurs et des proies peut dépendre du ratio, avec une course aux armements plus forte et, par conséquent, une probabilité plus élevée de schémas d'activité corrélés dans les zones où le ratio prédateurs/proies est élevé. La direction de la corrélation dans un système particulier dépendra des coûts et avantages différentiels associés à un ajustement du schéma d'activité pour chaque espèce.

En résumé, à l'exception des mois d'été où l'activité des loups et des élan était limitée par l'élevage de la progéniture, nous n'avons trouvé aucune corrélation entre les activités temporelles des deux espèces. Par conséquent, nous n'avons pas trouvé de soutien pour l'une ou l'autre de nos deux hypothèses : que les loups Scandinaves ont adopté un modèle d'activité synchrone avec celui des élan pour augmenter l'efficacité de la chasse, ou que les élan ont adopté un modèle d'activité asynchrone pour éviter la prédation. La conception de cette étude ne nous permet pas de

déterminer entièrement la validité des différentes hypothèses, car les corrélations observées, ou l'absence de corrélations, n'impliquent pas nécessairement une relation causale. Cependant, en supposant que nos résultats seront confirmés par des études futures, nous soutenons que la raison de l'absence d'ajustements des patrons d'activité temporelle du loup et de l'élan est la densité relative des deux espèces combinées à une exploitation humaine intensive de l'élan. Dans des populations de loups saturées ou dans des zones de faible densité de proies, il peut être avantageux pour les loups de synchroniser leur modèle d'activité avec celui de leurs proies afin de faciliter leur détection. À l'inverse, les élans peuvent bénéficier de schémas d'activité asynchrones, leur permettant de détecter plus facilement les prédateurs actifs tout en étant eux-mêmes inactifs. Cependant, les élans Scandinaves ont été épargnés par la prédation des loups pendant plus d'un siècle (Sand et al. 2006a), et le ratio loup-élan est encore très faible. Par conséquent, les ajustements permanents des modèles d'activité peuvent ne pas être suffisamment compensés par une augmentation de l'efficacité de la chasse pour les loups ou par une réduction du risque de prédation pour les élans. Pendant l'absence des loups en Scandinavie, les élans ont été continuellement chassés par les humains. Parce qu'elle reste le facteur de mortalité le plus important pour les élans dans le sud de la Scandinavie (Gundersen 2003 ; Milner et al. 2005 ; Sand et al. 2006a), la chasse par l'homme constitue probablement une pression de sélection plus forte que la prédation par les loups pour façonner le comportement des élans. Une étude future intéressante pour approfondir la relation entre les loups et les élans en Scandinavie serait de comparer les modèles d'activité des élans dans des zones avec et sans loups, ou alternativement dans une zone particulière avant et après la recolonisation par les loups.