

Facteurs liés au comportement de chasse des loups dans et à proximité du parc national des glaciers, au Montana

FACTORS CORRELATED WITH FORAGING BEHAVIOR OF WOLVES IN AND NEAR GLACIER NATIONAL PARK, MONTANA

KYRAN E. KUNKEL,^{1,2} Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA
DANIEL H. PLETSCHER, Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA
DIANE K. BOYD,³ Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA
ROBERT R. REAM,⁴ Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA
MICHAEL W. FAIRCHILD,⁵ Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA

Journal of Wildlife Management, vol. 68 (1): 176-178

Résumé

Nous avons examiné la **sélection** des proies, la distance de recherche (mesurée en km parcourus / mise à mort) et l'utilisation spatiale des loups (*Canis lupus*) en cours de recolonisation dans un **système multi-proies** dans le nord-ouest du Montana, aux États-Unis et dans le sud-est de la Colombie-Britannique, au Canada, de 1986 à 1996. Notre objectif était d'explorer les facteurs affectant ces paramètres pour mieux comprendre les relations loup-proies des loups recolonisants. Dans les zones d'hivernages du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), les loups ont sélectivement tué les wapitis (*Cervus elaphus*) aux cerfs de Virginie. Le nombre de loups ($r = 0,67$, $P = 0,03$), l'année ($r = 0,68$, $P = 0,02$), et peut-être des jours-chasseurs humains / cerfs récoltés ($r = 0,55$, $P = 0,08$) étaient positivement corrélés à la variation en proportion de cerfs tués par les loups chaque année. En dehors des hivers rigoureux, les cerfs de Virginie, les wapitis et les orignaux (*Alces alces*) semblaient également vulnérable à la prédation des loups. La distance de recherche des loups a varié jusqu'à 12 fois annuellement. L'épaisseur de neige ($r = 0,73$, $P = 0,03$) et la proportion du nombre total de cerfs tués ($r = 0,66$, $P = 0,06$) était négativement corrélée avec la variation annuelle de la distance de recherche totale des loups. La distance de recherche par loup était corrélée négativement avec l'année ($r = 0,66$, $P = 0,06$) et exponentiellement avec les jours-chasseurs / cerfs récoltés ($r = 0,70$, $P = 0,04$). L'utilisation de l'espace par les loups peut avoir été en réponse à des changements locaux d'abondance des cerfs. Les loups semblaient sélectionner les espèces de proies les plus rentables. Les hivers rigoureux et la sélection des cerfs de Virginie, coïncidant avec une diminution du nombre de wapitis, et une augmentation de l'efficacité de la chasse par une réduction de la distance de recherche. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer si une distance de recherche réduite équivaut à une augmentation des taux de mortalité dans ce système. **En fonction du temps, les frais et la difficulté de recueillir des données sur la distance de recherche des loups dans ce système, cependant, nous déconseillons d'évaluer l'impact des loups sur les proies en mesurant le taux de captures. Nous suggérons plutôt de surveiller l'impact de la recolonisation des loups en évaluant directement la mortalité par cause et les taux de recrutement des espèces proies.**

INTRODUCTION

La sélection des proies, les distances de recherche et l'utilisation spatiale sont des éléments de base du comportement de recherche de nourriture des loups et constitue les paramètres clés des relations prédateur/proie. Ceci dit, nous savons peu de choses sur les facteurs affectant ces paramètres, en particulier dans les systèmes multi-proies des montagnes Rocheuses d'Amérique du Nord. Déterminer quels sont ces facteurs et comment ils influencent le comportement de recherche de nourriture des loups pourrait être utile pour faire progresser notre compréhension des relations loups-proies, pour mieux prédire les impacts des loups sur les proies et pour améliorer la conservation des loups.

Examiner certains des composants qui se combinent et conduisent aux taux de captures peut mieux élucider les facteurs et mécanismes affectant l'impact des loups sur les proies. La **distance de recherche** est un composant important affectant les taux de captures des loups (Mech 1992). Déterminer les

facteurs les plus importants qui affectent la distance de recherche pourrait fournir un moyen efficace de prévoir les impacts des loups sur les proies et indiquer un moyen potentiel d'améliorer la conservation et la gestion des loups et de leurs proies. Nous ignorons l'évaluation des composants particuliers des taux de capture des loups (mais voir Peterson 1977). **Evaluer la distance est une bonne mesure de l'efficacité de la recherche de nourriture, parce que c'est une mesure directe de l'énergie dépensée.**

La distance de recherche des prédateurs est le produit du taux de rencontre, de détection et de capture de la proie (Taylor 1984). La distance de recherche est affectée par les composantes du paysage et le comportement des proies qu'impose les contraintes écologiques sur la sélection des proies et des taux de captures (pour examen, voir Skogland 1991). Le taux de rencontre est affecté par les modèles de recherche des loups (c'est-à-dire les loups concentrant leurs chasses dans des parcelles particulières), ainsi que l'abondance des proies, la dispersion, la diversité et l'organisation sociale (Huggard 1993a, Weaver 1994, Kunkel et Pletscher 2001).

Le taux de capture est affecté par les conditions environnementales et **l'état** des proies (Skogland 1991, Kunkel et Pletscher 2001). La **sélection** des proies est plus affectée par la rentabilité ou le ratio net du gain d'énergie sur le temps de manipulation (e/h ; Stephens et Krebs 1986, Huggard 1993a). Examiner la relation entre ces composants et rechercher la distance est importante pour comprendre et prévoir l'impact des loups sur les proies et les facteurs affectant les décisions de recherche de nourriture.

Peu d'études ont déterminé les facteurs affectant la sélection des proies par les loups (Potvin et al. 1988, Huggard 1993a, Mech et al. 1995, Forbes et Theberge 1996). Ainsi, la raison pour laquelle les loups sélectionnent des espèces proies particulières n'est pas claire. Les loups peuvent sélectionner différentes proies à différentes échelles hiérarchiques. Par exemple, nous avons trouvé précédemment qu'à une première échelle d'analyse, par rapport à la **disponibilité** globale des proies, les loups semblaient sélectionner les cerfs de virginie plutôt que les wapitis et les orignaux (Kunkel et al. 1999). **Le mécanisme de cette sélection apparu (sur la base d'une échelle d'analyse plus fine) résultant du choix des loups de chasser dans les zones d'hivernage contenant plus de cerfs de virginie que de wapiti et d'orignaux** (Kunkel et Pletscher 2001). Nous avons testé cette hypothèse concernant le mécanisme de sélection des proies en examinant la sélection à une plus fine échelle : pourquoi les loups choisissent de tuer les cerfs de virginie plutôt que des wapitis et des orignaux rencontrés dans les aires d'hivernage des cerfs de virginie (Huggard 1993a). De plus, en évaluant les facteurs corrélés avec la distance de **recherche** et les facteurs affectant la **sélection** des proies, nous pourrions évaluer le rôle de la **distance de recherche** sur la sélection des proies. Les modèles de sélection des proies sont probablement motivés par certaines contraintes de distance de recherche identiques. Comprendre pourquoi les loups sélectionnent des proies particulières peut largement prédire les effets des loups sur leurs proies (Gavin 1991, Sinclair 1991).

Nous avons étudié la distance de recherche, la sélection des proies et l'utilisation spatiale par les loups dans la fourche nord de la Flathead Vallée de 1986 à 1996. Nos objectifs devaient explorer les facteurs affectant la **distance** de recherche, la **sélection** des proies et **l'utilisation spatiale** des loups. Nous avons prédit que (1) les loups choisiraient de tuer l'espèce proie la plus rentable et répondrait spatialement à la disponibilité relative de cette espèce, et (2) la distance de recherche diminuerait avec l'augmentation de la densité des proies, et avec l'augmentation de la profondeur de la neige (et donc augmenterait les taux de rencontres), et à mesure que la taille relative des proies diminuerait.

Aire d'étude

La fourche nord est un écosystème multi-prédateurs, multi-proies. Les densités des prédateurs (individu / 1000 km²) dans notre zone d'étude comprenaient environ 10 loups, 70 cougars (*Puma concolor*; densité hivernale dans une partie de la zone d'étude; T. K. Ruth, Hornocker Wildlife Institute, données non publiées), 64 grizzlis (*Ursus arctos*; McLellan 1989), et 200 ours noirs (*Ursus americanus*; B. N. McLellan, Ministère des forêts de la Colombie-Britannique, communication personnelle). Nous avons étudié 2 meutes de loups dans le Montana (Packs Nord et Sud Camas) et 1 meute en Colombie-

Britannique (Spruce pack). Nous avons grossièrement estimé que 300–700 wapitis (Kunkel et Pletscher 1999), 200 à 400 orignaux (Langley 1993) et > 3 000 cerfs de virginie étaient présents dans notre zone d'étude.

RÉSULTATS

Nous avons capturé et radiomarcqué 51 loups appartenant à 4 meutes d'août 1984 à mai 1995. Les tailles de meutes en mai de chaque année variaient de 2 à 12 loups. Nous avons suivi les loups sur 284 captures (2 641 km) de 1986 à 1996 (tableau 1). Les distances de captures variaient de 2,8 km en 1995 à 26,5 km en 1987.

Sélection des proies

Par rapport à la disponibilité relative des proies le long de leurs itinéraires de déplacement, les loups de Camas ont choisi de tuer des orignaux ($\alpha = 0,39$; tableau 2), des wapitis (0,38) puis des cerfs de Virginie (0,23). Le long de leurs itinéraires de déplacement, les loups de Spruce ont sélectionné des wapitis ($\alpha = 0,41$; tableau 2) des orignaux (0,37) puis des cerfs de virginie (0,22).

Facteurs influant la sélection

Quand nous avons comparé toutes les captures faites par les loups de 1986 à 1996, la graisse moyenne de la moelle des cerfs de virginie (78,2, $n = 79$), des wapitis (78,1, $n = 36$) et des orignaux (77,3, $n = 16$) étaient similaires ($F = 0,27$; $df = 2$; $P = 0,97$). Aucune différence n'est apparue lorsque la teneur en moelle des mâles et des femelles a été analysé séparément. Le pourcentage de faons / jeunes (34,3 cerfs, 37,6 wapitis, 41,7 orignaux), adultes (56,7, 54,9, 47,5) et vieux (9,0, 7,5, 10,8) de cerfs, de wapitis et d'orignaux tués par les loups étaient également similaires ($\chi^2 = 1,16$, $df = 4$, $P = 0,89$). Le pourcentage de mâles (cerfs : 47,0, $n = 115$; wapitis : 58,9, $n = 56$; orignaux : 23,8, $n = 21$) pour chaque espèce tuée par les loups était cependant différente ($\chi^2 = 7,65$, $df = 2$, $P = 0,02$). Les loups ont tué un pourcentage inférieur d'orignaux mâles que de wapitis mâles ($P = 0,01$) et de cerf de virginie ($P = 0,06$). Sur toute la zone d'étude, l'original comprenait une plus grande proportion en fin d'hiver qu'en début d'hiver ($\chi^2 = 24,95$, $df = 4$, $P < 0,0001$; tableau 3). Concernant les territoires de Camas, les wapitis représentaient une plus grande proportion en fin d'hiver qu'il ne le faisait en début d'hiver ($\chi^2 = 8,13$, $df = 2$, $P = 0,02$; tableau 3).

Le pourcentage de cerf de virginie tuées annuellement par les loups était corrélé au nombre de loups ($r = 0,67$, $P = 0,03$; tableau 1), à l'année ($r = 0,68$, $P = 0,02$), et éventuellement avec les jours de chasse / wapitis récoltés ($r = 0,55$, $P = 0,08$). Le pourcentage de wapiti était corrélé négativement avec le nombre de loups ($r = -0,72$, $P = 0,01$), à l'année ($r = -0,73$, $P = 0,01$) et au nombre de jours de chasse / wapitis récoltés ($r = -0,62$, $P = 0,04$; Tableau 1).

Les taux de rencontre des pistes de wapiti le long des itinéraires n'ont pas changé de 1990 à 1995 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 6,72$, $df = 5$, $P = 0,13$; tableau 4). Les taux de rencontre des pistes de cerfs ont augmenté de 1991 à 1992 (MWU, $Z = -2,34$, $P = 0,02$; tableau 4) et de 1991 à 1994 (MWU, $Z = -4,25$, $P < 0,0001$).

Distance de recherche

La distance de recherche annuelle pour toutes les meutes combinées en hiver variait de 3,4 km / kill en 1993 à 41,7 km / kill en 1988 (tableau 1). La distance de recherche était en corrélation avec les jours où la neige était > 30 cm du sol ($r = 0,73$, $P = 0,03$) et avec la proportion de cerfs sélectionnés ($r = 0,66$, $P = 0,06$).

Ces corrélations sont restées mais étaient légèrement moins forte lorsque nous avons examiné la distance de recherche annuelle / loup. La distance de recherche annuelle / loup était également corrélée avec l'année ($r = 0,66$, $P = 0,06$) et avec le nombre de jours de chasse / wapitis récoltés de façon exponentielle ($r = 0,70$, $P = 0,04$). Le résultat des corrélations est resté similaire lorsque nous avons examiné séparément les facteurs affectant la distance de recherche pour les cerfs seulement et la

distance de recherche pour les wapitis seulement - sauf que la distance de recherche des wapitis était moins affectée par la profondeur de neige supérieure que la distance de recherche des cerfs.

Utilisation du territoire

Les loups de South Camas ont modifié les modèles d'utilisation de l'espace entre 1993 (n = 29 emplacements) et 1994 (n = 33 Emplacements ; MRPP $P = 0,004$). De même, la dispersion de leurs victimes s'est modifiée entre 1993 (n = 50) et 1994 (n = 29 ; MRPP $P < 0,001$), et la taille de leur domaine vital et de leur zone de mise à mort a augmenté entre 1993 (6280 ha et 1510 ha, respectivement) et 1994 (15 490 ha et 5 530 ha). Ce changement résulte d'une réduction de l'utilisation de la zone d'hivernage des cerfs de Camas et d'une augmentation de l'utilisation de la zone d'hivernage des cerfs de Bowman et d'une augmentation des incursions au nord dans le territoire de North Camas Pack.

Le nombre moyen de crottes de cerf / parcelle a diminué de manière significative de 1993 (0,641, ET = 1,32) à 1994 (0,193, SD = 0,465 ; MWU $Z = -2,63$, $P = 0,009$) dans la zone hivernale des cerfs de Camas. Nous n'avons trouvé aucun changement du nombre moyen de crottes / parcelle de 1993 (1,40, ET = 1,65) à 1994 (1,29, ET = 1,38 ; MWU $Z = -0,002$, $P = 0,99$) dans la zone d'hivernage des cerfs de Bowman. Le modèle d'utilisation spatiale des loups de South Camas ne différait pas entre 1994 et 1995 (n = 50 ; MRPP $P = 0,29$) ni la dispersion de leurs kills (n = 13 ; MRPP $P = 0,22$). Cependant, la taille des domaines vitaux et la zone de dispersion des kills du Sud des loups de Camas ont diminué en 1995 (8450 ha et 5300 ha, respectivement).

Les loups de Nord Camas ont modifié les modèles d'utilisation de l'espace entre 1993 (n = 22 localités) et 1994 (n = 26 emplacements ; MRPP $P = 0,001$). De même, la dispersion de leurs victimes est passée de 1993 (n = 20) à 1994 (n = 26 ; MRPP $P = 0,0024$). La taille du domaine vital des loups du Nord Camas était plus petite en 1994 (9431 ha) qu'en 1993 (14 420 ha), mais la superficie de la zone de dispersion des kills était plus importante en 1994 (11 460 ha) qu'en 1993 (2 900 ha). Ce déplacement vers le nord résulte d'une réduction de l'utilisation des portions de leur territoire adjacent au territoire de South Camas et d'une réduction de l'utilisation nord-est d'un coin de leur territoire. Le modèle d'utilisation spatiale des loups de Nord Camas était similaire en 1994 et 1995 (n = 28 ; MRPP $P = 0,15$), tout comme la dispersion des kills (n = 11 ; MRPP $P = 0,10$), mais la taille de leur domaine vital et des zones de dispersion des kills étaient plus petites (7 991 ha et 3 287 ha, respectivement).

Les modèles d'utilisation spatiale des forêts d'épinette ne différaient pas entre 1993 (n = 19) et 1994 (n = 17 ; $P = 1,00$) ou entre 1994 et 1995 (n = 16 ; $P = 0,16$). La taille d'échantillon de leurs victimes était trop faible pour être analysée.

DISCUSSION

Sélection des proies

Nous avons constaté précédemment que par rapport à la disponibilité des proies, les loups ont sélectionné les cerfs de virginie, les wapitis et les orignaux (Kunkel et al. 1999). Nous avons émis l'hypothèse que cette sélection se faisait via la sélection des itinéraires de déplacement des loups qui maximiseraient les rencontres avec les cerfs. Nous avons testé cette hypothèse en examinant une **échelle d'analyse plus fine** : déterminer les endroits où les loups ont choisi de se déplacer et quel est le taux de rencontre des proies dans ces zones par rapport à la disponibilité à l'échelle du territoire (Kunkel et Pletscher 2001). Comme supposé, nous avons constaté que pour chasser, les loups ont sélectionné des aires d'hivernage contenant principalement des cerfs de virginie (Kunkel et Pletscher 2001).

Le travail que nous rapportons ici soutient davantage notre hypothèse. Les loups de Camas ont sélectionnés pour leurs déplacement les aires d'hivernage des cerfs ; cependant, dans ces zones, ils ont choisi de tuer des wapitis et des orignaux puis des cerfs. De même, les tendances temporelles semblent indiquer que les loups ont sélectionné des wapitis au début de la recolonisation puis sont passés au cerf lorsque le nombre de wapiti a diminué (comme indiqué par le succès de chasse humain ; Kunkel et Pletscher 1999). Les cerfs se sont concentrés annuellement dans les mêmes aires d'hivernage dans les

territoires de la meute de loups de Camas et se trouvaient donc dans des **endroits prévisibles** pour les loups, réduisant la distance de recherche (Rachael 1992 ; K. Kunkel, données non publiées). **Parce que les wapitis et les orignaux sont moins limités par l'épaisseur de la neige, ils étaient plus dispersés, plus mobiles et pouvaient rester dans un contexte plus étendu et moins prévisible dans d'habitats que les cerfs** (Jenkins et Wright 1988 ; Bureau 1992 ; Langley 1993 ; K. Kunkel, données non publiées). Plus de **temps** et d'énergie a donc été requis par les loups pour localiser les wapitis et les orignaux, d'autant plus que le nombre de proies a diminué. Ce qui a été corroboré par notre conclusion qui souligne que la distance de recherche était plus élevée pour les wapitis que pour les cerfs. Huggard (1993a) a trouvé qu'en Alberta, au Canada, les wapitis se rencontrent dans des grandes hardes qui étaient localisées de manière **prévisible** et les loups ont passé un temps disproportionné dans ces zones, alors que les cerfs muets ont été trouvés en petits groupes et n'étaient pas associé à 1 emplacement.

Que les loups aient choisi les wapitis et les orignaux par rapport aux cerfs dans les zones d'hivernages des cerfs peut être mieux expliqué en termes de **rentabilité**. Selon Huggard (1993a), la rentabilité est égale au ratio du gain net d'énergie par rapport au temps de manipulation (e / h). **Huggard (1993a) a divisé h en 4 composantes : le temps de poursuite, le temps de tuer l'animal une fois qu'il est attrapé, le temps de manger la viande et le temps de digérer.** Basé sur la preuve des pistes, il a fait valoir que les 2 premiers étaient relativement courts (en raison de la topographie complexe des montagnes) et étaient généralement égaux pour le wapiti, le cerf et le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). Huggard (1993a) a ajouté que, parce que le temps de digérer était proportionnel à la taille de la proie, le rapport e / h diffère peu entre ces espèces d'ongulés. En accord avec Weaver (1994), cependant, lorsque la rentabilité et le temps de manutention sont estimés, le temps de recherche (y compris l'évaluation et le test de la proie) doit être inclus en tant que composant. Le temps nécessaire aux loups pour rechercher une proie est plus élevé que tout autre composant affectant le taux de mortalité (Mech 1992). Un wapiti a environ 3 fois la biomasse du cerf et ainsi fournit 3 fois plus de repas pour les loups. Par conséquent, en supposant - comme nous l'avons constaté - une vulnérabilité relativement égale parmi les 3 cervidés, le wapiti doit être sélectionné. C'était le cas pour le meilleur niveau de sélection que nous avons analysé (rencontres le long des itinéraires), mais pas au niveau supérieur de sélection (sélection d'itinéraires de déplacement). Apparemment, la plus grande distance de recherche nécessaire pour trouver des wapitis sur tout le territoire est moins rentable que pour trouver des cerfs de virginie. La distance de recherche inférieure pour une plus grande rentabilité du cerf explique probablement notre précédente découverte (Kunkel et Pletscher 2001) que les loups ont sélectionnés pour leurs déplacements les aires d'hivernage des cerfs et donc ont globalement sélectionnés les cerfs.

Une plus grande proportion d'individus en moins bonne condition d'une espèce donnée tuée par des prédateurs par rapport à d'autres espèces, indique une vulnérabilité réduite pour ces espèces (Temple 1987). L'état relatif des cerfs, des wapitis et des orignaux tués par les loups selon l'indexation de la graisse du fémur, du sexe et de l'âge, n'a pas indiqué de différence de vulnérabilité spécifique, sauf pour la différence résultant d'un facteur : la rigueur hivernale. Plus de wapitis et d'orignaux que de cerfs ont été tués en fin d'hiver, alors qu'ils pouvaient être en moins bonne condition qu'en début d'hiver. **En raison de leur plus petite taille, la neige profonde affecte la vulnérabilité des cerfs de virginie et davantage de cerfs ont été tués les hivers avec de la neige plus profonde.** Étant donné que nous n'avons pas trouvé de grandes différences de vulnérabilité spécifiques entre les proies et en supposant des temps de recherche égaux (probablement faux comme décrit ci-dessus), les wapitis et les orignaux devraient être sélectionnés, car ils fournissent plus de nourriture par unité d'effort de recherche.

La sélection des proies par les loups dans le système multi-proies du nord que nous avons étudié se présente à au moins 2 échelles, et nous pensons que le niveau le plus important en fin de compte affectant la sélection dans son ensemble **est la sélection pour la rencontre**. Où les prédateurs choisissent leurs déplacements pour rencontrer des proies est l'élément le plus influant sur ce qui est finalement consommé (Scheel 1993). Une fois les zones de chasse sélectionnées, les actions qui suivent sont plus **opportunistes**. Les loups vont probablement tester chaque proie qu'ils rencontrent d'une manière ou d'une autre, mais ils peuvent être plus persistant dans les tests de wapitis et d'orignaux

parce que les wapitis et les orignaux sont des proies plus rentables. À cette échelle, les taux de réussite de capture auront probablement plus d'influence sur la sélection.

Distance de recherche

Nous avons utilisé une devise unique (distance / kill) pour mesurer l'effort de recherche de nourriture des loups. Les facteurs qui affectent le temps / kill devrait également affecter la distance / kill, à l'exception du temps passé pour manger et digérer. Hayes et coll. (2000) et Huggard (1993a) n'ont trouvé aucune différence de manipulation parmi les classes de taille des proies. Nos constats soulignent aucune différence de facteurs significatifs affectant la distance de recherche totale, la distance de recherche pour les cerfs, ou la distance de recherche pour les wapitis indiquent également aucune différence de temps de traitement selon les classes de taille des proies. Dale et coll. (1995), cependant, ont trouvé que la quantité de nourriture disponible lors d'une mise à mort était un facteur important pour expliquer la durée de l'intervalle jusqu'à la prochaine capture. De plus amples recherches sont nécessaire pour explorer la relation précise entre la distance de recherche et le taux de capture. Ainsi, nous recommandons de la prudence lors de l'utilisation de la distance de recherche comme substitut pour mesurer le taux de capture. La distance parcourue est directement liée au temps mais aussi incorpore une mesure de l'énergie dépensée et peut donc être une mesure précieuse pour évaluer le comportement de recherche de nourriture des loups. Nous recommandons une évaluation plus approfondie de l'utilité de mesurer la distance de recherche.

Facteurs affectant la distance de recherche

Le nombre de jours avec > 30 cm de neige et la proportion des captures de cerfs expliquait le mieux la variation de la distance de recherche des loups dans notre zone d'étude. La vulnérabilité accrue des proies liée à la profondeur de neige (mesuré par les taux de mortalité des proies et non les taux de capture des loups) a été rapporté dans de nombreuses études (Fuller 1991, Boyd et coll. 1994, Mech et al. 1995, Post et al. 1999). En dehors de notre étude, cependant, seul Huggard (1993b) et Jedrzejewski et al. (2002) ont trouvé une relation significative entre la distance de recherche des loups ou les taux de capture et l'épaisseur de neige. Aucune corrélation n'a été trouvée entre l'épaisseur de la neige et le taux de mortalité des cerfs (Fuller 1989), des caribous (*Rangifer caribou* ; Dale et coll. 1995) ou des orignaux (Hayes et al. 2000, mais l'étude a eu lieu pendant les hivers de faible neige). Fuller (1991) soupçonnait que l'écart entre l'augmentation des taux de mortalité des proies dans la neige profonde et l'absence de changement dans les taux de capture des loups résultait d'un recours à de nombreuses études portant sur les taux de capture des loups selon la localisation des carcasses par voie aérienne. Cette technique est sensible au temps passé par les loups à consommer la carcasse. Seuls Huggard (1993b), Dale et al. (1995), Jedrzejewski et coll. (2002), et notre étude ont utilisé le suivi des traces de loups pour localiser les victimes. Dale et coll. (1995) croyait que l'épaisseur de la neige n'avait peut-être pas d'effet sur le taux de mortalité, parce que les loups étaient à ou près de satiété alimentaire dans la plupart des cas au cours de l'étude. Huggard (1993b) croyait que l'augmentation de la profondeur de neige augmentaient les taux de rencontre avec les proies, et c'était le mécanisme le plus responsable de l'augmentation des kill rate. Nous suggérons que la réduction de la mobilité et de l'accès à la nourriture pour les cerfs causée par la neige profonde et l'état affaibli des cerfs, était le principal facteur responsable pour une distance de recherche réduite par les loups les années de neige plus profondes (Post et al. 1999 ; Kunkel et Pletscher 1999, 2001 ; Jedrzejewski et coll. 2002).

Nous croyons que la forte corrélation que nous avons trouvée entre la distance de recherche et la proportion de cerfs dans le régime alimentaire des loups reflète en partie la biomasse inférieure de nourriture fournie par les cerfs par rapport aux wapitis et aux orignaux et résulte de la nécessité pour les loups de tuer plus de cerfs que de wapitis pour avoir des besoins énergétiques similaires. La corrélation résulte également de la distribution spatiale des cerfs par rapport aux wapitis. De nombreux cerfs sont **concentrés** dans des aires d'hivernage tandis que les wapitis se distribuent en petits groupes dispersés avec des captures qui surviennent rarement dans le même troupeau.

Ainsi, le temps et la distance de recherche sont plus faibles pour les cerfs que pour les wapitis, qui est en phase avec la situation signalée par Huggard (1993a) en Alberta où les wapitis étaient plus **prévisibles** que les cerfs. Cependant, contrairement à nos déclarations précédentes, la distance de recherche inférieure pour les cerfs pourrait également être interprétée comme le reflet de la facilité de tuer des cerfs contre des wapitis et des orignaux ; c'était certainement vrai les hivers rigoureux.

Similaire à l'examen des taux de mortalité de Peterson et Page (1988), nous n'avons trouvé aucune corrélation forte entre la distance de recherche et la densité de loups. Peterson et Page (1988) ont suggéré que des prédictions précises sur les taux de capture des loups basées sur la densité des loups être faite en raison de la grande variabilité des gammes de **réponse fonctionnelle** des loups. Hayes et coll. (2000) ont rapporté que les taux de captures étaient relativement plus élevés pour les petites meutes et que cette taille de meute et structure population ont mieux expliqué les taux de captures. La modélisation basée sur les données de Hayes et al. (2000) indiquent que 200 loups organisés en 20 meutes ne devraient tuer qu'un peu plus de proies que la moitié de ce nombre avec des loups organisés en 26 meutes. Abrams (1993) a suggéré que l'hypothèse d'une relation linéaire entre le taux de captures et la densité des prédateurs sont trop simplistes. Ils ont fait valoir que le comportement antiprédateur adaptatif réduisait la probabilité d'une **relation linéaire**.

Nous avons trouvé une corrélation négative entre la distance de recherche / densité de loups et de wapitis (comme indexé par chasseurs / wapitis récoltés). La distance de recherche, cependant, n'était pas significativement corrélée à la densité des cerfs. La population de wapitis a probablement diminué plus que la population de cerfs, mais les deux ont diminué de manière significative depuis la recolonisation des loups dans la fourche nord (Kunkel et Pletscher 1999). Une augmentation du taux de captures (sans réponse numérique) avec une diminution de la densité des proies indique un effet déstabilisateur « antirégulateur » (Lidicker 1978) de prédation par les loups et montre un prédateur qui est très efficace pour capturer des proies à faible densité. Une autre preuve de cet effet est indiquée par la corrélation que nous avons trouvée entre la distance de recherche et l'année. Une nouvelle population de loups devrait avoir des taux de capture plus élevés les premières années de recolonisation lorsque les proies sont plus **naïves** (Berger et al. 2001) que les années suivantes (comme cela s'est produit à North Fork) lorsque les proies deviennent plus expérimentées.

On a attribué aux loups une « efficacité caractéristique » au Québec où ils « chassaient plus longuement » lorsque la densité des proies a diminué (Potvin et al. 1988). Messier (1995) a décrit cela comme une réponse fonctionnelle de type 2 (sensu Holling 1959) caractérisée par des taux de prédation élevés à de faibles densités. Messier (1994) a rapporté qu'une réponse fonctionnelle de type 2 est optimale pour les systèmes orignaux et loups, et Dale et coll. (1994) ont rapporté une réponse de type 2 efficace et antirégulateur (sur une plage limitée de densité de proies) pour les loups attaquant les caribous dans un système multi-proies. La disponibilité des **proies alternatives** peut permettre aux loups de maintenir une forte pression de prédation sur une espèce proie présente à de faible densité (Gasaway et coll. 1983, Potvin et al. 1988, Bergerud et Elliot 1998). Les loups de notre zone d'étude sont facilement passé des wapitis (leur proie préférée) au cerf, lorsque le nombre de wapiti a diminué. Les données collectées dans notre zone d'étude (K. Kunkel, données non publiées ; Montana Fish Wildlife and Parks, données non publiées ; US Fish and Wildlife Service 2000) suite à notre étude, cependant, a indiqué une baisse du nombre de loups (**réponse numérique**) suite au déclin continue d'une proie et un rétablissement ultérieur des proies (c.-à-d. un retard de réponse chez les loups à la densité des proies).

Utilisation de l'espace

Les loups ont rapidement modifié leur utilisation de l'espace et de façon relativement importante, apparemment en **réponse** aux changements locaux d'abondance des proies. Ce comportement a augmenté indubitablement la recherche des loups et l'efficacité de capture et peut avoir entraîné une réponse antirégulatrice à la densité globale des proies décrit ci-dessus. Dale et coll. (1994) ont rapporté un modèle similaire pour les loups qui s'attaquent aux caribous.

Les meutes Camas ont réduit leur utilisation de la zone d'hivernage des cerfs de virginie probablement en raison d'une réduction des cerfs utilisant ces zones. La meute South Camas a ensuite étendu son territoire au nord et a commencé à pénétrer dans le territoire de la meute nord Camas. Au moins 4 loups ont été tués par d'autres loups à la suite de cette expansion, conduisant au début de la baisse ultérieure du nombre de loups (Pletscher et al. 1997 ; U.S. Fish and Wildlife Service 2000 ; K. Kunkel, données non publiées). Ces incursions ont entraîné une réduction de la taille du territoire de la meute Nord Camas. Messier (1985) et Forbes et Theberge (1996) ont rapporté que les loups ont commencé à faire des excursions dans une zone de cerfs en dehors de leur territoire lorsque la densité des cerfs dans leurs territoire a chuté.

IMPLICATIONS DE GESTION

Notre travail dans le système multi-proies du bassin fluvial de Flathead soutient les concepts théoriques de base sur la recherche de nourriture. Sur cette base, nous prévoyons que tant que les loups recolonisent les montagnes Rocheuses, ils sélectionneront d'abord les espèces les plus rentables.

Dans le bassin de la rivière Flathead, la sélection variait selon l'échelle examinée. Tout d'abord, les loups ont sélectionné les espèces proies les plus faciles à localiser de manière prévisible (cerf de virginie) ; et deuxièmement, les loups ont sélectionné l'espèce qui a fourni la plus grande biomasse par capture (wapiti). Par conséquent, là où les wapitis sont relativement abondants et dispersés ou faciles à trouver, ils sont probablement la première proie sélectionnée par les loups, suivie par les cerfs, en fonction des densités relatives (Kunkel et Pletscher 1999). Nous encourageons les chercheurs travaillant dans des zones où les loups recolonisent de tester cette hypothèse en examinant les facteurs affectant la sélection des proies.

Lorsque les cerfs sont sélectionnés par les loups, les distances entre les kills, et donc l'impact probable sur les populations de proies, sera le plus significatif les hivers très enneigés. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour tester nos découvertes, du fait que les wapitis sont plus rentables que les cerfs, les loups continueront de sélectionner les wapitis là où d'autres proies (cerfs) restent disponibles même après un déclin significatif de l'abondance des wapitis. Basé sur la grande variation annuelle de la distance de recherche que nous avons découvert, des extrapolations de cette métrique ou des taux de captures pour faire des prédictions sur les impacts de proies sera très difficile. Quand cette variation se conjugue avec la grande difficulté d'obtenir ces métriques sur le terrain, nous pensons que l'examen de la dynamique des populations de proies, y compris la mesure directe de la proportion d'ongulés radiomarqués dans une population tuée par les loups et d'autres prédateurs (Kunkel et Pletscher 1999), est plus efficace et explicatif pour évaluer l'impact de la prédation sur les ongulés. Par conséquent, comme Marshal et Boutin (1999), nous recommandons directement de mesurer les paramètres de la population des proies en priorité sur la mesure des taux de captures des loups afin d'évaluer les impacts des loups sur les proies (Kunkel et Pletscher 1999).