

## Effet de la socialité et de la saison sur le comportement de recherche de nourriture chez le loup gris (*Canis lupus*) : implications pour l'estimation des taux de capture de proie en été

OPEN ACCESS Freely available online



### Effect of Sociality and Season on Gray Wolf (*Canis lupus*) Foraging Behavior: Implications for Estimating Summer Kill Rate

Matthew C. Metz<sup>1,2\*</sup>, John A. Vucetich<sup>1</sup>, Douglas W. Smith<sup>2</sup>, Daniel R. Stahler<sup>2</sup>, Rolf O. Peterson<sup>1</sup>

<sup>1</sup> School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, Houghton, Michigan, United States of America, <sup>2</sup> Yellowstone Wolf Project, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, United States of America

PLoS One, 2011, Vol. 6 (3) : e17332, doi : 10.1371/journal.pone.0017332

#### Résumé

**Contexte:** Comprendre comment les taux de capture (**Kill rate**) varient en fonction des saisons est nécessaire pour comprendre la prédation des espèces de vertébrés vivant dans les climats tempérés. Malheureusement, les kill rate ne sont que rarement estimés en été.

**Méthodologie/Principales conclusions:** Pour plusieurs meutes de loups dans le parc national de Yellowstone, nous avons utilisé des paires de loups porteur de collier vivant dans la même meute et la **méthode de double comptage** pour estimer la **Probabilité de Présence (PP)** pour un loup individuel d'être sur une carcasse. La **PP** quantifie un aspect important du comportement social de recherche de nourriture (c.-à-d., la cohésion dans la recherche de nourriture). Nous avons utilisé la **PP** pour estimer les **kill rate** en été pour les meutes contenant des loups porteur de collier GPS entre 2004 et 2009. Les taux estimés d'acquisition de proies quotidiennes (biomasse comestible par loup) est passée de  $8,4 \pm 0,9$  kg (moyenne  $\pm$  SE) en mai à  $4,1 \pm 0,4$  kg en juillet. L'échec de dénombrement de la **PP** aurait abouti à sous-estimer le **kill rate** de 32%. La **PP** était de  $0,72 \pm 0,05$  pour les grandes proies d'ongulés et  $0,46 \pm 0,04$  pour les petites proies ongulées. Pour évaluer les différences saisonnières dans le comportement social de recherche de nourriture, nous avons également évalué la **PP** pendant l'hiver pour les loups à collier VHF entre 1997 et 2009. En hiver, la **PP** était  $0,95 \pm 0,01$ . **La PP n'a pas été influencé par la taille des proies, mais influencé par l'âge du loup et la taille de la meute.**

**Conclusions/Importance:** Nos résultats démontrent que les tendances saisonnières dans le comportement alimentaire des carnivores sociaux ont des implications importantes pour comprendre leur comportement social et estimer les **kill rate**. Synthétiser nos résultats avec les observations précédentes, suggère qu'il existe d'importantes variations saisonnières dans le mode et la raison pour laquelle les carnivores sociaux vivent en groupes. Nos résultats sont également importants pour l'utilisation de colliers GPS afin d'estimer les **kill rate**. Plus précisément, parce que les facteurs affectant la **PP** des carnivores sociaux varie probablement d'une saison à l'autre, les **kill rate** estimés à l'aide des colliers GPS devraient tenir compte des différentes variations saisonnières dans le comportement social de recherche de nourriture.

#### INTRODUCTION

Les taux de captures individuels, le nombre de victimes tué par prédateur par unité de temps, sont l'une des statistiques les plus élémentaires pour comprendre la nature de la prédation [par exemple 1,2]. Parmi les grands mammifères prédateurs, les loups (*Canis lupus*) sont les espèces pour lesquelles les causes et les conséquences des

taux de capture (**Kill rate**) sont bien connues [par exemple, 3-5]. Les loups comme beaucoup de prédateurs, vivent dans des environnements saisonniers et se nourrissent de proies qui se reproduisent une fois par an. Pour ces mammifères grands prédateurs, une compréhension adéquate de la prédation nécessite de savoir comment les **kill rate** varient tout au long de l'année. Dans de nombreux systèmes africains, l'évaluation

des **kill rate** tout au long de l'année est possible grâce à des observations visuelles continues [par exemple, 6-8]. Cependant, dans les climats tempérés, la plupart des évaluations empiriques des **kill rate** des prédateurs terrestres, se base sur la détection de carcasses dans des milieux enneigés [9,10], où les sites de mise à mort du prédateur sont plus facilement détectables. En raison de ces défis, les **kill rate** en été ont été estimés pour seulement quelques-uns de ces systèmes prédateurs-proies (par exemple, [5, 11, 12]).

La surveillance des prédateurs avec des colliers GPS est un moyen de plus en plus commun pour estimer les taux de capture (kill rate) des grands carnivores terrestres [par exemple, 5, 12, 13]. Cette méthode implique la détection des événements de prédation en cherchant des endroits regroupés spatialement où les prédateurs sont restés récemment [13,14]. Pour les loups, le **kill rate** individuel est (toujours à notre connaissance) calculé comme le nombre (ou biomasse) de proies tuées par une meute, divisé par la taille de la meute, puis divisé par la durée pour laquelle les observations ont été faites [10]. Pour cette raison, il peut sembler approprié d'estimer le **kill rate** pour une meute à partir des sites de capture détectés grâce à un seul loup équipé d'un GPS. Cependant, une considération spéciale peut être requise pour les loups, parce que tous les individus appartenant au groupe ne sont pas toujours ensemble à la chasse. Plus précisément, les meutes sont moins cohésives lorsque la taille de la meute augmente [3] et pendant l'été [15]. Par conséquent, il y a de bonne raison de penser que surveiller qu'un seul loup ne permettrait pas de détecter toutes les victimes d'une meute, conduisant à des sous-estimations des **kill rate** individuels. Des considérations similaires seraient également nécessaires (colliers GPS) pour estimer les **kill rate** d'autres carnivores (par exemple, les chiens sauvages africains [*Lycaon pictus*], les lions africains [*Panthera leo*], les hyènes tachetées [*Crocuta crocuta*]), car la cohésion du groupe peut être influencée par des facteurs tels que la présence de jeunes [16], la taille du groupe [17] et la taille et l'abondance des proies [18].

Une raison essentielle pour estimer les **kill rate** est d'évaluer dans quelle mesure les demandes métaboliques d'une espèce ont été satisfaites. Des rares études qui ont étudié les **kill rate** d'été des loups [3, 5, 19], seulement Sand et al. [5] ont tenté de rendre compte de la masse moins importante des louveteaux, en calculant le taux de mortalité en kg de proies par kg de loups vivant dans la meute. Ce qui reste non évalué, c'est une simple comparaison de la façon dont beaucoup d'estimations diffèrent selon que les taux métaboliques des louveteaux sont pris ou non en compte [20]. La comparaison est également utile pour comprendre comment l'estimation du taux de capture individuel pour toute espèce de carnivore, et en particulier ceux qui sont sociaux, peuvent être affectés par la présence de jeunes.

L'objectif principal de cette étude était d'estimer comment la cohésion sociale affecte les estimations des **kill rate** estivaux des loups dans le Parc national de Yellowstone, aux États-Unis. Nous avons quantifié la cohésion sociale comme la probabilité qu'un loup individuel se nourrisse sur une carcasse de sa meute. Pour estimer la probabilité de

fréquentation et les **kill rate** d'été, nous avons utilisé les principes de la méthode de double comptage [21] et des paires de loups à collier GPS, où chaque paire vivait dans la même meute. Nous avons comparé nos estimations des **kill rate** d'été en prenant en compte les taux métaboliques inférieurs des louveteaux. Nous avons également utilisé le principe de la méthode de double comptage pour estimer la probabilité de fréquentation pendant l'hiver en utilisant des paires de loups équipés de collier VHF. La comparaison de la probabilité de fréquentation entre l'été et l'hiver permet une meilleure compréhension des variations saisonnières du comportement social de recherche de nourriture des loups.

## MATERIEL et METHODE

### Observations d'été

Nous avons étudié une ou deux meutes de loups chaque été de 2004 à 2009, sauf en 2006. Au total, nous avons surveillé 11 loups porteurs de colliers GPS vivant dans cinq meutes différentes (tableau 1). La période d'étude était en moyenne de 74,7 jours ( $\pm 12,0$  SE) et étaient toujours conduites entre le 1<sup>er</sup> mai et le 31 juillet. La durée de chaque période d'étude et le manque d'observations en 2006 étaient attribuables à l'échec des colliers GPS.

Taille de la meute et taille de la portée. L'estimation des **kill rate** par individu nécessite de connaître la taille de la meute. Nous avons supposé que le nombre d'adultes dans une meute pendant l'été était égal à la taille de la meute au cours du mois de mars précédent (voir ci-dessous), sauf quand nous savions qu'un loup était mort ou dispersé. Parce que les taux de survie des louveteaux dans notre zone d'étude sont souvent  $\leq 70\%$  au cours des sept premiers mois de vie [25], le nombre de louveteaux dans une meute diminue typiquement tout au long de l'été. Par conséquent, nous avons estimé le nombre de louveteaux survivants chaque mois (mai, juin, juillet) grâce à des observations de chaque meute. Typiquement les meutes ont été observées au moins une fois par semaine. Avec ces observations, nous ajustons les modèles de régression linéaire concernant le jour julien au nombre de petits observés pour chaque meute. Nous avons exclu les observations jugées sous-estimées sur la base de comptages subséquents quand un plus grand nombre de louveteaux était observé. À partir du modèle de régression, nous avons estimé le nombre de petits vivant au cours de chaque mois comme le nombre prévu le 15<sup>ème</sup> jour de chaque mois (voir Figure S1).

Colliers GPS. Nous avons utilisé des informations téléchargées à partir du collier GPS pour trouver les sites de carcasses pendant l'été. Nous avons programmé le premier collier GPS que nous avons utilisé (en 2004) pour enregistrer 40 emplacements par jour du 1<sup>er</sup> mai au 31 juillet (voir texte S1). Nous avons programmé les colliers pour enregistrer un emplacement toutes les 30 minutes. Chaque collier GPS a fourni des données utilisables, en moyenne, pendant 81,0 jours ( $\pm 7,9$  SE,  $n=11$ ).

Identification de cluster. Nous avons téléchargé des localisations à partir du collier GPS, tous les 8,1 jours en moyenne (intervalle: 5-14 jours). Suivant chaque téléchargement, nous avons utilisé ArcView 3.2 ou ArcMap 9.3

(Environmental Systems Research Institute, Redlands, Californie, États-Unis) pour identifier des grappes d'emplacements GPS appartenant à un individu. Nous avons défini un cluster comme un ensemble de  $\geq 2$  emplacements où chaque emplacement de cet ensemble est à 100 m de son plus proche voisin.

Recherches de cluster. Nous avons parcouru environ 6400 km jusqu'à trouver 94,2% des 1848 clusters. Nous avons examiné ces groupes, en moyenne, 15,6 jours ( $\pm 0,4$  SE) après le moment où les loups avaient quitté la zone. Certains clusters (5,2%) se trouvaient à proximité des tanières et n'ont jamais été recherchés. Cependant, ces clusters ne représentaient probablement pas des sites où les proies ont été tuées. C'est parce que ces grappes étaient associées à des loups voyageant à plusieurs reprises vers et à partir de la tanière, facile à distinguer des emplacements non consécutifs. Quelques grappes (0,7%) étaient loin des lieux de vie mais ne pouvaient être recherchés en raison de contraintes logistiques.

Des équipes de terrain de 2 à 4 personnes ont fouillé les clusters de carcasses d'ongulés qui ont nourri les membres de la meute auquel appartenait le loup à collier GPS. Plus précisément, nous avons cherché au sol dans les 400 m<sup>2</sup> de chaque emplacement individuel, en marchant selon un motif en forme de grille de lignes de transect avec l'emplacement individuel au centre de la zone 20 m X 20 m. Si nous détectons une carcasse, nous continuons à rechercher les emplacements individuels restants afin d'étudier la possibilité de plusieurs carcasses. Dans chaque cluster, nous avons également cherché d'autres zones voisines où nous avons remarqué des indices de loup (par exemple, site de repos). Nous avons cherché dans chaque cluster, en moyenne, 11,2 minutes ( $\pm 0,2$  SE). Le temps de recherche dépendait du nombre de personnes lors de la recherche, du nombre et des emplacements individuels, et des caractéristiques végétales du site. Pour chaque carcasse que nous avons découverte, nous avons jugé si la proie était morte à peu près au moment où les loups avaient créé la grappe de localisations. Pour les proies jugées mortes à ce moment-là, nous avons estimé la date et l'heure de la mort, basée sur le moment où le loup est apparu à moins de 100 m du site de la carcasse. Nous avons estimé la biomasse de la carcasse pour le cerf et le wapiti à travers le sexe et les courbes de croissance spécifiques d'âge, spécifiques à la saison, développées pour notre zone d'étude [26]. Pour le bison, nous avons utilisé l'estimation du sexe et l'âge spécifique de notre zone d'étude [27, Yellowstone National Park, données non publiées].

Pour les autres espèces d'ongulés, nous avons utilisé des estimations de poids publiées spécifiques à l'espèce, au sexe et à la classe d'âge (c.-à-d., veau ou adulte) [28]. Suivant Wilmers et al. [29], nous avons estimé que la biomasse comestible représente 68% du poids vif.

Parce que les loups visitent souvent des carcasses dont la biomasse comestible était déjà consommée [15], nous n'avons pas compté la carcasse, s'il y avait des preuves qu'un loup à collier GPS avait consommé une biomasse significative auparavant. Plus précisément, parce que les petits ongulés ( $\leq 130$  kg [poids vif] au cours de la période d'étude) étaient généralement consommés en un jour et les grands ongulés

(>130 kg) dans les trois jours (voir Figure S2), nous avons seulement compté les carcasses où au moins deux endroits se sont produits, dans ces périodes et à moins de 100 m de la carcasse. Parce que nous avons inclus toutes les carcasses qui ont fourni une biomasse significative pour les loups (c'est-à-dire, y compris ceux qui ont été récupérés), nous avons estimé et nous nous sommes référés aux taux d'acquisition de proies, plutôt qu'aux taux de mise à mort.

Emplacements uniques et isolés. Le travail précédent indique que les restes de proies, en particulier les petites proies non-ongulés, sont occasionnellement trouvés à des endroits uniques [5]. Pour évaluer cette possibilité dans notre système d'étude, nous avons cherché 1045 emplacements uniques en 2008. Nous avons rarement trouvé de traces de loups se nourrissant de carcasses à des endroits uniques et nous n'avons pas inclus ces carcasses, car les loups n'ont pas obtenu de biomasse significative (voir texte S2).

### Observations d'hiver

Nous avons étudié dix meutes de loups pendant des périodes d'étude de 30 jours au début de l'hiver (de la mi-novembre à la mi-Décembre) et chaque fin d'hiver (mars) à partir de novembre 1997 mars 2009. Au cours de chaque période d'étude de 30 jours, nous avons observé deux ou trois de ces dix meutes (tableau 1). Chaque meute observée inclue au moins deux loups porteur de collier VHF. De ces observations, nous avons déterminé la présence ou l'absence de chaque loup équipé de VHF aux carcasses d'ongulés appartenant à la meute de loups. Nous avons supposé que tous les individus voyageant avec la meute aux premières heures du jour, et près d'une carcasse fraîche, avait également été présent à la carcasse au cours de la nuit.

Ces observations ont été faites pour 109 loups individuels, certains étaient vivants et surveillés pendant plus d'une période d'étude (tableau S1). Nous avons observé les loups surveillés chaque jour à partir de la lumière, des aéronefs à voilure fixe ou sur des points d'observation au sol. De ces observations, nous avons également déterminé la taille de chaque meute pour chaque période d'étude. Pour plus de détails, voir Smith et al. [23]. De ces observations, nous avons détecté 852 carcasses où la présence de loup pouvait être déterminée.

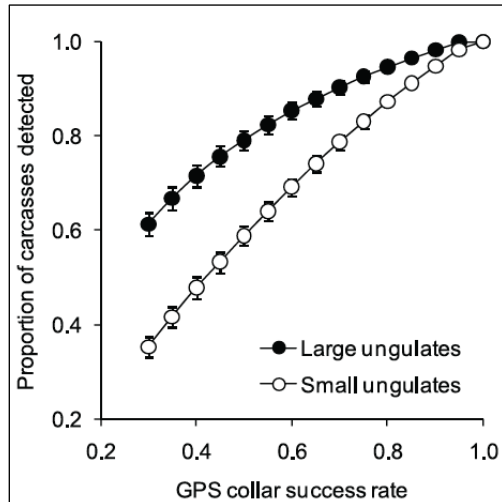
Nous avons utilisé des loups à collier VHF pendant l'hiver parce que la plupart des meutes ne contenaient pas de loups munis d'un GPS. Nous n'avons pas utilisé de loups équipés de VHF pour documenter la présence ou l'absence aux carcasses pendant l'été parce que nos méthodes de terrain ne permettaient pas de surveiller intensivement les loups à collier VHF, comme c'était fait pendant l'hiver.

## RESULTATS

### Simulations de réussite du collier GPS

Nos simulations montrent que la probabilité de détecter une carcasse diminue à mesure que les performances du collier GPS diminuent (figure 2). Par exemple, un collier GPS avec un taux de réussite simulé de 75% devrait détecter seulement 93% des grandes carcasses d'ongulés et seulement 83% des petites carcasses d'ongulés. La proportion de petites

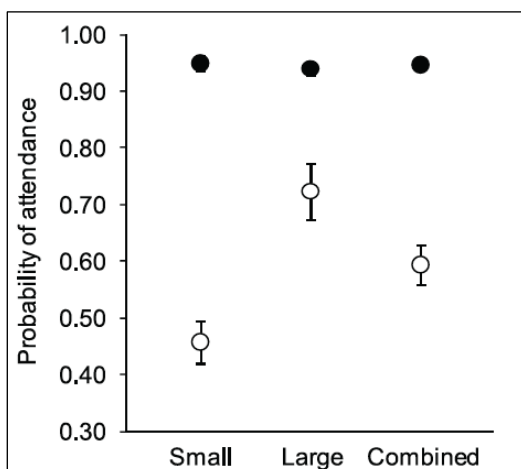
carcasses d'ongulés détectées sont inférieures à celles des grandes les carcasses d'ongulés, parce que de grandes carcasses d'ongulés étaient associées, en moyenne, avec un plus grand nombre d'emplacements GPS ( $9.98 \pm 0.70$  [moyenne  $\pm$  SE]) que les petites carcasses d'ongulés ( $4.70 \pm 0,30$  [moyenne  $\pm$  SE], figure S3).



**Figure 2. The influence of GPS collar success on carcass detection by individual wolves.** Simulated relationship between the proportion of GPS locations successfully acquired and the mean proportion of carcasses still detected ( $n=183$  large ungulate carcasses,  $n=174$  small ungulate carcasses). Error bars represent standard errors, many of which are too small to see. The lines represent best fitting polynomial regressions:  $y = 0.29 + 1.29x - 0.58x^2$  ( $R^2 = 1.00$ ,  $P < 0.0001$ ) for large ungulates and  $y = -0.08 + 1.59x - 0.50x^2$  ( $R^2 = 1.00$ ,  $P < 0.0001$ ) for small ungulates.

### Taux d'acquisition des proies en été

La probabilité moyenne de fréquentation était de  $0,72 (\pm 0,05 \text{ SE}, n=8)$  pour les grandes carcasses d'ongulés et  $0,46 (\pm 0,04 \text{ SE}, n=8)$  pour les petites carcasses d'ongulés. Ces valeurs diffèrent significativement ( $t = 5,75$ ,  $P < 0,001$ ; test  $t$  apparié; Fig. 3). Ce sont aussi les valeurs que nous avons utilisées dans l'équation 3 pour estimer les taux d'acquisition des proies pour les meutes avec un seul loup à collier GPS.



**Figure 3. Probability of carcass attendance depending on prey size and season.** Points represent the mean probability of attendance for a monitored wolf at the carcass of a small ungulate ( $\leq 130$  kg), large ungulate ( $> 130$  kg), or all ungulate carcasses combined. Open circles represent summer months and filled circles represent winter months. The error bars represent standard errors, some of which are too small to see.

Si nous avons ignoré la tendance pour les loups individuels de ne pas visiter chaque carcasse nourrie par sa meute (c'est-à-dire, si nous avons supposé une **PP** égale à un), alors nous aurions un taux d'acquisition de proie quotidienne grandement sous-estimée. Plus précisément, nos estimations auraient été, en moyenne, seulement de 58% de ceux qui ont contribué à la **PP** mesurée en nombre d'ongulés par taux-métabolique-adulte, et seulement 68% pour ceux mesurés en biomasse par loup équivalent au taux-métabolique-adulte. Les taux estimés d'acquisition quotidienne de proies (biomasse comestible ongulés par loup métabolique-équivalent-adulte) étaient de  $8,4 \text{ kg} (\pm 0,9 \text{ SE}, \text{intervalle: } [5,6, 11,4])$  en mai,  $4,8 \text{ kg} (\pm 0,3 \text{ SE}; 6,4)$  en juin et  $4,1 \text{ kg} (\pm 0,4 \text{ SE}, \text{fourchette: } [3,5, 5,6])$  en juillet. De plus, les taux estimés d'acquisition de proies varient considérablement avec diverses méthodes de calcul de la taille de la meute, selon les estimations jusqu'à 50% selon la façon dont les nouveau-nés étaient pris en compte lors de la détermination de la taille de la meute (figure 4).

La quantité de biomasse acquise par taux-métabolique-adulte par équivalent loup en juin et juillet a diminué à mesure que la taille de la meute a augmenté (figure 5). Plus spécifiquement, une régression polynomiale explique 92% de la variation des taux d'acquisition des proies ( $R^2 = 0,92$ ,  $P < 0,01$ ). Pour le contexte, une régression linéaire simple a expliqué 79% de la variation ( $R^2 = 0,79$ ,  $P < 0,01$ ).

### Variation saisonnière de la fréquentation des carcasses

Le modèle linéaire général pour la Probabilité de Présence (**PP**) que nous avons tenté d'adapter aux données d'été n'a pas pu calculer la signification statistique de plusieurs facteurs, lorsque tous les facteurs ont été inclus dans le modèle (c.-à-d. loup, meute, statut de reproduction, taille de la meute, taille de la proie, année et mois). Cet échec est survenu en partie parce que les sept facteurs sont pris en charge par seulement 46 observations et parce que plusieurs facteurs sont corrélés. En particulier, la meute, la taille de la meute et l'année sont corrélés; et le statut de reproduction, la taille de la meute et le nombre de loup sont corrélés. Parce que ce modèle complet a échoué, nous avons construit un modèle réduit, comprenant les variables qui devraient être les plus importantes et écologiquement pertinentes, mais en même temps contenait moins de paires de covariables. Plus précisément, nous avons adapté un modèle qui contenait quatre des sept covariables apparues dans le modèle complet (c'est-à-dire la taille de la meute, le mois, la taille des proies et le statut de reproduction). Pour ce modèle, la taille de la meute ( $P=0,41$ ), le mois ( $P=0,18$ ) et le statut de reproduction ( $P=0,86$ ) n'étaient pas importants, mais la taille des proies a eu une influence significative sur la **PP** ( $P=0,004$ ). Considérant qu'il s'agisse d'un modèle complet, nous avons ensuite utilisé l'élimination vers l'arrière jusqu'à ce que nous ayons trouvé un modèle contenant uniquement des valeurs  $p < 0,05$ . A partir de cet ensemble de modèles, nous avons sélectionné le plus parcimonieux (c'est-à-dire le modèle avec l'AICc le plus faible). Par ce processus, le modèle le plus parcimonieux inclus uniquement la taille des proies ( $P=0,003$ ).

Comme cela a été le cas pour les données d'été, les facteurs tels que l'année, la meute, et le loup ont également

été corrélés pour les données d'hiver. En outre, ces facteurs étaient corrélés avec le sexe et la taille de la meute. Pour gagner au moins en compréhension provisoire des facteurs écologiques pouvant affecter la PP pendant l'hiver, nous avons construit un modèle linéaire général incluant ce que nous pensions être le plus important et les variables écologiquement pertinentes, mais en même temps contenant moins de paires de covariables corrélées (c'est-à-dire, incluaient ces facteurs: sexe, classe d'âge, statut social, période d'étude [début ou fin de l'hiver], taille des proies, et la taille de la meute). Ce modèle suggère que la classe d'âge ( $P < 0.001$ ) et la taille de la meute ( $P = 0,03$ ) ont une influence importante sur la PP pendant l'hiver, mais le statut social ( $P = 0,42$ ), la période d'étude ( $P = 0,88$ ), la taille des proies ( $P = 0,57$ ) et le sexe ( $P = 0,27$ ) ne sont pas des facteurs importants. Considérant que ce soit le modèle complet, nous avons ensuite utilisé l'élimination à l'envers jusqu'à ce que nous ayons trouvé un modèle contenant uniquement des valeurs  $p < 0,05$ . De cet ensemble de modèles, nous avons sélectionné le plus parcimonieux (c'est-à-dire, le modèle avec l'AICc le plus faible). Le modèle le plus parcimonieux inclus seulement la classe d'âge ( $P < 0.001$ ) et la taille de la meute ( $P < 0,001$ ). Ce modèle linéaire général prédit que la PP est plus grande pour les louveteaux et moins pour les yearlings. Plus précisément, pour une taille de meute de 13 (la taille moyenne d'une meute pour nos données), la PP est de 0,98 pour les louveteaux, 0,96 pour les adultes et 0,91 pour les yearlings (figure 6A). En outre, la PP a tendance à diminuer avec l'augmentation de la taille de la meute (figure 6B).

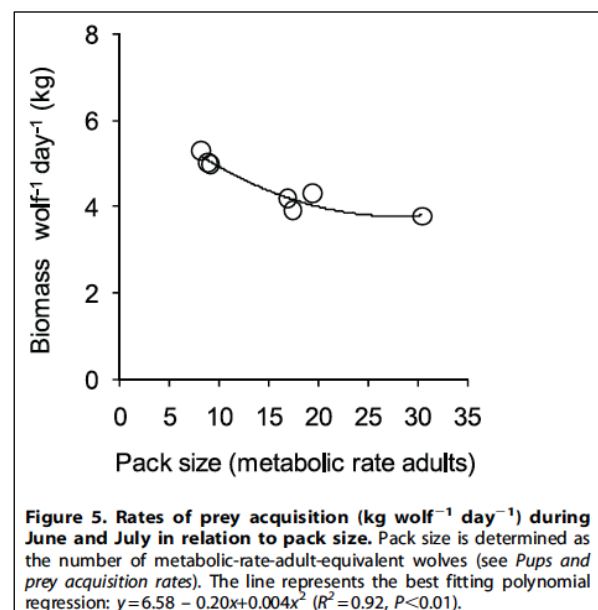
Des travaux antérieurs suggèrent que les taux de présence auprès des carcasses devraient être plus élevés pendant l'hiver que l'été, parce que la cohésion de la meute diminue pendant l'été [15]. En conséquence, nos données soutiennent l'inférence que les loups sont plus susceptibles d'assister à une carcasse pendant l'hiver que pendant l'été ( $PP_{\text{winter}} = 0,95 \pm 0,01 \text{ SE}$ ,  $PP_{\text{summer}} = 0,59 \pm 0,04 \text{ SE}$ ;  $P < 0,0001$ ,  $t = 9,62$ ,  $n_{\text{summer}} = 8$ ,  $n_{\text{winter}} = 140$ ; test  $t$ ; Fig. 3).

## DISCUSSION

Un aspect sous-estimé des carnivores sociaux est la façon dont leur comportement de recherche de nourriture peut varier selon les saisons. La variation saisonnière dans le comportement alimentaire des carnivores sociaux est pertinent pour notre compréhension de la socialité des carnivores et l'estimation des taux de capture grâce aux colliers GPS. Ceci est d'une importance particulière pour la gestion et la conservation des espèces, car les colliers GPS sont un moyen de plus en plus commun pour estimer les taux de capture pour les grands carnivores terrestres.

Nos résultats montrent comment l'exactitude de ces estimations dépendent de la façon dont les détails comme la performance du collier GPS (Fig. 2), le comportement social (figure 3), et le taux métabolique des louveteaux (figure 4) sont pris en compte. Nos résultats, interprétés dans le contexte d'efforts connexes [5,30], indiquent que l'exactitude des estimations des kill rate à l'aide de colliers GPS dépend de la comptabilité de détails qui peuvent être important dans

certains cas, mais pas d'autres. Par exemple, la précision des estimations du kill rate semble plus sensible à la comptabilité de la performance du collier chez les carnivores sociaux. Plus précisément, les simulations basées sur des données recueillies auprès des cougars, un carnivore solitaire, a indiqué qu'un taux de succès GPS de 45% était encore associé à une détection de 95% des carcasses [30]. En revanche, nos simulations ont indiqué qu'un taux de réussite du collier de 45% résulterait en une détection de seulement 75% des grandes carcasses d'ongulés et seulement 53% des petites carcasses d'ongulés détectées à l'origine (figure 2). Bien que les taux de détection ont tendance à diminuer à mesure que la fréquence des emplacements diminue [14,36], nous avons trouvé des sites six fois plus souvent que Knopff et al. [30]. Comme suggéré par Knopff et al. [30], la différence entre ces résultats vient probablement du fait que la nature sociale des loups conduit à un temps de consommation des carcasses plus court. De plus, nos résultats de loups simulés étaient basés sur des données recueillies au cours de l'été où les loups individuels quittent souvent par intermittence les carcasses pour retourner à leur site de rendez-vous.

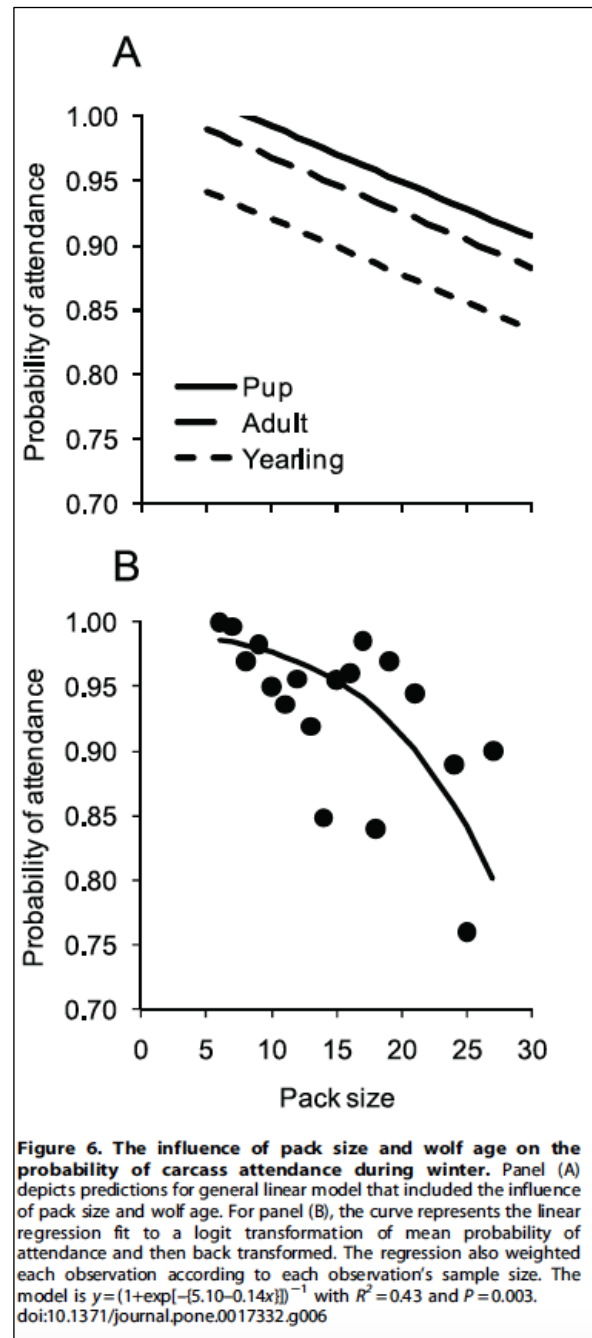


Pour les carnivores sociaux comme les loups, l'exactitude des kill rate recueillis par le biais des colliers GPS sont également susceptibles de dépendre de la prise en compte de la cohésion du comportement alimentaire. Afin de considérer ce comportement tout en estimant les kill rate d'été, nous avons utilisé la méthode de double comptage [21]. L'hypothèse importante de la méthode de double comptage est que la probabilité de détection par un observateur n'a aucun effet sur la probabilité de détection par l'autre observateur (c'est-à-dire que les observateurs sont indépendants). Bien que l'évaluation de cette hypothèse ne soit probablement pas possible pour l'application de la méthode du double comptage, la situation la plus probable est que la détection d'une carcasse par un loup est associée à un risque accru qu'un autre loup détecte cette carcasse. Cette situation aurait pour effet de dégonfler  $N_A$  et  $N_B$  et gonflerait

$N_{AB}$ , qui à son tour causerait  $N_{total}$  (voir Eq. 1) de sous-estimer le nombre total de carcasses. Alors que cette sous-estimation est indésirable, il est important de garder à l'esprit que cette méthode a produit des estimations des **kill rate** d'été en moyenne, 85% (nombre de proies) et 62% (biomasse de proies) supérieures aux estimations basées sur les données obtenues avec un seul loup à collier GPS. La meilleure perspective peut être d'apprécier les méthodes traditionnelles d'estimation des **kill rate** en supposant que chaque loup assiste à chaque carcasse.

La méthode que nous avons utilisée, alors probablement viole l'hypothèse de l'indépendance, mais reste toujours une importante amélioration par rapport aux méthodes précédentes qui supposent que le loup assiste à toutes les carcasses. Nos résultats fournissent également une idée de la façon dont l'influence de la socialité, et sa tendance à varier avec la taille des proies, l'âge du prédateur et la taille du groupe, est susceptible de différer entre les saisons (figures 3, 6). Plus spécifiquement, pour les loups, la PP est influencée par la taille des proies seulement pendant l'été (Fig. 3). Cependant, la PP n'est pas uniforme en hiver et est mieux expliqué par l'âge du loup et la taille de sa meute (figure 6). Il est raisonnable de supposer qu'un ensemble de données plus important montrerait que la PP varie également avec d'autres facteurs écologiques, comme la disponibilité des proies, la densité des prédateurs et les conditions climatiques. De plus, des facteurs similaires influencent également le comportement alimentaire des autres carnivores. Par exemple, parmi les clans de hyènes tachetées, les individus sont plus susceptibles d'être trouvés avec d'autres membres du clan pendant les périodes où des proies migratrices sont disponibles. De plus, le nombre d'individus présents sur une carcasse a tendance à augmenter lorsque la taille de la proie augmente [18]. En tant que tel, l'abondance des proies et la taille seraient susceptibles d'influencer la PP pour les hyènes. Une meilleure compréhension des facteurs qui influencent la PP pour les carnivores sociaux est critique pour déterminer la nature de la prédation, et comment elle varie entre espèces et zones d'études.

Parce que les colliers GPS permettent une détection cohérente des carcasses pendant les périodes sans neige, l'estimation des **kill rate** en été, en particulier, devient de plus en plus courante [par exemple, 5,12]. Pour notre zone d'étude, c'est aussi la période associée à la croissance des louveteaux nouveau-nés. Notre travail met en évidence que l'estimation la plus utile des **kill rate** par individu, pendant ces périodes de reproduction, devrait expliquer les besoins métaboliques réduits des jeunes (figure 4). Ceci est particulièrement vrai si l'objectif principal est d'estimer les **kill rate** est de comprendre combien de nourriture chaque prédateur a consommé.



Un travail antérieur suggère que la quantité de biomasse de nourriture disponible par loup diminue lorsque la taille de la meute augmente, aussi bien pendant l'hiver [34,35] que l'été [5]. Notre travail montre également que la quantité de nourriture disponible par individu (lors de la correction de la taille de la meute pour les différences de taux métaboliques) diminue à mesure que la taille de la meute augmente (Figure 5). De plus, nos résultats suggèrent qu'en moyenne, les loups obtiennent une biomasse supérieure à leurs besoins énergétiques quotidiens minimum pendant l'été (figure 4). Plus précisément, les loups font l'acquisition de **4,5 kg/loup/jour** en juin et en juillet, soit 25% de plus que la biomasse nécessaire pour répondre à leurs besoins énergétiques (3,6 kg/loup/jour) [37]. Néanmoins, les loups perdent du poids pendant l'été [15]. Une explication possible à cela est que les loups perdent souvent beaucoup de ce qu'ils

acquièrent aux charognards [29]. Bien qu'il y ait une baisse d'oiseaux charognards au cours de l'été (projet loup de Yellowstone, données non publiées), nous avons trouvé des preuves de présence d'ours sur les carcasses pour environ la moitié de toutes les grandes carcasses d'ongulés en juin et en juillet (Projet loup de Yellowstone, données non publiées). Parce que les grizzlys usurpent souvent une biomasse significative lors de la récupération [38], les loups de Yellowstone consomment probablement de la biomasse beaucoup plus que ce que leur minimum l'exige. Ces considérations suggèrent en outre, que la perte de la biomasse pour les charognards est un aspect sous-estimé de l'écologie de recherche de nourriture [39].

Nos résultats attirent également l'attention sur la nature dynamique de la cohésion du groupe (mesurée en PP) comme caractéristique de base de la vie de groupe (Figures 3 et 6). L'évaluation du comment et pourquoi les animaux vivent en

groupes est en grande partie concentrée sur l'explication de la taille du groupe [par exemple, 39]. Cependant, notre travail suggère que des explications adéquates de la socialité peuvent exiger la comptabilisation non seulement de la taille du groupe, mais aussi de la cohésion du groupe. La cohésion de la meute peut avoir des conséquences sous-estimées sur la condition physique pour ses membres. Par exemple, la baisse perçue des kill rate par individu avec une taille de meute croissante [par exemple, 39] peut être au moins un artefact partiel pour ne pas tenir compte de la tendance des meutes plus grandes à être moins cohésive à la chasse. Autrement dit, les taux d'admission des membres principaux peuvent ne pas diminuer avec l'augmentation de la taille de la meute, si l'augmentation de la taille de la meute signifie aussi que le groupe entier a tendance à ne pas être présent à chaque carcasse.

