

Évaluation de l'influence du rapport proie-prédateur, de la structure d'âge des proies et de la taille des meutes sur les taux de prédatons des loups

Oikos 000: 001–010, 2012

doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20082.x

© 2012 The Authors. Oikos © 2012 Nordic Society Oikos

Subject Editor: Stan Boutin. Accepted 24 January 2012

Assessing the influence of prey–predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates

Håkan Sand, John A. Vucetich, Barbara Zimmermann, Petter Wabakken, Camilla Wikenros, Hans C. Pedersen, Rolf O. Peterson and Olof Liberg

H. Sand (hakan.sand@ekol.slu.se), C. Wikenros and O. Liberg, Grimsö Wildlife Research Station, Dept of Ecology, Swedish Univ. of Agricultural Sciences, SE-73091 Riddarhyttan, Sweden. – J. A. Vucetich and R. O. Peterson, School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological Univ., Houghton, MI 49931, USA. – B. Zimmermann and P. Wabakken, Hedmark Univ. College, Faculty Applied Ecology and Agricultural Sciences, Evenstad, NO-2480 Koppang, Norway. – H. C. Pedersen, Norwegian Inst. for Nature Research, Tungasletta 2, NO-7485 Trondheim, Norway.

Résumé

La théorie traditionnelle de la prédation suppose que la densité des proies est le principal déterminant du taux de mortalité. Plus récemment, le rapport proies/prédateurs s'est avéré être un meilleur indicateur du taux de mortalité. Cependant, le comportement sélectif de nombreux prédateurs suggère également que la **structure d'âge** de la population de proies devrait être un facteur important de prédiction des taux de prédation. Nous avons comparé la dynamique de la prédation loup-élan dans deux sites, le centre-sud de la Scandinavie (SCA) et l'île Royale, lac Supérieur, Amérique du Nord (IR), où la densité des proies était similaire, mais où la structure d'âge des proies et le rapport proie-prédateur différaient. **Les taux de prédation/loup s'attaquant aux originiaux sont trois fois plus élevés en SCA que sur l'IR.** Comme la SCA et l'IR ont des densités de proies similaires, les différences de taux de prédation ne peuvent pas être expliquées par la densité des proies. Les différences de taux de prédation s'expliquent plutôt par les différences dans le rapport proie-prédateur, la taille de la meute et la structure d'âge des populations de proies. Bien que le ratio des **réponses fonctionnelles** soit une variable importante pour expliquer les différences de taux de prédation entre SCA et IR, les taux de prédation ont eu tendance à être plus élevés lorsque les veaux constituaient une plus grande partie du régime alimentaire ($p = 0,05$). Notre étude est la première à suggérer comment la structure d'âge de la population de proies peut affecter le taux de mortalité d'un prédateur mammifère. Les différences dans la structure d'âge des populations de proies de la SCA et de l'IR sont, en grande partie, le résultat de l'exploitation des originiaux et des forêts de SCA, mais pas de l'IR. Alors que la conservation des prédateurs est largement motivée par la restauration des cascades trophiques et d'autres **influences descendantes** (*top-down*), nos résultats montrent comment les entreprises humaines peuvent également modifier la prédation par des **processus ascendants** (*bottom-up*).

INTRODUCTION

Pour comprendre la dynamique prédateur-proie, il faut connaître les facteurs qui influencent le taux de prédation par individu, souvent mesuré par le nombre de victimes par prédateur et par unité de temps. L'influence de la densité des proies sur le taux de mortalité a une longue histoire de soutien théorique et empirique (Holling 1966, Messier 1994). Plus récemment, le rapport proies/prédateurs s'est révélé être un meilleur prédicteur du taux de prédation (Vucetich et al. 2002, Schenk et al. 2005). Néanmoins, l'utilisation du ratio comme prédicteur principal du taux de prédation suscite toujours des inquiétudes, enracinées dans la théorie de la prédation (Abrams et Ginzburg 2000).

D'autres facteurs sont également connus pour influencer le taux de prédation, tels que la taille du groupe de prédateurs (Creel 1997, Schmidt et Mech 1997, Vucetich et al. 2004) et la rigueur de l'hiver (Post et al. 1999, Jedrzejewski et al. 2002). Le comportement prédateur des loups *Canis lupus* suggère également que la structure d'âge de la population de proies devrait être un **facteur prédictif** important du taux de prédation. Les loups sont connus depuis longtemps pour être des prédateurs sélectifs, préférant tuer des veaux plutôt que des ongulés d'âge mûr (Peterson 1977, Smith et al. 2004, Wright et al. 2006). Cette préférence prédictive représente une forte raison **a priori** pour penser que les taux de prédation devraient être plus élevés lorsque les veaux sont plus répandus dans une population de proies. Cette préférence indique probablement que les veaux sont plus faciles à tuer que les adultes. Une deuxième raison, liée à la première, est que les veaux sont plus petits que les adultes et que les loups se nourrissant principalement de veaux peuvent avoir besoin de plus de proies pour satisfaire leurs besoins énergétiques (Sand et al. 2008).

Une autre raison de comprendre si la structure d'âge des proies affecte le taux de prédation est que les entreprises humaines, telles que la récolte d'ongulés et la gestion forestière, peuvent avoir un impact important sur la structure d'âge des ongulés dont les loups se nourrissent (Ginsberg et Milner-Guland 1994, Sæther et al. 2001, Milner et al. 2007). Malgré l'influence potentiellement importante de la structure d'âge sur la dynamique de prédation, son effet n'a à notre connaissance jamais été testé pour un prédateur mammifère.

Nous avons comparé la dynamique de prédation loup-élan (*Alces alces*) dans deux sites, le centre-sud de la Scandinavie (SCA) et l'Isle Royale, au Lac Supérieur, en Amérique du Nord (IR), où la densité des proies était similaire, mais où la structure d'âge des proies et le rapport proies-prédateurs différaient. Les veaux étaient beaucoup plus nombreux en SCA en raison de la récolte intensive d'originaux et de la gestion forestière (Edenius et al. 2002, Lavsund et al. 2003). Dans l'IR, ni l'original ni la forêt n'étaient exploités (Peterson 1977). La recolonisation relativement récente de la SCA (Wabakken et al. 2001) a également entraîné une faible densité de la population de loups et un rapport proies-prédateurs beaucoup plus élevé que celui de la population de l'IR.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sites d'étude

L'IR (48°00'N, 89°00'W) est une île (544 km²) du lac Supérieur en Amérique du Nord, couverte par une forêt boréale de transition (*Abies balsamea*, *Picea glauca*, *Betula* spp.). L'IR n'a jamais été récoltée et ses forêts n'ont pas été exploitées depuis le début du XX^{ème} siècle (Peterson 1977), bien qu'un grave incendie de forêt ait brûlé environ un tiers de l'IR en 1936, qui constitue aujourd'hui un très mauvais habitat pour l'original (vieille forêt d'épinettes et de bouleaux). Au cours des dernières décennies, ses forêts n'ont pas produit un fourrage abondant et de qualité (Krefting 1974).

Depuis environ 1950, les loups et les orignaux de l'IR **interagissent** essentiellement comme un système isolé de prédateurs et de proies (Peterson et al. 1998). Le loup est le seul prédateur de l'orignal, celui-ci représente 90% de la biomasse dans le régime alimentaire du loup (Peterson et al. 1998), et le reste est constitué de castors *Castor canadensis*. Ces populations comprennent généralement 18 à 27 loups (32 à 51/1000 km²) et 700 à 1100 orignaux (1,4 à 2,4 km²) (les intervalles sont des intervalles interquartiles, IQR) (Vucetich et al. 2002).

Le site de la SCA (60°N, 12°E) est dominé par des forêts dont les peuplements matures sont dominés par *Picea abies*, *Pinus silvestris*, *B. pubescens* et *B. pendula*. La gestion forestière est intensive avec des coupes à blanc et le remplacement des vieilles forêts par des plantations (Lavsund 1987), ce qui augmente la biomasse du fourrage des orignaux (Edenius et al. 2002, Lavsund 1987) et la production de veaux (Cederlund et Markgren 1989). La succession précoce après l'exploitation forestière est constituée d'espèces préférées des orignaux pour le broutage, telles que *B. pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula* et *Salix* spp. Les taux annuels de récolte des orignaux en SCA se situent généralement entre 25 et 30 % de la population avant la récolte et comprennent des portions approximativement égales de veaux et d'adultes (Lavsund et al. 2003).

Les loups ont commencé à recoloniser la SCA à la fin des années 1970 (Wabakken et al. 2001). En 2010, cette population de loups occupait ~100 000 km² et se composait de 250-290 individus répartis sur 52 meutes (Wabakken et al. 2010). Les territoires des loups en SCA sont en moyenne de 1000 km² (cette étude) et la taille des meutes est en moyenne de 4-5 (dont des meutes 2 loups (Wabakken et al. 2010). Le régime alimentaire hivernal de cette population, en termes de biomasse, est composé à 95 % d'orignaux (Sand et al. 2005). Le reste de l'alimentation est composé de divers ongulés plus petits et d'autres vertébrés, dont le chevreuil *Capreolus capreolus*, le renne sauvage *Rangifer tarandus*, le castor *Castor fiber*, le blaireau *Meles meles*, le grand tétras *Tetrao urogallus*, le tétras lyre *Tetrao tetrix* et les lièvres *Lepus timidus*, *L. europaeus*. Les orignaux ne sont pas exposés à d'autres prédateurs pendant l'hiver. Bien que les loups de la SCA aient été légalement protégés, ils ont connu des taux élevés de mortalité d'origine humaine, principalement le braconnage et les collisions routières (Liberg et al. 2011). La densité des orignaux en hiver se situait entre 0,8 et 3,4 orignaux/km² (médiane 1,35, IQR 0,97-1,48) parmi les territoires de loups étudiés, ce qui est typique de la plupart des populations d'orignaux trouvées dans le centre-sud de la SCA (Lavsund et al. 2003). **Les élans de la SCA et de l'IR ont une taille similaire, alors que les loups de la SCA sont environ 20% plus grands que ceux de l'IR** (Sand et al. 2006a).

L'IR et la SCA sont toutes deux caractérisées par un climat continental, c'est-à-dire des hivers froids et enneigés et des étés chauds. Les variations climatiques interannuelles ont une influence importante sur la dynamique loup-proie de l'IR (Vucetich et Peterson 2004) et probablement une influence importante en SCA (Wikenros et al. 2009).

Méthodes de terrain

Méthodes analytiques

RESULTATS

Structure sociale des prédateurs

La taille moyenne des meutes dans la SCA était 35 % plus petite que dans l'IR ($p = 0,04$, voir l'axe des abscisses de la figure 1C). Plus précisément, la taille moyenne des meutes était de 4,1 (SE =

0,61) pour la SCA et de 6,3 pour l'IR (SE = 0,34). La taille moyenne des territoires était également beaucoup plus grande en SCA que sur l'IR (SCA_{ave} 960 km² [SE 136] ; IR_{ave} 306 km² [SE = 17], $p < 10^{-4}$). Une conséquence importante des différences de taille de meute et de territoire est que la SCA tend à avoir un ratio originaux/loups beaucoup plus élevé (voir l'axe x de la figure 1B ; SCA_{ave} = 499 [SE = 136] ; IR_{ave} 55 [SE = 5,9], $p < 10^{-4}$).

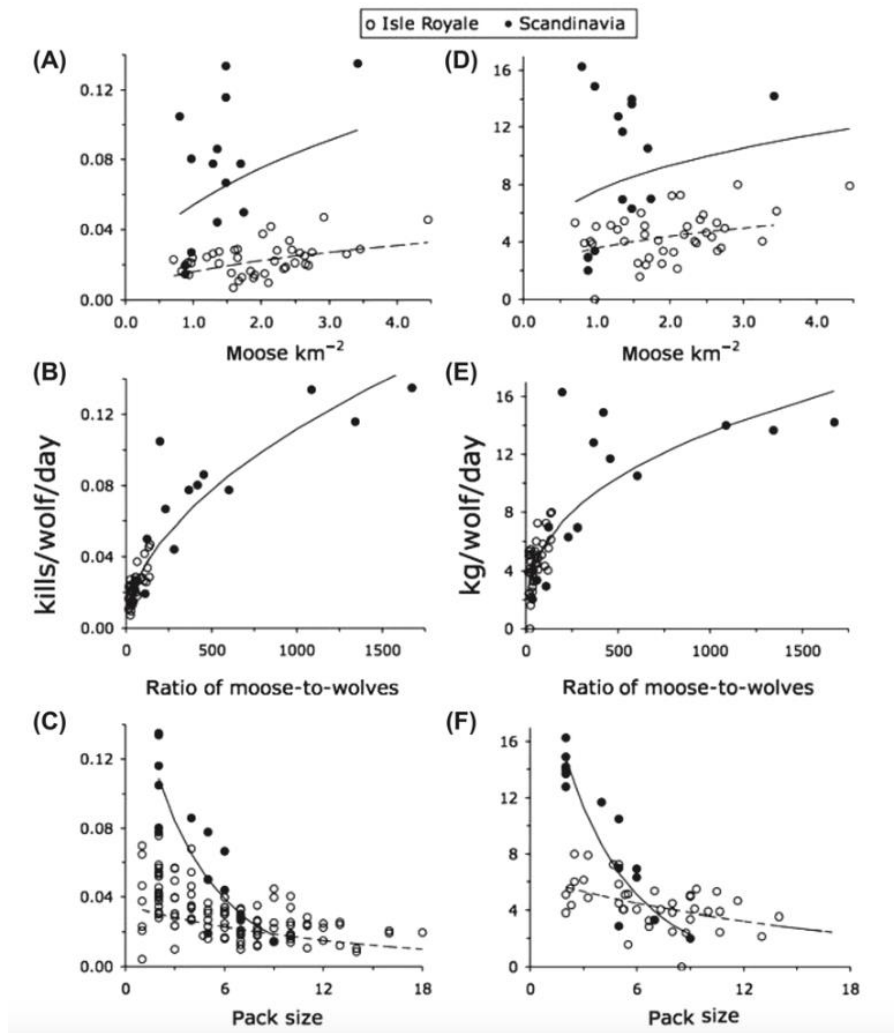


Figure 1. Taux de mortalité, mesuré en tués/loup/jour (A-C) et en kilogrammes de proies par loup et par jour (D-F), en relation avec la densité d'originaux, le ratio originaux/loups et la taille de la meute pour les loups vivant dans le centre-sud de la Scandinavie (●) et sur l'île Royale (○). Chaque observation scandinave (n = 14) représente une des 10 meutes différentes observées pour une année donnée (2001-2008). Chaque observation de l'île Royale (n = 40) représente une moyenne au niveau de la population pour une année différente (1971-2010). Les lignes représentent les modèles de régression les plus parcimonieux parmi ceux testés (tableau 1, 2).

Structure d'âge de la population des proies

La fréquence moyenne de veaux d'originaux dans la population (cf_{pop}) était plus élevée en SCA que sur l'IR ($p < 0,001$, voir l'axe des x de la figure 2) et la cf_{pop} n'était pas liée à la densité d'originaux aux deux sites (p 0,49). Plus précisément, le cf_{pop} moyen était de 0,13 (SE $2,5 \times 10^{-2}$) pour l'IR et de 0,28 (SE $5,8 \times 10^{-3}$) pour la SCA.

Taux de prédation : proie/loup/jour

Chaque variable écologique que nous avons évaluée était un prédicteur statistiquement significatif du nombre de proie/loup/jour (Fig. 1, 2, Tableau 1). Le nombre de proie/loup/jour a tendance à

augmenter avec la densité des orignaux sur les deux sites ($p < 10^{-4}$, Fig. 1A). De plus, la tendance à ce que le nombre de proies prédatées par jour soit plus élevé en SCA pour des densités d'orignaux similaires était associée au fait que la SCA avait une pente plus forte (lorsqu'elle est présentée sur une échelle non transformée, figure 1A) que l'IR ($p < 10^{-4}$). Le nombre de proie/loup/jour avait également tendance à augmenter avec le ratio orignaux/loups sur les deux sites ($p < 10^{-4}$, Fig. 1B). Cette relation ne différait pas entre les sites, et elle représentait le modèle le plus parcimonieux de tous ceux que nous avons construits (dAICc 0, $R^2 = 0,80$, tableau 1).

Le nombre de proie/loup/jour tend à diminuer avec l'augmentation de la taille de la meute sur les deux sites ($p < 10^{-4}$, Fig. 1C). Cependant, chaque site était caractérisé par son propre intercept ($p < 10^{-4}$) et sa propre pente ($p < 10^{-4}$). Bien que les taux de mortalité soient similaires en SCA et sur l'IR pour les meutes composées de 5 à 9 loups, les taux de mortalité des petites meutes (2-4 loups) en SCA sont beaucoup plus élevés que ceux observés pour les petites meutes de l'IR (Fig. 1C).

Le nombre proie/ loup/jour avait une légère tendance à augmenter avec la population de loups (c_{pop}) dans chaque site ($p = 0,15$), chaque site étant caractérisé par son propre intercept ($p < 0,01$, Fig. 2A). La relation entre proie/loup/jour et le régime c_{diet} était similaire à celle de c_{pop} bien que statistiquement significative ($p < 0,01$, Tableau 1, Fig. 2B).

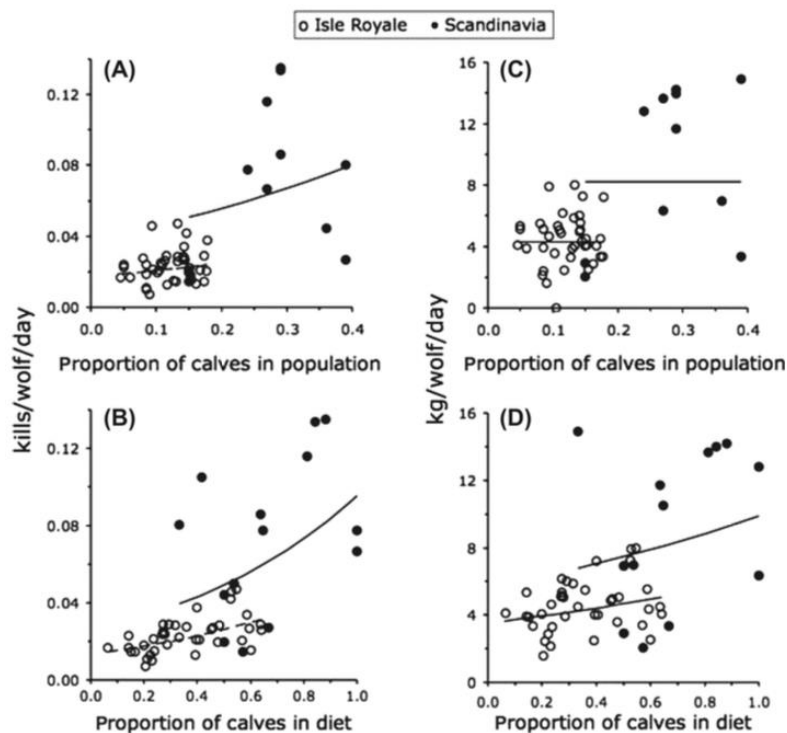


Figure 2. Taux de mortalité, mesuré en tués/loup/jour (A, B) et en kilogrammes de proies/loup/jour (C, D), en relation avec la proportion de la population d'orignaux et la proportion de veaux dans l'alimentation des loups. Les autres détails figurent dans la légende de la figure 1.

Le modèle multivarié qui incluait chaque facteur écologique plus l'effet du site comme variable prédictive candidate suggère que le ratio ($p < 0,01$), $p_{k.s.z}$ ($p < 0,01$), c_{diet} ($P = 0,05$) et le *site* ($p = 0,02$) étaient tous d'importants prédicteurs du taux de prédation ($R^2 = 0,75$; Fig. 3A). De plus, le modèle résultant d'une procédure pas à pas qui ne tient pas compte de l'effet de site est moins performant, avec un R^2 de 0,72 et un score AICc supérieur de 3,5 points au score AICc du modèle qui inclut l'effet de site (voir les deux dernières lignes du tableau 1).

Après avoir considéré ces modèles multivariés, il est utile de réexaminer le modèle qui ne comprend que $\ln[\text{ratio}]$. Ce modèle explique une quantité similaire de variation du taux de mortalité que les deux autres modèles que nous avons considérés (c.-à-d. $R^2 = 0,80$, tableau 1) et était, d'un point de vue statistique, le plus parcimonieux (c.-à-d. $\text{dAICc} = 0$). Ce modèle est important dans la mesure où l'on se limite à prédire $\ln(\text{proie/loup/jour})$ de la manière la plus exacte et précise possible à partir du plus petit nombre de variables prédictives. Néanmoins, ce modèle est irréaliste d'un point de vue écologique car il y a de fortes raisons de croire que le taux de prédation est affecté par de nombreux processus écologiques.

Enfin, il est possible d'expliquer pourquoi le modèle avec seulement le ratio à un R^2 légèrement plus élevé (0,80) que le modèle multivarié qui inclut le ratio plus d'autres variables ($R^2 = 0,75$; tableau 1). Cette petite différence est due au fait que nous avons utilisé $\ln(\text{ratio})$ dans un modèle, mais le ratio dans l'autre modèle. Cependant, la corrélation entre le *ratio* et les résidus du modèle basé sur le *ratio* n'est pas significative ($p = 1,0$) et ne suggère pas la nécessité de tenir compte d'une éventuelle non-linéarité qui pourrait être prise en compte par une transformation logarithmique.

Taux de prédation : kg/loup/jour

Les résultats étaient similaires pour les modèles où $\ln[\text{kg/loup/jour}]$ était la variable de réponse (tableau 2, figures 1D-F, 2C-D, 3B). Cependant, le modèle multivarié qui a considéré les facteurs écologiques et l'effet de site comme des variables candidates suggère que seul le ratio et le *pack size* expliquent des portions significatives de la variation de $\ln[\text{kg/loup/jour}]$ (Fig. 3B).

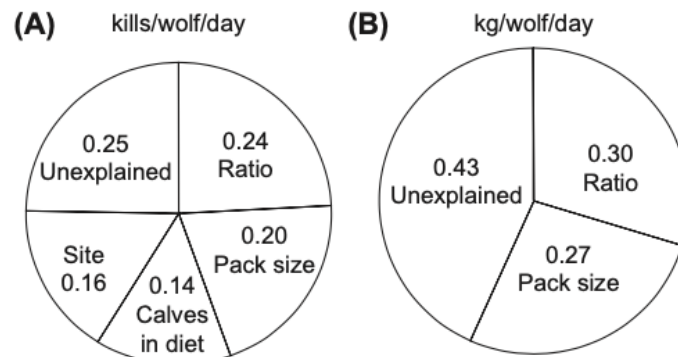


Figure 3. Proportion de la variance totale en (A) proie/loup/jour et (B) kg/loup/jour observée dans les populations Scandinaves et de l'Isle Royale qui est expliquée par le modèle le plus parcimonieux incluant des effets principaux multiples, mais pas de termes d'interaction (voir Méthodes d'analyse pour la justification, tableaux 1, 2). Chaque proportion est le coefficient de régression partielle standardisé pour ce prédicteur multiplié par le coefficient de corrélation entre ce prédicteur et la variable de réponse, kills/wolf/day (Schumacker et Lomax 1996). La somme des proportions associées à chaque facteur est la proportion totale de variance expliquée.

DISCUSSION

La théorie traditionnelle de la prédation suppose que la densité des proies est le principal déterminant du taux de prédation (Holling 1966). Néanmoins, les taux de prédateurs en Scandinavie (SCA) sont 3,2 fois plus élevés, en moyenne, que sur l'Isle Royale (IR), bien que les deux sites aient des densités de proies similaires (Fig. 1A, D). Cependant, les différences dans le rapport proies-prédateurs entre les sites peuvent expliquer la plupart des différences de taux de prédation (Fig. 1B, E). De plus, le modèle prédisant le taux de prédation à partir du ratio proies/prédateurs seul avait le score AIC le plus bas de tous les modèles que nous avons construits.

Le mécanisme **comportemental** qui sous-tend ce modèle est probablement la **compétition interférentielle entre les meutes de loups en fonction de la densité** (Vucetich et al. 2002). Les loups sont territoriaux et consacrent beaucoup de temps et d'énergie à la défense de leur territoire.

Si le but de la modélisation du taux de prédation est de générer des prédictions statistiquement parcimonieuses des valeurs futures du nombre de proie/loup/jour, alors le meilleur modèle est sans équivoque le modèle qui inclut seulement le ratio proies/prédateurs, qui représente 80% de la variation du taux de prédation. **Cependant, il y a une forte attente a priori que le taux de prédation ne soit pas affecté par un seul facteur, mais plutôt par de nombreux facteurs écologiques** (Schmidt et Mech 1997, Peterson et al. 1998, Jedrzejewski et al. 2002, Vucetich et al. 2002, Sand et al. 2008). **De plus, un autre modèle de notre analyse reflète cette multicausalité et suggère que le taux de prédation tend à augmenter avec l'augmentation du ratio proies/prédateurs, l'augmentation de l'abondance relative des veaux dans le régime alimentaire des loups et la diminution de la taille des meutes** (Fig. 3A). Ce modèle n'est composé que de coefficients statistiquement significatifs et correspond à l'hypothèse raisonnée que le taux de mortalité, comme de nombreux processus écologiques, est multicausal. Malgré ces vertus, le modèle multicausal ne présente pas la parcimonie statistique associée au modèle univarié dépendant des ratios (Fig. 1B).

La tension entre ces modèles provient des questions qui ont alimenté une controverse antérieure sur le taux de prédation (Akçakaya et al. 1995, Abrams 1997). Cette controverse a finalement été expliquée par la compréhension du fait que la performance statistique seule ne peut pas rendre compte de la valeur d'un modèle. Dans cette controverse, la valeur des modèles de taux de prédation dépendant du ratio dépendait également de la question de savoir si l'objectif d'un modèle devait être davantage axé sur la parcimonie prédictive ou sur la représentation exacte de mécanismes déjà conçus, ce qui constitue un mécanisme approprié et si les modèles devaient inclure des caractéristiques bien étayées par la raison, mais moins bien étayées par les données disponibles (Abrams et Ginzburg 2001, Vucetich et al. 2002).

Bien que les modèles axés sur la prédiction statistiquement parcimonieuse soient essentiels au développement des connaissances scientifiques, cet objectif est également associé à certaines préoccupations de longue date. Par exemple, l'influence omniprésente des contingences historiques sur les systèmes écologiques crée des limitations inéluctables dans notre capacité à prédire les états futurs des systèmes écologiques (Holling et Meffe 1996, Turner et al. 1998, Belyea et Lancaster 1999). D. Thompson (1942), le père de l'écologie mathématique, a exprimé une préoccupation connexe au sujet de l'objectif des modèles lorsqu'il a écrit « *c'est le principe impliqué, et non ses résultats ultimes et très complexes, que nous pouvons seuls tenter de saisir* ». **Ces considérations suggèrent que des modèles comme celui de la figure 3A peuvent être évalués, non pas tant par leur parcimonie statistique, mais par leur capacité à aider à comprendre comment un processus peut être affecté, en principe, par de multiples mécanismes qui opèrent tous simultanément.**

Ces idées sont associées à une distinction bien développée en philosophie des sciences, l'instrumentalisme et le réalisme (Brown 2001, Mikkelsen 2001). Ces distinctions sont au cœur de questions qui intéressent depuis longtemps les écologistes (Thompson 1942, Levins 1966, Kendall et al. 1999, Lawton 1999, Carpenter 2002, Krebs 2002, Odenbaugh 2005), et plusieurs controverses en écologie ont été alimentées par la difficulté réelle de naviguer entre ces perspectives (Abrams et Ginzburg 2001, Harte 2004, Clark 2009). Ces circonstances suggèrent que le développement de la

connaissance écologique bénéficierait d'une meilleure compréhension de cette question fondamentale de la philosophie des sciences.

Notre analyse suggère que le taux de prédation tend à augmenter avec la fréquence des veaux dans le régime alimentaire. Alors que l'on pense depuis longtemps que la structure d'âge des proies a une influence importante sur la dynamique de prédation des loups (Jensen et Miller 2001, Wright et al. 2006), nos résultats représentent la première preuve de son influence sur le taux de prédation. Deux mécanismes sont probablement à l'origine de cette tendance. **Premièrement**, les loups ont une préférence pour la recherche de nourriture pour les veaux, car ils sont plus faciles à tuer que les adultes (Peterson 1977, Smith et al. 2004, Wright et al. 2006). **Deuxièmement**, lorsque les loups s'attaquent plus fréquemment aux veaux (qu'aux adultes), ils doivent tuer plus d'individus pour obtenir la même quantité de biomasse, car les veaux sont plus petits (Sand et al. 2008). Deux observations viennent étayer cette idée. **Tout d'abord**, le taux de prédation, mesuré en proie/loup/jour, est 3,2 fois plus élevé en SCA que sur l'IR alors que le kg/loups/jour n'est que 2,1 fois plus élevé en SCA qu'en IR. **Deuxièmement**, les proies/loup/jour ont eu tendance à augmenter avec l'augmentation du régime *cf* *diet* (Fig. 2A, 3A) alors que les kg/loups/jour n'ont pas augmenté (Fig. 2B, 3B).

Nos résultats s'appliquent aux taux de prédation pendant l'hiver. Des travaux récents suggèrent que les processus associés aux taux de prédation estivaux diffèrent de manière importante des taux de prédation hivernaux (Sand et al. 2008, Metz et al. 2011). On ne sait toujours pas quelles relations s'appliquent aux taux de prédation estivaux.

La comparaison de données entre des études collectées avec des méthodes différentes peut parfois présenter un risque que les résultats soient biaisés en raison du type de méthode utilisé. Il est possible que nos résultats soient un faux accident découlant des différentes méthodes utilisées pour estimer le taux de prédation, la densité des loups, la densité des orignaux et la structure d'âge des proies sur les deux sites comparés. Cependant, nous ne connaissons aucune raison spécifique de penser que l'une des méthodes utilisées dans cette comparaison diffère dans sa tendance à surestimer ou à sous-estimer. De plus, les conclusions présentées ici semblent plus parcimonieuses qu'il ne le serait de conclure que ces résultats ne sont qu'un accident fallacieux.

Une grande partie de la différence de taux de prédation entre l'IR et la SCA semble s'expliquer par les différences entre ces sites en ce qui concerne la fréquence des veaux dans le régime alimentaire, la taille de la meute et le rapport proie-prédateur. Le rapport proie-prédateur plus élevé en SCA est dû à la fois à une taille de meute plus petite et à une taille de territoire plus grande. Ces tendances peuvent s'expliquer, en partie, par le fait que la SCA est une population récemment établie et en expansion (Wabakken et al. 2001, 2010).

Après avoir pris en compte ces différences, le taux de prédation est toujours plus élevé en SCA que sur l'IR lorsque le taux de prédation est mesuré en proie/loup/jour, mais pas en kg/loup/jour (Fig. 3). Ces différences peuvent être attribuées à des facteurs affectant l'utilisation des carcasses. Les loups en SCA peuvent utiliser les carcasses de veaux de façon moins approfondie que les loups de l'IR (Sand et al. 2005, Vucetich et al. unpubl.). Cette différence peut être attribuée à la réticence des loups en SCA à rester avec leurs carcasses pendant de longues périodes, en raison du risque d'être dérangé ou braconné. De plus, alors que les orignaux de l'Isle Royale sont approximativement de la même taille que les orignaux de SCA, les loups sont environ 20% plus grands en SCA et sont

donc susceptibles d'avoir besoin de plus de kg de biomasse par jour. Les différences dans l'utilisation des carcasses et dans la taille des loups peuvent expliquer, au moins en partie, les différences dans le taux de prédation entre l'Isle Royale et la Scandinavie et la différence entre les modèles de taux de mortalité exprimés en termes de proie/loup/jour et de kg de proie/loup/jour (Fig. 3). D'autres différences entre SCA et IR peuvent également être importantes, mais nous ne savons pas lesquelles.

Le taux de prédation était clairement associé à cf_{diel} ($p < 0,01$), mais seulement marginalement associé à cf_{pop} ($p = 0,15$; tableau 1). Le manque de signification avec cf_{pop} peut représenter une erreur statistique de type II. De plus, comme cf_{diel} et cf_{pop} sont également fortement corrélés ($p < 10^{-5}$), il n'est pas surprenant qu'un seul des deux prédicteurs apparaisse dans le modèle multivarié (Fig. 3). Bien que les détails ne puissent être résolus avec les données disponibles, il est difficile d'imaginer que le taux de mortalité soit associé à cf_{diel} sans que le taux de mortalité soit d'une certaine manière, affecté par la structure d'âge de la population de proies.

L'exploitation humaine intensive et sélective de l'orignal en SCA contribue à des taux de reproduction élevés en structurant la population vers une forte proportion de femelles productives (Sæther et al. 2001, Solberg et al. 2000, Nilsen et Solberg 2006) et restreint les possibilités de limitation alimentaire en fonction de la densité (Lavsund et al. 2003). La gestion intensive des forêts en SCA entraîne une augmentation de la production de fourrage pour les orignaux (Edenius et al. 2002) qui, à son tour, augmente les taux de production de veaux (Cederlund et Markgren 1989). Ces entreprises humaines ont toutes deux une incidence sur la structure d'âge de la population d'orignaux, notamment une fréquence plus élevée de veaux en SCA par rapport à l'IR.

Par rapport à de nombreux systèmes loup-proie, l'IR et la SCA représentent probablement des extrêmes opposés en ce qui concerne l'intensité de l'exploitation humaine. Dans la plupart des systèmes loup-élan, les élans et les forêts sont exploités plus intensivement que sur l'IR et moins intensivement qu'en SCA. Par conséquent, il y a lieu de penser que de nombreux systèmes loups-proies sont probablement intermédiaires entre l'IR et la SCA en ce qui concerne la structure d'âge des proies et les taux de prédation. Étant donné que la gestion forestière et la récolte d'ongulés par l'homme peuvent affecter l'abondance et la structure d'âge des populations d'ongulés, ce type d'exploitation anthropique peut également affecter indirectement le taux auquel les prédateurs tuent les proies individuelles et donc la dynamique des populations de prédateurs-proies. Si le taux de prédation est un sujet important de préoccupation pour la conservation, alors nos résultats indiquent l'importance de comprendre comment l'exploitation anthropogénique affecte non seulement la densité des proies, mais aussi la densité et la structure sociale des populations de prédateurs. De plus, une exploitation anthropique intense sur les trois niveaux trophiques, comme c'est le cas en SCA, réduira probablement aussi le potentiel de cascades trophiques induites par les prédateurs dans de tels systèmes.

La motivation pour restaurer et conserver les loups (et d'autres grands carnivores) est largement axée sur la valorisation de l'influence écologique des interactions prédateur-proie, qui sont plus ou moins naturellement régulées (Sergio et al. 2008, Licht et al. 2010, Estes et al. 2011). Si la prédation naturellement régulée est l'objet de la valeur de conservation, alors les influences ascendantes sur la prédation, comme celles observées ici, seraient également importantes à restaurer et à conserver. Si la motivation pour conserver ces aspects de la prédation semble ténue, alors il pourrait être nécessaire de justifier plus précisément l'objectif fondamental et la motivation de la conservation des carnivores. Ce ne serait pas la première fois que l'occasion se présente de mieux comprendre plus précisément l'objet de la conservation (Noss 1996, Leonard et Wayne 2008).