

Sélection des proies par les loups Scandinaves : une seule grande ou plusieurs petites ?

Prey Selection of Scandinavian Wolves: Single Large or Several Small?

Håkan Sand^{1*}, Ann Eklund¹, Barbara Zimmermann², Camilla Wikenros¹,
Petter Wabakken²



Citation: Sand H, Eklund A, Zimmermann B, Wikenros C, Wabakken P (2016) Prey Selection of Scandinavian Wolves: Single Large or Several Small? PLoS ONE 11(12) : e0168062. Doi :10.1371/journal.pone.0168062

Résumé

Les recherches sur les interactions entre les grands prédateurs et leurs proies se limitent souvent aux proies principales, mais le changement potentiel de proie dans les systèmes avec plusieurs espèces d'ongulés est rarement enquêté. Nous avons évalué la sélection des proies du loup (*Canis lupus*) à deux **échelles spatiales** différentes, c.-à-d. inter et intra-territoriale, en utilisant les données de 409 ongulés prédatés d'une population de loups Scandinave en expansion. Cette extension comprend le passage d'une proie à un **système** à deux proies avec des densités variables d'un ongulé de grande taille : l'orignal (*Alces alces*) à un ongulé de petite taille : le chevreuil (*Capreolus capreolus*). **Parmi les territoires des loups, la proportion des chevreuils tués était liée à la fois à la taille de la meute et à la densité des chevreuils, mais pas à la densité des orignaux.** Les **couples** de loups ont tué une plus grande proportion de chevreuils que les meutes, et les loups ont **changé** pour tuer plus de chevreuils lorsque leur densité augmentait au-dessus d'un rapport de 1 : 1 de la disponibilité des deux espèces. Au niveau intra-territorial, les loups ont de nouveau répondu aux changements de densité des chevreuils dans leur sélection de proies, alors que nous n'avons trouvé aucun effet de la profondeur de neige, de la durée de l'hiver ou d'autres facteurs liés aux prédateurs, sur le choix des loups de tuer un orignal ou un chevreuil. La densité d'orignaux n'était que faiblement liée à la sélection intra-territoriale des proies. Nos résultats montrent que la **réponse fonctionnelle** des loups sur l'orignal, l'espèce jusque-là considérée comme la proie principale, dépendait fortement de la densité d'une plus petite proie ongulé **alternative**. L'impact de la prédation par le loup sur la communauté des espèces proies est donc susceptible de changer avec la composition de la communauté **multi-proies** avec l'expansion géographique de la population de loups.

INTRODUCTION

Le concept de **sélection** des proies a été central pour décrire les effets de la prédation sur la dynamique et la densité des populations des proies [1, 2]. Dans les systèmes à **proie unique**, le taux de captures des prédateurs sera largement dépendant de la densité des proies et dépendra donc principalement des **taux de rencontre** [3]. Pour les prédateurs généralistes vivant dans des systèmes à plusieurs proies, les changements de densité des différentes proies peuvent avoir des implications pour leur modèle de sélection. La véritable **commutation (switching)** de sélection par le prédateur entre les espèces de proies *sensu* Murdoch [1] réduira le taux de prédation sur une espèce particulière, présente à faible densité et peut donc avoir un effet stabilisateur sur le système [2, 4]. Cependant, les prédateurs peuvent également montrer un changement strict de leur composition **dépendant de la densité**, que la vraie commutation [5]. Le modèle de sélection des proies par un prédateur peut donc avoir différentes conséquences écologiques pour la communauté prédateurs-proies [1, 4].

Alors que toutes les proies dont disposent les prédateurs fournissent de la nourriture et de l'énergie [6], la rentabilité (gain d'énergie net / temps de manipulation [7]) fourni par une proie spécifique dépend en grande partie de la taille de l'animal, c'est-à-dire de la quantité et la qualité de la biomasse qu'il fournit. Une grande proie pourrait donc être plus rentable qu'une petite proie et devrait généralement

être la proie préférée dans la gamme de taille des proies du prédateur [8, 9]. Cependant, la sélection des proies sera également affectée par l'énergie que le prédateur dépense pour localiser, chasser, maîtriser et tuer la proie. De même, les coûts liés à l'acquisition des proies dépendra également de la taille et du comportement des prédateurs et des proies. Bien que les proies plus grosses soient plus rentables, elles peuvent également entraîner un effort et un risque plus élevés de blessures ou de la mort du prédateur [10, 11, 12]. De plus, les conditions environnementales peuvent également impacter l'effort impliqué par le prédateur pour **rencontrer** les proies, et l'efficacité de la proie pour échapper à une attaque, c'est-à-dire sa **vulnérabilité** [12, 13, 14].

Les loups (*Canis lupus*) sont des prédateurs très mobiles et adaptables, c'est-à-dire des généralistes opportunistes qui se nourrissent de diverses espèces de proies [15]. De nombreux travaux sur la dynamique loup-ongulé se sont concentrés sur l'étude de la prédation et de ses caractéristiques par rapport à leurs principales espèces proies (caribou (*Rangifer tarandus*) ; [16], orignal (*Alces alces*) ; [17, 18] ; cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ; [19], cerf élaphe (*Cervus elaphus*) ; [20, 21]). Cependant, les données sur la sélection des espèces proies et les mécanismes liés à ce processus dans les systèmes de plusieurs espèces de proies sont moins étudiés (mais voir Huggard [10], Jędrzejewski et al. [22], Becker et al. [23], Latham et al. [24]). En général, l'**abondance** des différentes espèces de proies et leurs différences de **vulnérabilité** semblent être des facteurs clés dans le processus de sélection des proies par les loups [5].

Les loups sont capables d'ajuster leur sélection des proies en fonction de leurs caractéristiques individuelles ou de celles de la meute [25, 26, 27]. La motivation de tuer une espèce de proie particulière peut également changer, en fonction de la quantité de biomasse disponible et du temps écoulé depuis leur dernière capture [28]. Par conséquent, l'état nutritionnel des individus peut potentiellement affecter la sélection des proies. **Dans les régions saisonnièrement variables, la sélection des proies par les prédateurs peut également être affectée par les conditions météorologiques affectant la vulnérabilité des proies qui peuvent changer au cours de l'hiver** [12, 28, 29, 30, 31].

Depuis le rétablissement de la population de loups Scandinaves [32], la répartition couvrait principalement des zones où la densité relative des orignaux était élevée par rapport à celle d'autres espèces d'ongulés. Des études antérieures ont confirmé que l'orignal était la principale proie des loups Scandinaves [33, 34, 35, 36]. Nous connaissons moins la façon dont la présence d'autres espèces de proies affectera la sélection des proies dans cette région. La récente croissance de la population de loups a pour conséquence qu'ils se développent dans des habitats ayant plusieurs espèces proies, principalement le chevreuil (*Capreolus capreolus*), et dans certains cas le sanglier (*Sus scrofa*), le cerf élaphe et le daim (*Dama dama*). Ce changement peut avoir des conséquences importantes pour l'écologie des loups [37] ainsi que l'impact de la prédation sur la dynamique de population des proies [24, 38]. L'expansion de la population de loups Scandinaves offre une opportunité d'étudier le processus de sélection des proies et les mécanismes impliqués dans l'assemblage des grands mammifères, le long d'un gradient de densités de proies variables.

Ici, nous avons utilisé les données d'un certain nombre de territoires de loups Scandinaves géographiquement discrets pour évaluer les effets de la densité de population d'orignaux et de chevreuils sur la sélection des proies entre les territoires en hiver. De plus, nous avons étudié la sélection des proies au niveau intra-groupe pour enregistrer la sélection de leurs proies en fonction de leurs répartitions spatiales dans leurs territoires. Contrairement à la première approche, la dernière méthode donne des informations sur la manière dont les individus sur une courte échelle temporelle répondent à la variation spatiale de l'abondance des espèces de proies dans leur environnement. Nous avons appliqué cette nouvelle approche en traitant chaque mise à mort comme une observation de la sélection des proies par rapport à la distribution spatiale et à la densité des deux espèces de proies observées sur les sites de captures. Cela nous a permis d'inclure des facteurs supplémentaires liés aux proies, aux prédateurs et à l'environnement dans les analyses, qui ont amélioré notre compréhension des mécanismes impactant les processus de sélection des proies. Plus précisément, nous avons évalué

si l'état nutritionnel actuel des loups, la taille de la meute, la couverture de neige et la période hivernale ont affecté la sélection des proies des loups. À notre connaissance, cette étude est la première à combiner une telle approche à deux échelles pour étudier le processus de sélection des proies d'un grand prédateur.

Zone d'étude

La zone d'étude est l'aire de reproduction géographique des loups dans le centre-sud de la Scandinavie, comprenant les territoires Suédois et Norvégien ($58^{\circ} 50' \pm 61^{\circ} 40' N$, $11^{\circ}00' \pm 18^{\circ}40' E$). Le climat est continental avec des températures moyennes de $-5^{\circ} C$ en janvier et $15^{\circ} C$ en juillet [39]. Pendant la période d'étude (2001 - 2014), la taille moyenne de la population de loups est passée de 92 (fourchette 87 - 97, nombre total) à 400 individus (IC à 95% : 316 - 520) [32, 40]. Le biome est la forêt boréale et comprend d'autres carnivores de grande et moyenne taille tels que l'ours brun (*Ursus arctos*), le lynx (*Lynx lynx*) et le carcajou (*Gulo gulo*). La principale espèce de proie des loups dans cette zone est l'orignal, avec des densités hivernales moyennes de $1,3 / km^2$ à l'intérieur des territoires des loups (plage de 0,7 - 3,3) [41, 42]. Dans les territoires des loups situés au sud, le chevreuil atteint des densités hivernales moyennes atteignant jusqu'à $4,0$ individus / km^2 , alors qu'ils sont absents ou se rencontrent à de faibles densités dans les territoires du centre et du nord. Dans leurs répartitions courantes, les cerfs élaphe, les daims, les sangliers et les rennes semi-domestique (*Rangifer tarandus*) ne sont pas largement disponibles pour les meutes de loups Scandinaves. Les autres espèces de proies plus petites dans cette région sont les castors (*Castor fiber*), les lièvres de montagne (*Lepus timidus*), les grands tétaras (*Tetrao urogallus*) et les tétaras lyre (*Lyrurus tetrix*), mais constituent de faibles quantités de biomasse ingérée par les loups [34].

RESULTATS

L'ensemble de données complet comprenait un total de 409 ongulés tués par les loups, soit 297 (73%) orignaux et 112 chevreuils (27%). La proportion de chevreuils parmi toutes les proies était en moyenne de 15% et variait entre 0% et 97% entre les territoires des loups. La proportion de chevreuil disponible des deux populations d'ongulés était en moyenne de 19% dans tous les territoires et variait de 0% à 81%.

Préférence au niveau inter-territoires

L'indice de Jacob a montré que les loups préféraient ($D > 0,5$) le chevreuil à l'orignal dans quatre (15%) des 26 études (tableau 1), ni préférence ni évitement dans 8 études (31%), et évitement des chevreuils ($D < -0,5$) dans 14 études (54%). La proportion de chevreuils sur toutes les proies tuées augmentait avec la proportion de chevreuils disponibles dans l'environnement (pente logit $\pm SE = 6,258 \pm 1,632$; $\chi_{21,24} = 68,63$; $p < 0,001$) et était plus élevée pour les couples de loups que pour les meutes ($\chi_{21,23} = 9,85$; $p = 0,002$) (figure 1A). Le modèle a prédit que les couples ont tué une proportion 2,3 fois plus élevée de chevreuils que les meutes dans les territoires où les chevreuils représentaient 50% de l'abondance totale des ongulés (figure 1A). Les modèles reliant la proportion de chevreuils capturés aux densités estimées des deux espèces d'ongulés, étaient positivement corrélées à la densité des chevreuils ($\chi_{21,24} = 81,12$; $p < 0,001$, figure 1B). Les résultats du modèle ont montré que les loups tuaient en moyenne plus de chevreuils que d'orignaux à des densités de chevreuils $> 1 km^{-2}$ et que le chevreuil constituait $> 70\%$ de toutes les victimes à des densités de chevreuils $> 3 km^{-2}$ (figure 1B). En revanche, il n'y avait pas de corrélation entre la proportion de chevreuils tués et la densité d'orignaux ($\chi_{21,24} = 0,32$; $p = 0,573$, figure 1C). Finalement, la préférence des proies en termes d'indice de Jacob n'était liée ni à la densité des chevreuils ($\chi_{21,24} = 0,25$; $p = 0,616$, figure 1D) ni à la taille de la meute ($\chi_{21,23} = 2,61$; $p = 0,106$).

Sélection des proies au niveau intra-territorial

L'état nutritionnel de la meute de loups au moment de la mise à mort n'a pas amélioré l'ajustement du modèle de sélection de proie et a donc été retiré des analyses. Cela nous a permis d'augmenter la taille de l'échantillon ($n = 365$) en incluant également la première mise à mort de chaque période d'étude. La densité locale des chevreuils (sur les sites de capture, moyenne : $1,1 km^{-2} \pm 0,3$ (IC à 95%), plage : 0 - 11,4) était le facteur le plus important affectant la sélection des proies au niveau intra-territorial (tableaux

2 et 3). La densité locale des orignaux (moyenne $1,8 \text{ km}^{-2} \pm 0,2$ (IC à 95%), intervalle : 0 - 10,6) en plus ou en interaction avec la densité des chevreuils a également été conservée dans certains des meilleurs modèles (tableau 2). Ces modèles prédisaient que les loups étaient tout aussi susceptibles de tuer un chevreuil ou un orignal ($Y = 0,5$) à une densité de chevreuils de $6,5 \text{ km}^{-2}$ (Fig. 2). À des densités locales supérieures à $6,5 \text{ chevreuils km}^{-2}$, les loups étaient plus susceptibles de tuer les chevreuils, alors qu'à des densités plus faibles de chevreuils, l'orignal est devenu le plus susceptible d'être capturé. La densité moyenne des chevreuils était 9,1 fois plus élevée dans les sites de mise à mort des chevreuils ($2,86 \pm 0,31$ (SE) km^{-2}) que sur les sites de mise à mort des orignaux ($0,32 \pm 0,06 \text{ km}^{-2}$), alors que la densité moyenne d'orignaux n'était que de 1,5 fois plus élevée sur les sites de mise à mort des orignaux ($2,03 \pm 0,11 \text{ km}^{-2}$) qu'aux sites de mise à mort des chevreuils ($1,38 \pm 0,12 \text{ km}^{-2}$). La profondeur et la durée de la neige en hiver n'étaient pas des prédicteurs importants de la sélection des proies (Tableau 2).

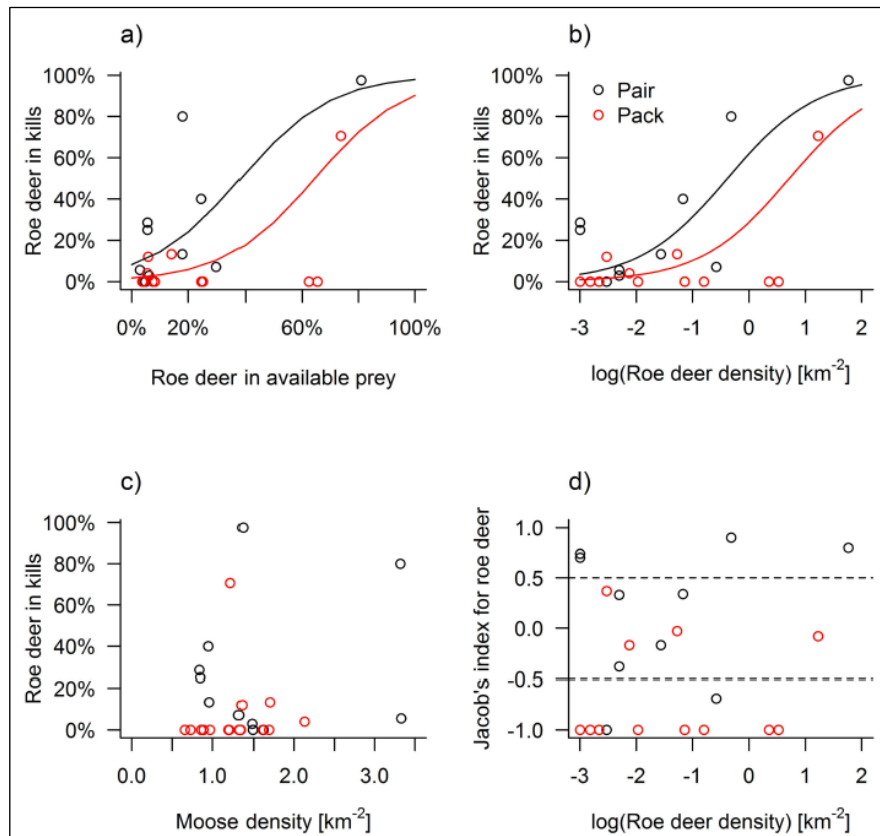


Fig 1. La proportion de chevreuils par rapport au nombre total de chevreuils ($n = 112$) et d'orignaux ($n = 297$) tués par couple de loups (noirs) et par meutes (3, rouge) pour 26 études de prédation dans 17 territoires de loups en Scandinavie par rapport à (a) la proportion estimée de chevreuils l'abondance, (b) la densité estimée de chevreuils, et (c) la densité estimée d'orignaux. La figure 1d montre la préférence pour le chevreuil termes de l'indice de Jacob (D) par rapport à la densité des chevreuils. Les lignes pointillées indiquent les valeurs de seuil, avec l'évitement $D < -0,5$ et préférence $D > 0,5$.

DISCUSSION

L'étude actuelle a élargi la gamme des espèces de proies disponibles par rapport aux études précédentes [5, 33, 34, 36] en incluant également des territoires de loups qui offraient une espèce proie **alternative** à l'orignal importante comme le chevreuil. **La densité de cette espèce plus petite s'est avérée être le facteur affectant davantage la sélection des proies et cela à l'échelle inter et intra-territoriale.** En revanche, la densité d'orignaux avait une faible relation avec la sélection du chevreuil par rapport à l'orignal à l'échelle intra-territoriale. Bien que nos résultats indiquent un changement de proie en fonction de la densité, ils ne supportent pas véritablement le changement de proie *sensu* Murdoch [1969], avec une relation entre les proportions des espèces de proies tuées par rapport à un rapport disponible proche de 1 : 1.

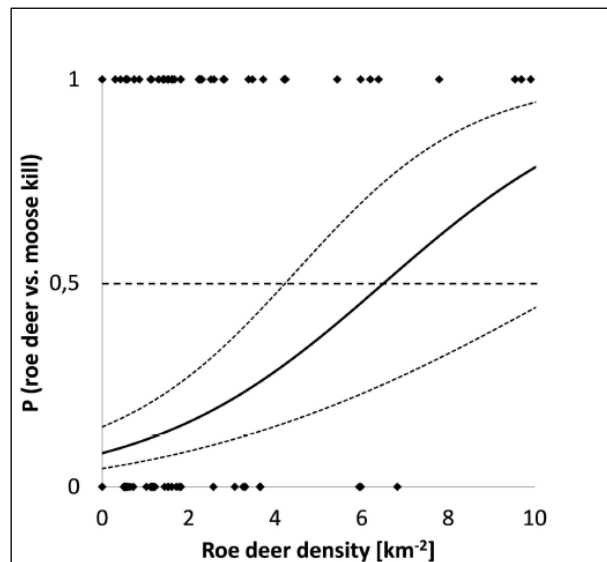


Fig 2. La probabilité de tuer des chevreuils ou des orignaux (\pm SE) par les loups en Scandinavie par rapport à la variation locale (intra-territoriale) de densité de chevreuils sur les sites de mise à mort ($n = 365$) à la densité moyenne d'orignaux ($1,8 / \text{km}^2$). La ligne pointillée ($Y = 0,5$) indique une probabilité égale pour les loups de tuer un chevreuil ou un orignal. Les points représentent les d'orignaux morts ($Y = 0$) ou les chevreuils tués ($Y = 1$).

Sélection des proies aux niveaux inter et intra territorial des loups

Nos deux niveaux spatiaux pour étudier la sélection des proies des loups ont produit des similitudes, mais aussi des différences. Les deux approches ont montré que la sélection du chevreuil par rapport à l'original était positivement associée avec la densité de population de chevreuils. Au niveau inter-territorial, il n'y avait pas de seuil de densité où les loups ont sélectionné le chevreuil, mais le modèle de régression logistique a montré que le chevreuil avait tendance à dominer le régime alimentaire à des densités de chevreuils $> 1,0 \text{ km}^{-2}$ (figure 1B). Cependant, parce que nos données étaient biaisées dans les zones avec une densité relativement faible de chevreuils, nous déconseillons de faire de fortes inférences sur la relation exacte entre la sélection des proies et la densité de chevreuils au niveau inter-territorial. En revanche, nos données au niveau intra-territorial ont montré une représentation plus complète des densités relatives de chevreuils faibles à élevées. À ce niveau, le seuil de densité pour la sélection du chevreuil par rapport à l'original ($P > 0,5$) a été atteint au niveau local à des densités de chevreuils plus de six fois supérieure qu'au niveau inter-territorial. Cette différence de niveaux de densité de proies seuils découlent probablement de la structure des données et de la manière dont les analyses ont été réalisées avec des estimations au niveau intra-territorial, incluant uniquement des sites de mise à mort réels trouvés pendant la période d'étude. Cependant, les résultats de cette étude montrent que le processus de sélection des proies se produit à la fois à l'échelle de la population, c'est-à-dire parmi les meutes, et à l'échelle de l'individu ou de la meute où les loups peuvent réagir à la variation spatiale de la distribution des espèces de proies sur le territoire.

Une explication potentielle du modèle observé est que la rentabilité ou la vulnérabilité du chevreuil augmente avec la densité de population de chevreuil, simplement en raison de l'augmentation des taux de rencontres avec les loups. En raison de leur petite taille (par rapport à l'original), les chevreuils peuvent ne pas constituer un type de proie rentable pour les loups, s'ils doivent être activement recherchés à des densités plus faibles. Dans ce scénario, les loups ne devraient s'attaquer aux chevreuils que de manière opportuniste lorsqu'ils sont rencontrés [59]. Une hypothèse alternative est qu'il y a des effets indirects de la densité de population de chevreuils sur leur vulnérabilité par concurrence intra-spécifique et limitation des ressources [60, 61].

Une densité de population plus élevée peut également entraîner des effets comportementaux sur le chevreuil, en augmentant leur tendance à s'agréger en nombre [61], rendant potentiellement leur localisation plus prévisible pour les loups. Des études antérieures ont montré que les grands prédateurs sont capables d'ajuster l'utilisation de leur territoire en réponse à la localisation du type de proie

sélectionné [8, 62]. Par conséquent on pourrait émettre l'hypothèse que les loups au niveau intra-territoire devraient passer plus de temps dans les zones avec une densité plus élevée de chevreuils, réduisant ainsi leur distance de recherche et augmentant la rentabilité de cette proie [63]. Théoriquement, la prédation sur l'original serait alors davantage limitée car les loups peuvent connaître une baisse des taux de rencontre avec l'original dans l'habitat du chevreuil [64, 65]. Cependant, cette hypothèse n'a pas été étayée dans une enquête sur la prédation par les loups et l'utilisation de l'espace en Scandinavie [59]. Cette étude a utilisé un sous-ensemble de données disponibles pour l'étude actuelle afin d'étudier l'effet de la densité des proies, de la répartition des loups et de la structure du paysage sur la probabilité d'occurrence de captures d'originaux et de chevreuils. Les auteurs ont constaté que les loups étaient plus susceptibles de tuer des chevreuils dans les zones de leur territoire où ils passaient plus de temps à chercher les proies (c.-à-d. temps de manipulation exclu) mais que la densité des chevreuils n'était pas un facteur important affectant leur utilisation de l'espace au niveau intra-territorial. En ce sens, ces deux études peuvent sembler donner des résultats contradictoires. Cependant, alors que Gervasi et al. [59] ont modélisé la probabilité qu'un site soit un site de mise à mort (par rapport aux emplacements distribués au hasard dans le territoire des loups), la présente étude a testé la probabilité de capture d'un chevreuil ou d'un original lié à la densité de chaque espèce. Ces études sont donc complémentaires et montrent que 1) les loups ne passent pas leur temps en proportion de la variation spatiale de la densité des chevreuils [59] et, 2) lors d'une capture, la proie est plus susceptible d'être un chevreuil qu'un original dans les zones à forte densité de chevreuils (cette étude).

Les recherches antérieures sur la sélection des proies n'ont pas donné de résultats cohérents avec des modèles de sélection parmi les systèmes comprenant plusieurs espèces de proies [8, 20, 22, 28, 66]. En Europe, Jędrzejewski et al. [20] et Novak et al. [67] ont constaté que le cerf élaphe était la principale proie des loups en Pologne, pour laquelle cette espèce a été sélectionnée, et il y avait une forte association positive entre la proportion de cerfs rouges dans l'alimentation des loups et leur densité de population. En Italie, Mattiolo et coll. [68] a conclu que le sanglier constituait la principale proie des loups et que c'était l'espèce de proie préférée, mais que cette préférence était inversement proportionnelle à leur densité de population. Le chevreuil, le cerf élaphe et le daim étaient généralement évités et il n'y avait pas de réponse aux changements de densité de proies des espèces de proies primaires ou secondaires. D'autres études en Europe [69, 70, 71] soutiennent les résultats de notre étude, c'est-à-dire que lorsque les chevreuils sont disponibles à des densités suffisamment élevées, ils constituent généralement une partie importante des proies et deviennent parfois les proies préférées des loups. Cependant, les caractéristiques de la communauté de proies en Scandinavie sont différentes de celles de l'Europe centrale et méridionale où les grands ongulés comme l'original ne sont pas présents. En Italie [71], la densité moyenne des chevreuils était > 3 fois plus élevée que dans le territoire des loups avec la densité la plus élevée en Scandinavie, alors que l'étude en Pologne [67] avait des densités moyennes de chevreuils similaires à celles des densités Scandinaves.

Risque et effort

On pourrait spéculer sur la façon dont le chevreuil, dont la taille diffère de l'original par un facteur de 6 - 12 selon les caractéristiques de la classe d'âge [34], peuvent devenir le principal prédicteur de la sélection et du choix des proies des loups. Si seulement la rentabilité en termes de rendement de la biomasse proie par capture était important pour la sélection des proies, les loups devraient, à des densités similaires, sélectionner l'original plutôt que le chevreuil. Une étude précédente sur le succès de la chasse des loups en Scandinavie a montré que le ratio succès / attaques infructueuses étaient égales pour l'original et le chevreuil [72]. L'étude actuelle a montré que les chevreuils et les originaux étaient également susceptibles d'être tués par des loups à une densité similaire. Tandis que capturer un original est généralement associé à un effort plus important et à un risque accru de blessures pour le prédateur [12, 26, 73], plus petit le chevreuil est peu susceptible de présenter un risque pour les loups. Il est donc probable que le risque de blessure soit un facteur important dans la décision des loups de sélectionner le chevreuil lorsqu'ils sont présents à des densités suffisamment élevées. Une stratégie aversive au risque chez les loups Scandinaves est en outre soutenu par la forte préférence pour les

jeunes de l'année lorsqu'ils se nourrissent d'original [33, 34]. Les résultats de cette étude ont également montré que les couples de loups étaient deux fois plus susceptibles que les meutes, de sélectionner le chevreuil plutôt que l'original, à des densités comparables d'original et de chevreuil. Cela peut être une stratégie **adaptative**, car la proportion de la biomasse des proies perdus par les charognards augmentera avec la taille de la proie et diminuera avec la taille du groupe du prédateur [74].

Effets des conditions de neige et de la période de l'année

Dans les régions boréales de l'hémisphère nord, les variations saisonnières du climat et des conditions fourragères est connu pour avoir un impact majeur sur l'**état corporel** des ongulés [31, 56, 75]. Les conditions de neige peuvent à la fois **restreindre** l'accès à la nourriture et **entraver** les mouvements, ce qui conditionne une réduction de l'état corporel [76]. En particulier, à mesure que l'hiver avance et que la neige s'accumule, nous nous attendions à ce que les petits chevreuils soient plus affectés que l'original, en raison de leurs réserves corporelles plus faible et en raison d'un plus grand obstacle à leur mobilité [8, 77]. Cependant, nos résultats ont montré que ni les conditions hivernales en termes d'épaisseur de neige, ni la durée de l'hiver n'étaient importantes pour la sélection de chevreuils par rapport aux originaux. Ces résultats étaient surprenants parce que d'autres études ont trouvé une forte relation entre les conditions de neige et la sélection des différentes espèces de proies [8, 23, 78] et notre zone d'étude semble avoir inclus une variation suffisante d'épaisseur de neige considérée comme importante pour la vulnérabilité des jeunes cerfs à la prédation [66, 79, 80]. Des études antérieures en Scandinavie ont montré qu'une augmentation de la profondeur de neige a entraîné une proportion plus élevée d'un segment vulnérable de la population d'originaux (faons) lors de la mise à mort des loups [59] ainsi que des distances de chasse réduites des loups sur les originaux et les chevreuils [72]. De toute évidence, nous avons actuellement une compréhension insuffisante de la façon dont les conditions hivernales peuvent affecter la **vulnérabilité** et le modèle de sélection des proies en Scandinavie.

Impact des loups sur la dynamique des populations de proies

Le modèle de sélection des proies par les prédateurs et sa relation avec la densité (c.-à-d. la **réponse**) de chaque espèce proie est essentielle pour la capacité du prédateur à contrôler ou influencer sur les populations de proies [2, 5]. Dans ce système à **deux** proies, la réponse fonctionnelle des loups était dépendante principalement de la densité de l'espèce de proies la plus petite, le chevreuil. Bien que la récolte humaine soit le facteur de mortalité dominant pour ces espèces d'ongulés dans notre système [81, 82], nos résultats auront probablement des implications importantes pour la dynamique loup-proie dans les zones colonisées par la population croissante de loups. En effet, ces zones incluent des espèces proies alternatives telles que le chevreuil, le cerf élaphe, le daim et le sanglier à des densités beaucoup plus élevées dans l'aire de répartition du loup. Une **prédiction** est donc que la prédation du loup peut constituer un facteur important pour la dynamique de ces populations d'ongulés.

Parce que toutes les espèces d'ongulés sont des espèces de gibier importantes en Scandinavie, la connaissance de l'impact des loups sur les communautés chassables est également importante pour la gestion de la récolte durable. La prédation par les loups peut être un facteur limitant important des taux de croissance des populations de proies [17, 38, 42], car la prédation hivernale **compense** une petite partie de la mortalité par la famine des originaux [31]. De plus, l'abondance des espèces de proies peut avoir une forte influence sur la densité des prédateurs [28, 83]. En fait, les tailles de territoires des loups sont fortement liées négativement à la densité des chevreuils, mais ne présentent aucun rapport avec la densité d'originaux, parmi les meutes de loups en Scandinavie [37]. Cela signifie que la densité des chevreuils est étroitement liée à la fois à la **réponse fonctionnelle** et **numérique** des loups, deux facteurs qui régissent l'impact total de la prédation des loups sur leurs proies. En conclusion, la présence d'espèces de proies alternatives, telles que le chevreuil devrait entraîner un taux de prédation relâché sur la population d'originaux [38], qui à son tour serait important pour le surplus récoltable des chevreuils et des originaux. Cela souligne également la nécessité pour la direction d'adopter une approche écosystémique qui va au-delà du simple modèle à deux espèces, pour inclure plusieurs espèces en interaction dans la communauté des proies et des prédateurs [84].