

# Qu'est-ce qui commande les loups : la peur ou la faim ? L'homme, l'alimentation, le climat et les modèles d'activité des loups

Ethology

doi: 10.1111/j.1439-0310.2009.01653.x Ethology 115 (2009) 649–657 © 2009 Blackwell Verlag GmbH

## What Drives Wolves: Fear or Hunger? Humans, Diet, Climate and Wolf Activity Patterns

Jörn Theuerkauf

Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Warsaw, Poland

### Résumé

Les modèles d'activité des animaux dépendent de facteurs environnementaux et intrinsèques. Des études entreprises dans l'aire de répartition actuelle des loups (*Canis lupus*) suggéraient un certain nombre de variables pouvant être corrélées avec les modèles d'activité des loups. Ces facteurs varient localement et il n'y a pas eu de tentative jusqu'à présent pour définir ceux qui ont un impact omniprésent sur le comportement de l'espèce. J'ai comparé 11 études (de l'Alaska à Israël) pour évaluer l'influence (1) de la densité du réseau routier, (2) la densité de population humaine, (3) la mortalité d'origine humaine, (4) la proportion d'animaux domestiques dans le régime alimentaire, (5) la proportion de forêt, (6) la latitude et (7) la température annuelle moyenne sur l'activité et les déplacements nocturnes du loup. L'activité nocturne était principalement liée à la proportion d'animaux domestiques dans le régime alimentaire et la densité du réseau routier, alors que les déplacements nocturnes étaient principalement en corrélation avec la latitude. L'importance de la latitude indique que la périodicité du soleil pourrait représenter un signal important pour les rythmes d'activités. Les contraintes environnementales telles que les températures élevées pendant la journée et un plus grand succès de chasse dans les périodes crépusculaires limitent probablement la capacité des loups à éviter les humains par une activité nocturne. Je suggère donc que dans les régions où les loups chassent des proies sauvages, ils font face à un compromis entre le risque de « prédation » par l'homme et le succès accru de la chasse crépusculaire.

### INTRODUCTION

Les modèles d'optimisation prédisent que le processus d'évolution favorise les caractéristiques qui maximisent la *fitness* d'un individu (Krebs & McCleery 1984). Un comportement optimal doit donc suivre le principe des règles économiques : maximiser les bénéfices pour les animaux (par exemple, l'exploitation des ressources alimentaires) tout en minimisant les coûts, tels que le risque de prédation (Lima et Aneth 1990). L'homme a longtemps été le plus important prédateur des grands carnivores. Il est donc probable que des siècles de persécution ont favorisé les loups (*Canis lupus*) qui évitaient les humains (Linnell et al. 2002). En fait, les loups semblent craindre les humains dans la plupart des régions à l'exception des régions de l'extrême arctique où ils ont peu ou pas de contact avec l'homme (Mech 1988).

Les loups peuvent adopter deux stratégies différentes pour minimiser le contact avec l'homme: un évitement temporel ou spatial. Ce dernier a été montré par les précédentes études (Thurber et al. 1994; Theuerkauf et al. 2003a, b, 2007; Kaartinen et al. 2005; Chavez & Gese 2006; Habib & Kumar 2007), bien que l'évitement spatial pourrait être en corrélation avec les loups sélectionnant des habitats éloignés des établissements humains (par exemple, les

grandes pistes forestières, les montagnes). L'évitement temporel de l'homme est plus difficile à prouver car de nombreux facteurs peuvent affecter le budget-temps des loups. L'évitement temporel est néanmoins suggéré comme la raison pour laquelle les loups en Italie (Ciucci et al. 1997) et en Espagne (Vilà et al. 1995) sont nocturnes. Cependant, il y a certaines preuves qui indiquent que les loups ne changent pas leur modèles quotidien d'activité pour éviter les humains: les modèles d'activité des loups du nord-est de la Pologne soumis à différents niveaux de pression anthropique étaient similaires (Theuerkauf et al. 2003c) et les loups dans une zone de haute densité humaine dans le sud-est de la Pologne n'était pas nocturne (Theuerkauf et al. 2007).

Les modèles d'optimisation prévoient que la stratégie de recherche de nourriture d'une espèce est un déterminant important de son rythme d'activité et d'utilisation du domaine vital. Si les loups avaient une baisse du succès de chasse la nuit, alors cela affecterait probablement leurs taux de reproduction. D'autre part, les loups diurnes pourraient être d'avantage soumis à la prédation humaine. Les loups devraient donc tenter d'équilibrer les stratégies contradictoires entre maximiser la consommation de nourriture et minimiser les rencontres avec les humains

(Theuerkauf et al. 2003b). Éviter Spatio-temporellement les humains est évidemment plus facile pour les loups vivant dans les forêts, car ils peuvent se cacher derrière, mais plus difficile pour ceux qui bougent et se nourrissent dans des terrains dégagés, surtout en plein jour. L'activité nocturne pourrait donc être une stratégie pour les loups vivant dans les zones ouvertes.

Dans la plupart des régions, les loups préfèrent s'attaquer aux gros ongulés tels que le cerf rouge (*Cervus elaphus*), le cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*), l'orignal (*Alces alces*), le renne (*Rangifer tarandus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) (par exemple, Fritts & Mech 1981; Mattioli et al. 1995; Mech et al. 1995; Ballard et al. 1997; Jeźdrzejewski et al. 2002; Gula 2004). Les loups vivant à proximité des populations humaines utilisent également les sources de nourriture anthropiques telles que les animaux domestiques et les charognes (par exemple Meriggi et al. 1996; Mech et al. 2000; Hovens & Tungalaktuja 2005; Gula 2008) et parfois des ordures (Meriggi & Lovari 1996).

Curio (1976) a suggéré que les prédateurs adoptent le modèle d'activité de leurs proies. Les modèles d'activité des loups se nourrissant de proies sauvages pourraient donc être similaires à ceux de leurs principales proies. Le cerf rouge (Georgii & Schröder 1983; Kamler et al. 2007), le chevreuil (Cederlund 1981; Jeppesen 1989), le cerf de Virginie (Montgomery 1963; Kammermeyer & Marchinton 1977) et l'orignal (Geist 1963) sont toutes des proies importantes des loups, avec des modèles d'activité généralement **bimodaux** culminant autour du lever et du coucher du soleil. Les modèles d'activité des loups s'attaquant à ces ongulés seraient donc prédits pour être également **bimodal**.

Un grand nombre de facteurs peuvent influencer le comportement des loups, que ce soit séparément ou simultanément. Cependant, les loups se produisent sur une large gamme de climats et de conditions, de sorte que l'importance de tout facteur donné peut varier avec l'emplacement. Les influences locales variables pourraient expliquer pourquoi différents facteurs ont été suggérés pour être importants dans la formation des modèles d'activité du loup. Si tel est le cas, des études entreprises dans une région donnée ne révéleraient pas l'éventail de facteurs pouvant influencer les motifs d'activité des loups. Les facteurs fondamentaux qui façonnent l'activité et les déplacements des loups seraient mieux déterminés en comparant leurs comportements sur une large gamme de conditions environnementales. Afin d'identifier les facteurs importants qui façonnent les schémas d'activité des loups, j'ai donc examiné et comparé les résultats de 11 études entreprises dans différentes zones géographiques et sélectionné sept variables précédemment trouvées, ou suggérées, pour influencer les modèles d'activité du loup.

## METHODE

J'ai cherché dans la littérature des études sur les modèles d'activité quotidiens ou de déplacement des loups. Les onze études ont fourni suffisamment de données pour être incluses dans cette étude (tableau 1). J'ai exclu l'étude de Kolenosky &

Johnston (1967) à cause d'informations insuffisantes sur les facteurs environnementaux et la petite taille de l'échantillon. Sur la base de tableaux ou de figures de ces publications, j'ai estimé, pour chaque étude, le temps d'activité et la distance parcourue par heure de nuit (du coucher au lever du soleil) et de jour (du lever au coucher du soleil). La plupart des études utilisées changent dans l'intensité du signal pour estimer l'activité, certains utilisaient des capteurs d'activité, et chacun avait un suivi radio différent au niveau intervalle et durée. Comme l'estimation du temps actif varie avec la méthode utilisée pour estimer l'activité (Theuerkauf & Jeźdrzejewski 2002) et l'estimation de la distance parcourue dépend de l'intervalle d'échantillonnage (Rouys et al. 2001), j'ai normalisé les données en calculant les indices d'activité nocturne (ou de déplacement) en tant que temps actif (ou distance parcourue) la nuit divisé par le temps total d'activité (ou la distance parcourue) pendant toute la journée. Comme la longueur annuelle moyenne de la nuit est de 12 h (l'amplitude étant la seule variable qui change avec la latitude), en utilisant la proportion de temps actif pour estimer les indices annuels d'activité nocturne est équivalent à l'utilisation de la durée de l'activité. Les indices d'activité nocturne représentaient la proportion de loups actifs (par exemple, se déplaçant, se nourrissant) la nuit, un indice de 0,5 signifierait donc que la moitié de l'activité a eu lieu la nuit et la moitié de la journée. Les indices de déplacements nocturnes représentaient la distance parcourue (par exemple, marquage des visites, recherche de proies) la nuit, donc si les loups dans une région avaient un indice d'activité nocturne de 0,5 et un indice de déplacement nocturne de 0,6, cela signifie que les loups étaient aussi actifs la nuit que le jour, mais qu'ils avaient couvert des distances relativement plus grandes la nuit. Si le coucher du soleil et le levé n'était pas donné, j'ai utilisé mapsource 6.13.7 (Garmin, Olathe, KS, USA) pour estimer l'heure moyenne du lever et du coucher du soleil pour la période et le lieu de l'étude respective.

Trois études n'ont pas fourni de modèles d'activité et trois autres aucune donnée sur la distance parcourue. J'ai estimé l'indice d'activité ou de déplacements nocturnes pour ces études. Les indices d'activité nocturne sont inférieurs aux indices de déplacements nocturnes car les loups couvrent de plus longues distances par heure la nuit que pendant la journée (Theuerkauf et al. 2003c). Dans les cinq études qui ont fourni à la fois l'activité et les déplacements, les indices d'activité nocturne ont été 90,8% (intervalle de confiance de 95%) des indices de déplacement nocturnes. Dans les trois études qui n'ont pas fourni des données d'activité, j'ai estimé l'indice nocturne d'activité correspondant à 90% de l'indice de déplacement nocturne. Dans les trois études qui n'ont pas fourni de données de déplacement, j'ai estimé l'indice de déplacement nocturne représentant 111% de l'indice d'activité nocturne. Cela aurait pu introduire une certaine circularité dans les analyses mais nous avons exclu

information on latitude (latitude), mean annual temperature in °C (temperature), human population density in km<sup>2</sup>/km<sup>2</sup> (road), proportion of land covered by forest or dense shrub (forest), and were not included in the regression models

| Nocturnal movement index | No. wolves, radio-tracking interval and length of study | General pattern                      |
|--------------------------|---|--------------------------------------|
| 0.53*                    | 23 wolves, variable interval, 4 yr                      | Diurnal (winter), nocturnal (summer) |
| 0.75*                    | 1 wolf, 5-min interval, Mar.–Oct.                       | Nocturnal (summer)                   |
| 0.60                     | 2 wolves, 4-h and 15-min intervals, 1 yr                | Bimodal                              |
| 0.60                     | 11 wolves, 15-min interval, 5 yr                        | Bimodal                              |
| 0.59                     | 3 wolves, 15-min interval, 4 yr                         | Bimodal                              |
| 0.65                     | 7 wolves, 45-min interval, 2 yr                         | Nocturnal/dawn active                |
| 0.84                     | 9 wolves, 15-min to 3-h intervals, 2 yr                 | Nocturnal                            |
| 0.66*                    | 3 wolves, 15-min interval, 2 yr                         | Nocturnal/bimodal                    |
| 0.85                     | 1 wolf, 10-min interval, Jun.–Mar.                      | Nocturnal                            |
| 0.77                     | 4 wolves, 30-min interval, 1 yr                         | Bimodal                              |
| 0.84                     | 13 wolves, >3-h interval, 3 yr                          | Bimodal                              |

ola et al. 2004; Kaartinen et al. 2005; <sup>5</sup>Wabakken et al. 2001; Sand et al. 2005; Eriksen 2006; Gese 2005, 2006; A. Chavez, pers. comm. ; <sup>8</sup>Merrill 2000; Merrill & Mech 2003; L.D. Mech, pers. à et al. 1995; Blanco & Cortés 2007; <sup>9</sup>Reichmann & Saltz 2005; A. Reichmann, pers. comm.

**Table 1:** Data from the 11 studies on which the analyses in the current study were based, with density per km<sup>2</sup> (humans), proportion of wolves that were killed by humans (mortality), public proportion of domestic animals or garbage in the wolf diet (diet). Data in the last two columns v

| Region                    | Latitude | Temperature | Humans | Mortality | Road | Forest | Diet  | Nocturnal activity inde |
|---------------------------|----------|-------------|--------|-----------|------|--------|-------|-------------------------|
| Alaska <sup>a</sup>       | 67       | -4          | 0      | 0.42      | 0.00 | 0.80   | 0.00  | 0.48                    |
| Finland <sup>b</sup>      | 64       | 1           | 2      | 0.10      | 0.40 | 0.80   | 0.00  | 0.68                    |
| Norway <sup>c</sup>       | 62       | 4           | 1      | 1.00      | 0.30 | 0.80   | 0.00  | 0.54*                   |
| NE Poland <sup>d</sup>    | 53       | 7           | 7      | 0.50      | 0.10 | 0.97   | 0.005 | 0.54                    |
| SE Poland <sup>e</sup>    | 50       | 5           | 44     | 0.33      | 0.64 | 0.62   | 0.08  | 0.53                    |
| NW Minnesota <sup>f</sup> | 48       | 5           | 2      | 0.44      | 1.00 | 0.20   | 0.15  | 0.59*                   |
| W Minnesota <sup>g</sup>  | 46       | 5           | 11     | 0.63      | 1.40 | 1.00   | 0.00  | 0.76*                   |
| Croatia <sup>h</sup>      | 44       | 13.5        | 22     | 0.50      | 0.49 | 0.37   | 0.70  | 0.60                    |
| Italy <sup>i</sup>        | 42       | 8           | 26     | 1.00      | 0.50 | 0.48   | 1.00  | 0.82                    |
| Spain <sup>j</sup>        | 42       | 12          | 25     | 0.58      | 0.40 | 0.20   | 0.75  | 0.74                    |
| Israel <sup>k</sup>       | 33       | 18          | 30     | 0.57      | 0.26 | 0.10   | 0.47  | 0.67                    |

Sources: <sup>a</sup>Fancy & Ballard 1995; Ballard et al. 1997; W.B. Ballard, pers. comm.; <sup>b</sup>Kojola 2002; Kojla <sup>c</sup>Jędrzejewski et al. 2002; Theuerkauf et al. 2003c; <sup>d</sup>Theuerkauf et al. 2007; Gula 2008; Chavez & comm.; <sup>e</sup>Kusak et al. 2005; J. Kusak, pers. comm.; <sup>f</sup>Ciucci et al. 1997; L. Boitani, pers. comm.; <sup>g</sup>Vil <sup>h</sup>Estimated as described in Methods.

trois des 11 études pour l'activité et l'analyse de déplacement pour ne pas biaiser le résultat vers les autres études et n'ont pas permis d'évaluer si les sept facteurs concernaient les modèles d'activité et de déplacement différemment. De plus, J'ai classé le schéma général d'activité / déplacements soit bimodaux (pics matin et soir), nocturne (pic au milieu de la nuit) ou diurne (pic au milieu du jour). Une analyse plus détaillée de la déviation de bimodalité crépusculaire était malheureusement pas possible en raison de la présentation variable des données dans les différentes études.

J'ai considéré sept variables qui pourraient influencer le comportement nocturne des loups dans les analyses: (1) la proportion d'animaux domestiques ou de déchets dans le régime alimentaire qui représente le degré de dépendance vis à vis de la chasse des proies sauvages, (2) la densité du réseau routier en km<sup>2</sup>/km<sup>2</sup> (route) en tant que mesure de l'intensité de la présence humaine, (3) la densité de population humaine par km<sup>2</sup> (humains) en tant que mesure du nombre de prédateurs potentiels, (4) proportion de terres couvertes de forêts ou d'arbustes denses (forêt) qui représente la couverture disponible de vue humaine ou soleil, (5) degré de latitude (latitude) qui influence le timing du lever et du coucher du soleil ainsi que l'intensité de l'ensoleillement (6) la température annuelle en °C dans la zone d'étude (température) qui représente x et températures extrêmes qui pourrait limiter l'activité du loup et (7) la proportion de mortalité de loup qui a été causée par l'homme (mortalité) en tant que mesure de l'évolution de la pression pour réduire le risque de prédation par l'homme. Comme la température annuelle moyenne n'est pas indépendante de la latitude, je n'ai pas analysé les deux variables simultanément. Les trois variables liées à l'homme (route, homme, mortalité) n'étaient pas corrélées (toutes r <0,07, p > 0,8, puissance post-hoc > 0,88, calculée avec G\* Power 3.0.10 de Faul et al. 2007).

La plupart des études n'ont pas distingué les modèles d'activité des individus reproducteurs et non reproducteurs. Je n'ai pas inclus la sélection comme variable dans les analyses, parce qu'il est saisonnier et susceptible d'influencer les loups de régions différentes (Vilà et al. 1995; Theuerkauf et al. 2003c; Schmidt et al. 2008; Tsunoda et al. 2009). Comme seules deux études ont fourni des informations environnementales sur les sept variables, j'ai cherché dans d'autres études de la région celles susceptibles de fournir l'information. Quand les données manquaient encore j'ai contacté directement les auteurs pour les données non publiées.

Comme toutes les données étaient continues et normalement distribuées (Test de Kolmogorov – Smirnov, tous p > 0,35), j'ai utilisé les modèles de régression linéaire multiple (calculés avec spss pour Windows 11.0) et AIC (Burnham & Anderson 2002) pour évaluer les facteurs qui influencent le plus le comportement nocturne des loups. J'ai testé environ 50 modèles biologiques significatifs et les ai classés par Poids Akaike (Burnham & Anderson 2002). Comme la taille de l'échantillon était de 11 études, je n'ai retenu que les 10 modèles les mieux classés.

Seulement deux des 11 zones d'étude avaient une saison de chasse aux loups : en Alaska d'août à avril et en Finlande de novembre à mars. Cependant, le braconnage ou l'empoisonnement était fréquente dans la plupart des endroits

(ou d'abattage occasionnel). J'ai estimé les taux de mortalité pour la plupart des études sur la base de la mortalité d'origine humaine des loups suivis par radio. Le risque qu'un loup soit tué par des humains pendant le suivi radio est directement proportionnel à la longueur de suivi. Pour exclure la possibilité que les taux de mortalité biaisés puisse influencer les résultats, j'ai testé la relation entre les taux de mortalité et la durée de l'étude ou le nombre de loups étudiés. Ni la longueur de l'étude ( $r = 0,324$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,330$ , puissance =  $0,724$ ) ni le nombre de loups ( $r = 0,184$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,588$ , puissance =  $0,786$ ) étaient en corrélation avec le taux de mortalité.

## RESULTATS

La proportion croissante d'animaux domestiques dans le régime alimentaire et la densité de route a expliqué l'activité nocturne accrue chez les loups (Tableau 2). L'alimentation était le facteur de classement le plus élevé avec une somme des poids Akaike de 0,942, suivie de la route avec une somme de 0,853. Tous les autres facteurs avaient une somme inférieure à 0,3 (mortalité 0,257, latitude 0,174, humains 0,135, forêt 0,073, température 0,073). La latitude (somme des poids Akaike de 0,708) semble être la principale cause des déplacements nocturnes (tableau 3); les autres variables avaient des scores inférieurs à 0,3 (route 0,275, régime 0,245, température 0,128) humains 0,101, forêt 0,101, mortalité 0,075). Les modèles de plus haut rang ne comprenaient que 1 ou 2 variables. Les corrélations ont donné des résultats similaires; le régime était le plus fortement corrélé avec l'activité nocturne et la latitude avec les déplacements nocturnes (Fig. 1). Pour le schéma d'activité général, cinq sites étaient **bimodaux** (Norvège, nord-est de la Pologne, sud-est de la Pologne, Espagne et Israël) et seul le site en Italie était **clairement nocturne** (Tableau 1). Sur les sites subarctiques en Alaska et en Finlande, les loups étaient **diurnes en hiver (données seulement pour Alaska) et nocturne en été**.

## DISCUSSION

Les modèles d'activité des loups ont déjà été expliqués par la présence humaine (Vilà et al. 1995; Ciucci et al. 1997; Kusak et al. 2005) ou l'activité des proies (Theuerkauf et al. 2003c). Cependant, quand j'ai comparé les études réalisées dans l'ensemble de la zone l'Holarctique, la latitude était la variable qui correspondait le mieux aux déplacements nocturnes du loup, alors que la latitude avait une faible corrélation avec leur activité nocturne. Cela implique que les déplacements diurnes dans les pays du sud étaient plus restreints que les activités diurnes. Les déplacements nocturnes étant peu corrélés aux facteurs humains, il semble peu probable que les loups réduisent leurs déplacements de jour exclusivement à cause des humains. **La raison de la baisse d'activité de la journée pourrait être que les loups ont besoin de s'abriter du soleil lorsqu'ils se déplacent, surtout dans les zones ouvertes. L'interprétation la plus probable serait donc que la chaleur diurne limiterait leurs déplacements.**

En effet, en Pologne, les loups sont devenus moins actifs lorsque les températures ont dépassé 20°C (Theuerkauf et al. 2003c), ce qui pourrait expliquer pourquoi les loups étudiés dans les pays du sud étaient plus nocturnes que dans les pays

tempérés. L'activité nocturne, d'autre part, était principalement liée au régime alimentaire et à la densité de routes. Ainsi, alors que la chaleur semble réduire les déplacements diurnes des loups, en plus, elle ne semble pas être en corrélation avec l'activité des déplacements diurne. La dépendance à l'égard des ressources alimentaires anthropiques et la présence potentielle d'humains semblent donc réduire l'activité diurne des loups.

La plupart des études entreprises dans les régions tempérées et subtropicales ont révélé des modèles bimodaux (pics d'activité à l'aube et au crépuscule), même si l'activité était plus élevée la nuit que le jour. Merrill & Mech (2003) ont constaté que les loups du Minnesota avaient un modèle d'activité nocturne, mais ont suggéré que leur méthode n'a peut-être pas été appropriée pour détecter un modèle **bimodal. Je suggère que les loups ont tendance à être actifs pendant les phases crépusculaires, entraînant un modèle bimodal dans la plupart des régions.** Les sites subarctiques offrent un cas intéressant de l'impact de la lumière du jour sur l'activité du loup comme les périodes de lumière sont étendues la plupart de l'été et les hivers sont principalement sombres. Les loups dans ces régions étaient également principalement actifs au cours des phases crépusculaires qui coïncident avec les nuits d'été et les jours d'hiver (voir tableau 1). Les études de Ciucci et al. (1997) en Italie et Kojola (2002) en Finlande, en particulier dont les loups étaient principalement nocturnes, ont duré moins d'un an. Ces études pourraient donc ne pas avoir échantillonné les profils d'activité complet des loups dans leurs zones respectives, parce que les modèles d'activité des loups sont très variables (Eggermann et al. 2009).

Les hurlements, souvent associés au départ pour la chasse sont généralement plus fréquents à l'aube (Harrington et Mech 1982) ou au crépuscule (Nowak et al. 2007). En outre, la distribution temporelle des carcasses de proies et leurs modèles d'activité étaient bimodaux avec des pics à l'aube et au crépuscule au nord-est de la Pologne (Theuerkauf et al. 2003c). Les pics d'activité des loups coïncidaient avec les périodes où le cerf rouge, leur proie principale dans la forêt de Białowieża (Jedrzejewski et al. 2002), sont les plus actifs (Kamler et al. 2007). **Cela conforterait la suggestion de Curio (1976) selon laquelle les modèles d'activité des prédateurs suivent ceux de leur proie.** Eriksen (2006) n'a cependant pas trouvé de corrélations entre les modèles d'activité des orignaux et des loups en Norvège. Les stratégies de chasse ont évolué pour maximiser les taux de capture, de sorte que le succès meurtrier des loups pourrait être plus élevé si ils chassent à des moments où ils peuvent avoir des performances maximales en synchronisant leurs modèles d'activité avec ceux de leurs proies. La vision des loups est mieux adaptée aux lumières crépusculaires (Kavanau & Ramos 1975; Roper & Ryon 1977), en conséquence, ils trouvent probablement plus facile de localiser et tuer des proies sauvages au lever et au coucher du soleil. La vision est particulièrement importante pour attaquer une proie, non seulement pour assurer la mise à mort, mais aussi pour empêcher les blessures mortelles pour le prédateur (Asa & Mech 1995). Par conséquent, la sélection temporelle des phases crépusculaires pour la chasse pourrait être plus

importantes que la sélection spatiale, comme les loups ne semblent pas tuer leurs proies aux emplacements à haute densité (Theuerkauf et Rouys 2008). L'activité nocturne pour éviter les humains ou le soleil pourrait être une option avantageuse pour les loups qui ne comptent pas sur la chasse à la lumière crépusculaire (par exemple en raison de ressources alimentaires anthropiques). Cela pourrait être le cas pour les loups en Italie qui se nourrissaient principalement de déchets sur des décharges (Ciucci et al. 1997).

Les modèles d'activité sont des adaptations qui permettent aux animaux d'exploiter efficacement leur environnement (Daan & Aschoff 1982). Du point de vue de l'évolution, il devrait être désavantageux pour les loups d'ajuster leurs modèles d'activité temporels pour éviter les humains à moins que le risque d'être tué par la persécution directe soit élevé. **En réduisant leur activité diurne, les loups se nourrissant dans la nature peuvent ne pas exploiter efficacement les ressources alimentaires disponibles.** Les modèles d'activité des loups, abstraction faite des restrictions physiologiques à températures élevées, devraient donc être organisés pour maximiser la consommation de nourriture et minimiser le risque d'être tué par des humains. De façon surprenante, la mortalité d'origine humaine était élevée dans la plupart des études considérées dans cet article, malgré différents modèles d'activité sur les sites. Les autres variables directement liées aux humains que j'ai analysés, la densité des routes semblait plus importante que la densité de population humaine. Une densité de population donnée aurait probablement un impact plus important sur les loups, si les gens sont répartis uniformément que si ils sont concentrés dans une petite zone (par ex. grandes villes). **La densité de routes peut donc être un meilleur indicateur de la mortalité d'origine humaine, parce qu'elle représente le degré de pénétration humaine dans les territoires des loups.** Si tel est le cas, cela appuierait l'hypothèse que la persécution humaine peut engendrer un comportement nocturne, comme indiqué pour les coyotes, *Canis latrans* (Kitchen et al. 2000). Dans cette étude, les coyotes ont ajusté leurs modèles d'activité la nuit pendant une période de persécution humaine, mais ont changé leurs habitudes d'activité une fois la persécution

disparue. L'impact de la mortalité d'origine humaine sur les schémas d'activité des loups peut donc varier selon qu'ils reflètent les changements dans les attitudes humaines envers les loups. **Je suggère que les loups sont probablement adaptés à la chasse pendant les périodes crépusculaires parce que ce modèle d'activité fournit généralement le plus grand succès de recherche de nourriture, à moins qu'ils ne se nourrissent de charognes (Ciucci et al. 1997) ou lorsque la densité des proies est très faible (Merrill & Mech 2003).**

La fiabilité d'une **méta-analyse** dépend de données cohérentes et comparables d'une étude à l'autre. J'ai trouvé plusieurs combinaisons de variables associées avec les modèles d'activité et de déplacement des loups. Le moment du lever et du coucher du soleil, la température, la disponibilité des proies et éventuellement la mortalité d'origine humaine, constituaient les variables les plus importantes associées à l'activité nocturne et aux déplacements des loups. Les études futures sur les modèles d'activité devraient être plus normalisées et fournir des informations sur au minimum les sept variables que j'ai utilisées pour permettre les méta-analyses futures. La réplication dans la recherche sur la faune est cruciale pour obtenir des résultats fiables (Johnson 2002). En dépit d'être d'accord avec la déclaration ci-dessus, je postule en outre que l'étude la plus sophistiquée entreprise localement pourrait ne pas révéler le facteur le plus important influençant les modèles de comportement des espèces. Les études locales sont arrivées à des conclusions parfois contradictoires sur les facteurs qui influencent les modèles d'activité du loup, car il est souvent difficile de distinguer l'influence de différents facteurs. Une méta-analyse, permet toutefois de supprimer cette discrimination parce que les effets des facteurs varient avec les études. **Les résultats de cette étude indiquent une tendance générale à sous-estimer l'impact de la chaleur sur les loups et à surestimer l'impact de l'homme.** Je suggère que des études de différents domaines doivent être prises en compte et examinées avant de tirer des conclusions définitives sur l'écologie comportementale du loup, ou toute autre espèce ayant une large distribution.