

Effets de la taille des groupes de wapitis sur la prédation des loups

Received 28 September 2001. Accepted 11 March 2002.
Published on the NRC Research Press Web site at
http://cjr.nrc.ca on 9 May 2002.

M. Hebblewhite^{1,2} and D.H. Pletscher, Wildlife Biology
Program, School of Forestry, University of Montana,
Missoula, MO 59812, U.S.A.

¹Corresponding author (e-mail: mark.hebblewhite@ualberta.ca).
²Present address: Department of Biological Sciences,
University of Alberta, Edmonton, AB T6G 2E9, Canada.

Effects of elk group size on predation by wolves

Mark Hebblewhite and Daniel H. Pletscher

Résumé

La recherche sur la proie du loup s'est concentrée sur les systèmes à **proie unique** en Amérique du Nord dominés par l'original (*Alces alces*) ou le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Les wapitis (*Cervus elaphus*) sont des ongulés sociaux et la principale proie des loups (*Canis lupus*) dans le parc national de Banff (BNP), en Alberta. Le comportement de **regroupement** peut affecter la **réponse fonctionnelle** des prédateurs en modifiant la façon dont ils rencontrent et tuent leurs proies. Nous avons étudié la prédation des loups sur les wapitis dans le BNP pendant les hivers 1997-1998 et 1998-1999 et avons testé comment la taille des groupes de wapitis affectait la disponibilité et les taux de rencontre avec les groupes de wapitis et le succès des attaques des loups. Les loups ont rencontré des groupes de wapitis plus importants que prévu en fonction de la disponibilité, et ont tué plus de wapitis des grands groupes que prévu en fonction du nombre de rencontres. La taille des groupes de wapitis augmente avec la densité de wapitis dans le BNP. L'augmentation des taux de rencontre et de réussite dans l'attaque de grands groupes de wapitis, ainsi que la relation positive entre la taille du groupe et la densité peuvent constituer un mécanisme de prédation dépendant de la densité. Nous avons développé un modèle de prédation-risque pour tester la prédiction selon laquelle le regroupement serait bénéfique aux wapitis individuels, étant donné ce régime de prédation. Les wapitis semblent adopter deux stratégies différentes pour minimiser le risque de prédation : vivre en petits groupes rarement rencontrés par les loups ou vivre en grands groupes qui réduisent leur risque de prédation par dilution.

INTRODUCTION

La théorie des prédateurs et des proies s'est historiquement concentrée sur les effets létaux directs des prédateurs sur les proies, donnant lieu à des modèles de population de type Lotka-Volterra **qui ignoraient les effets du comportement** (Lotka 1925 ; Volterra 1926). Le comportement a été laissé de côté, en raison de la difficulté à paramétrer les effets du comportement sur la dynamique prédateur-proie. Holling (1959) a intégré les effets du comportement dans les modèles prédateurs-proies en décomposant la prédation en **réponse numérique** (nombre de prédateurs) et **fonctionnelle** (nombre de proies tuées par prédateur) des prédateurs aux changements de densité des proies par unité de temps. **Les aspects comportementaux de la prédation sont pris en compte dans la réponse fonctionnelle, qui se décompose en deux étapes : la rencontre et l'attaque** (Holling 1959 ; Taylor 1984). La phase de **rencontre** comprend la recherche et la détection, tandis que la phase **d'attaque** comprend la poursuite et la capture des proies. La façon dont les différents processus comportementaux affectent les phases de rencontre et d'attaque de la prédation est essentielle pour comprendre les conséquences du comportement sur les populations (Taylor 1984 ; Fryxell et Lundberg 1997).

Les écologistes ont commencé à combler le fossé entre le comportement individuel et la dynamique des populations dans les études de terrain des systèmes prédateurs-proies. Les chercheurs ont récemment décrit les effets du **stress** induit par les prédateurs sur la dynamique des populations

(Ylönen 1994 ; Hik 1995 ; Boonstra et al. 1998), la mortalité compensatoire causée par la famine induite par les prédateurs (Schmitz 1998), les modifications de l'utilisation de l'habitat et du régime alimentaire en cas de prédation (Werner et al. 1983 ; Morgantini et Hudson 1985 ; Bergerud et Page 1987 ; Huang et Sih 1990 ; Schmitz 1998 ; Kie 1999), et les **cascades trophiques** induites par le comportement (Turner et Mittlebach 1990 ; Wemer et Anholt 1996).

Une **réponse commune de nombreuses espèces de proies à la prédation est la vie en groupe ou le comportement de regroupement** (Bertram 1978 ; Pulliam et Caraco 1984). Le regroupement profite aux proies par la dilution du risque de prédation (Hamilton 1971 ; Bertram 1978) et (ou) la réduction de la vigilance individuelle nécessaire pour détecter les prédateurs (Pulliam et Caraco 1984). Les tests visant à distinguer les hypothèses de dilution et de vigilance sont confus (examinés dans Roberts 1996) car la vigilance (Dehn 1990 ; Lima et Dill 1990) et le risque de prédation individuel (Hamilton 1971) diminuent tous deux avec l'augmentation de la taille du groupe. L'étude de Roberts (1996) et les travaux empiriques de Dehn (1990) suggèrent qu'une réduction du risque de prédation par dilution est plus importante pour expliquer le regroupement des wapitis, la réduction de la vigilance étant secondaire. **Le comportement de regroupement peut également résulter de la distribution spatiale des ressources** (Geist 1982 ; Fryxell 1991 ; Wilmshurst et al. 1999), des avantages de la recherche de nourriture (Hirth 1977) ou de la facilitation sociale (Geist 1982). Bien que ces autres facteurs soient importants, les coûts d'adaptation de la prédation (c'est-à-dire la mort) peuvent dépasser les coûts de famine et les avantages sociaux sur de longues échelles de temps si le risque de prédation est relativement élevé (Abrams 1993).

Le lien entre le comportement de regroupement et la dynamique de la population a reçu peu d'attention. Huggard (1993a) a utilisé une approche de modélisation pour montrer que la **réponse fonctionnelle** des loups à la densité de wapitis **dépendait de la relation entre la densité de wapitis et le nombre de groupes**. Si le nombre de groupes de wapitis augmente avec la densité, les loups rencontrent plus de groupes de wapitis, avec des changements dans la **réponse fonctionnelle** qui pourraient augmenter les taux de prédation des loups (**taux de prédation = (réponse fonctionnelle × réponse numérique) / taille de la population de proies**) (Holling 1959 ; Taylor 1984) sur les wapitis. Huggard (1993a) a supposé que les taux de rencontre et le succès des attaques des loups ne variaient pas en fonction de la taille des groupes de wapitis, or il a été démontré que la taille des groupes affectait le succès des attaques dans d'autres systèmes prédateurs-proies. Le succès des attaques des lions (*Panthera leo*) était plus élevé sur les plus grands et les plus petits groupes de zèbres (*Equus burchelli*), de gnous (*Connochaetes taurinus*) et de gazelles (*Gazella spp.*) (Schaller 1972 ; Van Orsdol 1984). Le succès de l'attaque des lycaons africains (*Lycan pictus*) était plus élevé sur des groupes de gazelles de >200 (31%) que sur des groupes de 1 (13%), bien que cela ne soit pas statistiquement significatif (Fanshawe et Fitzgibbon 1993). Crisler (1956) a suggéré que le succès des attaques de loups augmentait avec la taille des groupes de caribous migrateurs (*Rangifer tarandus*). Par conséquent, les changements dans les **taux de rencontre** et le succès des attaques des loups avec les différences de taille des groupes de wapitis, médiés par la relation entre la taille du groupe et la densité des proies, pourraient affecter la **réponse fonctionnelle** des loups s'attaquant aux wapitis.

Avant la réintroduction du loup (Fritts et al. 1997) dans le parc national de Yellowstone (YNP), aux États-Unis, Boyce et Gaillard (1992) ont développé des modèles prédateurs-proies loup-wapitis dérivés principalement d'espèces proies solitaires (i.e. orignal-loup) pour estimer un déclin d'~25% des populations de wapitis du nord du YNP après la recolonisation par le loup. En utilisant une

approche similaire, Garton et Crabtree (1992) ont prédit un déclin de 10% du nombre de wapitis après la recolonisation par le loup. Ces modèles indiquent qu'une forte variation de la dynamique des populations de wapitis, résultant de la stochasticité de l'environnement, est certaine dans les nouveaux systèmes loup-wapitis. Cependant, dans le parc national de Banff (BNP), en Alberta, au Canada, Hebblewhite et al. (2002) ont documenté des déclinés de 50 à 70% des populations de wapitis après la recolonisation par le loup, qui étaient liés à une interaction entre la prédation par le loup et la profondeur de la neige. Une raison possible des différences entre les modèles dans le YNP et les observations dans le BNP est l'effet du **regroupement** des wapitis. Les modèles de population qui n'intègrent pas le comportement des proies peuvent ne pas décrire adéquatement la dynamique prédateur-proie (Sutherland 1996 ; Fryxell et Lundberg 1997 ; Brown et al. 1999).

Nous avons examiné l'effet de la taille des groupes de wapitis sur la prédation par les loups au stade de la rencontre et de l'attaque au cours des hivers 1997-1998 et 1998-1999 dans le BNP. Pour tester la sélection de la taille des groupes par les loups au stade de la rencontre, nous avons comparé la taille des groupes de wapitis rencontrés par les loups à celle des groupes de wapitis disponibles. Ensuite, nous avons comparé la taille des groupes de wapitis tués par les loups à celle des groupes rencontrés afin de tester la sélection des loups au stade de l'attaque en fonction de la taille des groupes et de déterminer si le succès relatif de l'attaque varie en fonction de la taille du groupe. Les relations au niveau de la population entre la densité des wapitis et la taille et le nombre de groupes de wapitis ont été examinées pour explorer les conséquences du comportement de regroupement sur la dynamique de la population. Indépendamment de la façon dont le succès des attaques des loups et les taux de rencontre varient avec la taille des groupes, les wapitis individuels devraient bénéficier du regroupement si celui-ci est une stratégie stable sur le plan évolutif (ESS ; Cockburn 1991). Par conséquent, nous avons développé un modèle de risque de prédation pour évaluer le risque relatif d'être tué pour des wapitis individuels vivant dans des groupes de différentes tailles soumis à la prédation des loups dans le BNP. Nous avons évalué la prédiction selon laquelle les wapitis vivront dans des groupes dont la taille minimisera le risque de prédation et maximisera donc leur fitness.

ZONE D'ETUDE

Le BNP, d'une superficie de 6641 km², est situé sur le versant oriental de la ligne de partage des eaux dans les chaînes frontales et principales des Rocheuses Canadiennes (51°15'N, 116°30'W) et présente une topographie extrêmement montagneuse (1400-3400 m). Le climat est caractérisé par des hivers longs et froids avec un temps chaud peu fréquent et des étés courts et relativement secs. La végétation de la zone d'étude est divisée en écorégions montagnarde, subalpine et alpine. Les habitats montagnards se trouvent dans les fonds de vallée à faible altitude, sur une largeur de 2 à 5 km, et contiennent l'habitat de la plus haute qualité pour les loups et les wapitis dans le BNP (Holroyd et Van Tighem 1983). L'écorégion montagnarde est dominée par des forêts denses de pin tordu latifolié (*Pinus contorta*) entrecoupées de forêts riveraines d'épinette d'Engelmann (*Picea engelmannii*) - de saules (*Salix spp.*), de trembles (*Populus tremuloides*) - de forêts-parcs et de prairies sèches. Les écorégions subalpine et alpine comprennent une forêt d'épicéa d'Engelmann - sapin subalpin (*Abies lasiocarpa*) - pin tordu entrecoupée de communautés riveraines de saules - prairie arbustive, de prairies subalpines et de terrains avalancheux, laissant place à des prairies ouvertes prairies d'arbustes et d'arbrisseaux dans l'écorégion alpine. Six espèces d'ongulés sont accessibles aux loups dans le BNP : le wapiti, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), l'original, le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) et la chèvre de montagne (*Oreamnos*

americanus). Le wapiti est l'ongulé le plus abondant dans la zone d'étude et le plus important pour les loups, puisqu'il représente 40 à 70% de leur régime alimentaire (Huggard 1993a ; Hebblewhite 2000).

Deux meutes de loups ont habité la zone d'étude pendant les hivers 1997-1998 et 1998-1999. La meute de la vallée de la Bow comptait 2 à 4 loups sur un territoire annuel d'~1500 km² et la meute de la Cascade comptait 7 à 18 loups occupant un territoire annuel d'~2000 km² (polygone convexe minimum de 100% ; Hebblewhite 2000). La zone d'étude a été définie par ces deux territoires exclusifs de meutes, englobant une zone d'~3500 km² centrée sur la vallée de la Bow dans le BNP et des vallées latérales adjacentes (Hebblewhite 2000). Trois villes, le réseau national de chemins de fer et d'autoroutes, ainsi que des routes secondaires et d'autres aménagements humains fragmentent la zone d'étude, et plus de 5 millions de touristes visitent la zone d'étude chaque année (Green et al. 1996). Les deux hivers de notre étude comprenaient un hiver doux (1997-1998) et un hiver moyen (1998-1999), avec des épaisseurs moyennes de neige de 30 et 46 cm, respectivement (la moyenne sur 15 ans est de 45 cm ; Hebblewhite et al. 2002). Voir Holland et Coen (1983), Holroyd et Van Tighem (1983), et Huggard (1993a, 1993b) pour des détails supplémentaires sur la zone d'étude.

METHODES

Suivi des loups

Nous avons étudié la prédation des wapitis par les meutes de loups grâce à un suivi intensif dans la neige et à la radio-téléométrie. Les loups ont été capturés et radio-équipés à l'aide de pièges à cale-pieds en acier modifié (pièges à cale-pieds décalés n°4 dentés et rembourrés, Livestock Protection Co., Alpine, Tex., U.S.A.) avec des émetteurs de pièges (Advanced Telemetry Systems, Isanti, Minn., U.S.A.) pendant les mois d'été, ou par fléchette aérienne à partir d'un avion à voilure tournante pendant l'hiver. De 1997 à 2000, cinq loups ont été capturés, immobilisés chimiquement et équipés d'un collier radio VHF (Lotek Engineering, Newmarket, Ont.) sous la direction d'un vétérinaire. Parcs Canada a approuvé le protocole de capture. De 1 à 4 loups munis d'un collier radio étaient présents dans chaque meute pendant toute la durée de l'étude. Les meutes de loups munis de colliers émetteurs ont été relocalisées presque quotidiennement de novembre à la fin avril de chaque année de l'étude, à partir du sol ou des airs, selon Mech (1983). En outre, les meutes de loups ont été suivies quotidiennement sur la neige pour déterminer les routes de mouvement et les modèles de chasse et pour localiser les carcasses de proies.

Sélection de la taille des groupes de wapitis

Nous avons analysé la sélection de la taille des groupes de wapitis en classes discrètes afin de réduire l'erreur associée à l'estimation de la taille des groupes. Les classes de taille des groupes ont été déterminées en examinant la distribution des tailles des groupes de wapitis disponibles pour les deux meutes au cours des deux hivers afin de déterminer où se situent les ruptures entre les classes de taille des groupes. Le nombre de classes de taille de groupe de wapiti a été fixé de 3 à 7 dans l'analyse de cluster *K*-means (SYSTAT 8.0 ; Wilkinson 1998) pour déterminer le nombre de classes qui minimise la variance entre les classes, et où les ruptures naturelles entre les classes de taille de groupe se sont produites.

Disponibilité

Afin d'estimer la taille des groupes de wapitis disponibles pour les loups à l'intérieur de leurs territoires, deux enquêtes aériennes sur les wapitis ont été effectuées chaque hiver à bord d'aéronefs à voilure tournante selon un protocole d'enquête aérienne standardisé de Parcs Canada (Parcs Canada, méthode d'enquête publiée). Les relevés ont été effectués en janvier et mars 1998 et 1999 sur le territoire de la meute des Cascades et en mars et avril 1998 et 1999 sur le territoire de la meute de la vallée de la Bow. Les groupes de wapitis ont été définis selon des critères standardisés.

Les suivis aériens sont biaisés contre les petits groupes (Canghley 1974), par une considération importante lors de l'estimation de la distribution de la taille des groupes de wapitis disponibles pour les loups. Pour corriger ce biais, un modèle préliminaire **d'observabilité** a été développé dans le BNP en utilisant un petit échantillon ($n = 30$). Ce modèle était similaire (Hebblewhite 2000) à un modèle de **visibilité** pour la taille des groupes de wapitis et la classe de couverture de l'habitat développé avec un échantillon plus grand ($n = 289$) dans l'Idaho (Samnel et al. 1987 ; mis à jour dans Unsworth et al. 1994). Les différences dans les tailles des groupes de wapitis manqués entre les modèles étaient mineures (Hebblewhite 2000). De plus, le modèle de l'Idaho a été récemment validé dans le Montana (Unsworth et al. 1990), et des chercheurs du Michigan (Cogan et Diefenbach 1998), du Wyoming (Anderson et al. 1998), et de Washington (McCorquodale 2001) ont suggéré que le modèle d'observabilité de l'Idaho est résistant aux changements de zone et de période de l'année. Par conséquent, nous avons modifié le modèle de l'Idaho pour corriger la taille des groupes de wapitis manqués lors des relevés aériens de Hebblewhite (2000) et nous présentons ici les résultats corrigés.

Rencontres

Les loups passent presque 100% de leur temps de déplacement à chercher des proies (Mech 1970 ; Peterson 1977). Par conséquent, la détermination de la taille des pistes de wapitis croisées (définies comme une rencontre) pendant que les loups suivent la neige fournit un indice du **taux de rencontre** des loups avec leurs proies. La taille des groupes de wapitis rencontrés lors du suivi des loups dans la neige a été déterminée en combinant deux approches. La taille des groupes a été déterminée en observant les traces de wapitis dans la neige rencontrées lors du pistage des loups, selon des critères standardisés. En outre, nous avons observé des wapitis (dont environ 40 ont été marqués par radio dans le cadre d'une recherche concomitante ; McKenzie 2001) dans la région d'étude, à proximité dans l'espace (<1 km) et dans le temps (≤ 1 jour) de la séance de pistage des loups.

Proies

Les proies tuées par les loups ont été localisées par pistage dans la neige et par radio-télémetrie. La taille des groupes dont les wapitis ont été tués par les loups a été déterminée en utilisant les mêmes méthodes que pour les wapitis rencontrés lors du suivi des loups dans la neige.

Erreur de classification de la taille des groupes

Les estimations de la taille des groupes obtenues à partir du suivi de la neige peuvent être inexactes ou biaisées. Nous avons évalué l'exactitude et le biais en rencontrant d'abord les wapitis dans les groupes observés ; le personnel de terrain qui n'avait pas vu le groupe a visité ces zones 1 à 2 jours plus tard et a estimé la taille du groupe en se basant sur des critères standardisés. Les observations ont été considérées comme reflétant la taille du groupe, car les groupes étaient relativement petits (<50) et les observations ont été répétées.

Comparaison de la disponibilité, des rencontres et des carcasses de proies

Nous avons testé la sélection des loups en fonction de la taille du groupe de wapiti en déterminant d'abord des échantillons communs appropriés basés sur la disponibilité des tailles de groupe de wapiti pour les loups. Une fois les échantillons groupés déterminés, nous avons comparé la sélection des loups au stade de la rencontre et de l'attaque selon la taille des groupes de wapitis. Les échantillons appropriés pour le regroupement ont été déterminés en comparant les tailles de groupes des wapitis disponibles pour différentes meutes de loups (meute de la vallée de la Bow en 1997-1998 par rapport à la meute des Cascades en 1997-1998) et pour différentes années (meute des Cascades en 1997-1998 par rapport à 1998-1999) en utilisant le test de Kolmogorov-Smirnov (K-S) à deux échantillons pour tester les différences dans les distributions continues des tailles de groupes disponibles des wapitis (Sokal et Rohlf 1995).

Une fois que les échantillons groupés ont été déterminés en fonction de leur disponibilité, les tailles des groupes de wapitis disponibles pour les loups ont été comparées à celles rencontrées par les loups. Ensuite, la taille des groupes de wapitis rencontrés par les loups a été comparée à la taille des groupes dont les wapitis ont été tués par les loups afin de vérifier si le succès des attaques des loups variait selon la classe de taille des groupes. Les comparaisons ont d'abord été effectuées à l'aide du test K-S pour les différences dans les distributions continues de la taille des groupes. Pour examiner la direction des différences, nous avons utilisé le test G pour faire des comparaisons au sein des classes de taille de groupe de wapitis (Sokal et Rohlf 1995, p. 698). La fréquence attendue des rencontres a été déterminée à partir du nombre observé de groupes disponibles dans les classes de taille de groupe et la fréquence attendue des captures à partir du nombre obtenu de rencontres. La correction de Williams (Sokal et Rohlf 1995, p. 698) a été utilisée pour réduire l'erreur de type 1. Les groupes d'une classe de taille de groupe ont été regroupés avec les classes adjacentes lorsqu'une classe comportait <5 groupes. Lorsque le test G indique une différence, les résidus ajustés du test G standardisé ($[(\text{observé}-\text{attendu})/\text{attendu}]/\text{écart-type}$) ont été évalués pour déterminer les classes de taille de groupe où les différences se sont produites, et la direction de la différence (sensu Haberman 1973). Les valeurs de probabilité pour les résidus du test G normalisé ont été ajustées pour contrôler l'erreur de type 1 expérimentale ($\alpha = 0,05/\text{nombre de catégories}$; Sokal et Rohlf 1995).

Relations taille des groupes de wapitis - densité

Pour explorer les conséquences de la sélection de la taille des groupes de wapitis par les loups sur la dynamique des populations, nous avons estimé les relations entre (i) le nombre de groupes et la densité des wapitis et (ii) la taille moyenne des groupes et la densité des wapitis à l'aide de relevés aériens des wapitis effectués à la fin de l'hiver de 1985 à 1999 dans le BNP (Parcs Canada, données non publiées). Les relations de regroupement ont été analysées à partir des populations de wapitis de BNP, où wapitis et loups étaient sympatriques durant cette période (zone ouest; Hebblewhite et al. 2002). Nous avons exploré les relations linéaires et non linéaires (exponentielles, logarithmiques) les relations entre regroupement et densité. Nous avons utilisé R^2 et le critère de formation d'Akaike (AICc; Burnham et Anderson 1998) pour choisir parmi les meilleurs modèles pour les relations de regroupement.

Modèle de risque de prédation individuelle des wapitis....

RESULTATS

La division des groupes de wapitis disponibles pour les loups dans le BNP en 4 classes de taille de wapitis a minimisé la variance entre les catégories de taille de groupe utilisant l'analyse du cluster K-means. Les groupes d'un wapiti ont également été considérés comme biologiquement importants en raison du risque de prédation par les loups sur un wapiti isolé. Malgré l'importance biologique des paires biche-faon solitaires qui peuvent se présenter sous forme de groupes de 2, les paires biche-faon solitaires ne sont pas courantes pendant l'hiver ; elles forment plutôt de grands groupes pendant cette période (Geist 1982). Dans les tests impliquant des catégories, nous avons donc établi 5 classes de taille de groupe : 1, 2-5, 6-12, 13-30, et >30 wapitis.

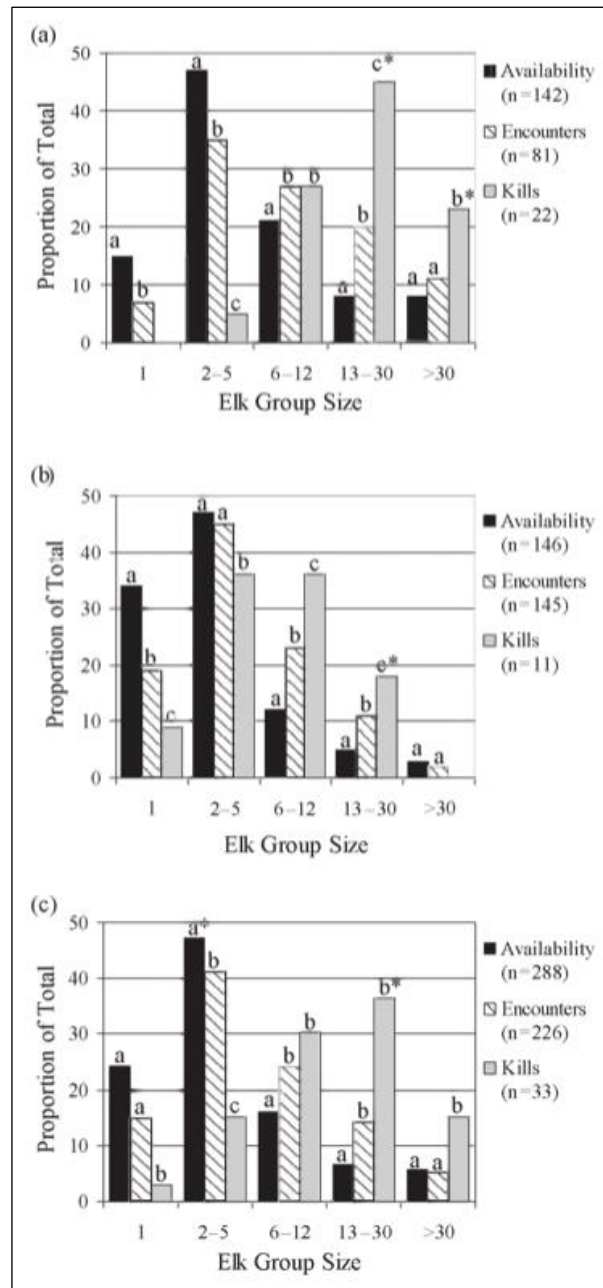


Fig. 1. Proportion du nombre total de groupes de wapitis (*Cervus elaphus*) de 5 classes de taille disponibles, rencontrés et tués par la meute de loups de Cascade (*Canis lupus*) (a), la meute de loups de Bow Valley (b) et les deux meutes de loups (c) au cours des hivers 1997-1998 et 1998-1999 dans le parc national de Banff (BNP), Alberta, Canada. Les tailles des échantillons des groupes de wapitis disponibles, rencontrés et tués par les loups sont indiquées. Les différences entre les groupes de wapitis d'une même classe de taille qui ont été disponibles, rencontrés et tués par des loups sont indiquées par des lettres différentes lorsque $P < 0,05$ et par des lettres et un astérisque lorsque $P < 0,10$; les niveaux α ont été ajustés pour tenir compte des taux d'erreur expérimentaux ($0,05/n$ catégories)

Sélection de la taille des groupes de wapitis : disponibilité

Une grande proportion des groupes de wapitis disponibles pour les loups dans le BNP appartenait aux classes de taille 1 et 2-5 (83% pour la meute de la vallée de la Bow, 62% pour la meute de la Cascade ; Fig. 1) après correction du biais de visibilité (Hebblewhite 2000). Les distributions des classes de taille de groupe de wapiti disponibles pour la meute de la vallée de la Bow (test K-S à deux échantillons = 0,69, $P = 0,72$, $n = 146$) et la meute de la Cascade (test K-S = 1,29, $P = 0,08$, $n = 142$) étaient similaires d'une année à l'autre. Cependant, la distribution des classes de taille de groupe de wapiti disponibles pour la meute de Cascade différait de celles disponibles pour la meute de la vallée de la Bow entre les 2 années (test K-S = 1,78, $P = 0,004$, $n = 274$). Plus de grandes hardes de wapitis étaient disponibles dans la meute Cascade que dans la meute Bow Valley (Figs. 1a, 1b). Par conséquent, les comparaisons ultérieures des niveaux de sélection des loups entre les tailles de groupe ont été basées sur la meute individuelle, lorsque cela était possible.

Rencontres

Nous avons enregistré 115 rencontres avec des groupes de wapitis (62% du total des rencontres avec des proies) au cours de 627 km de suivi de meutes de loups dans la neige en 1997-1998 et 111 rencontres avec des groupes de wapitis (48% du total des rencontres avec des proies) au cours de 467 km de suivi de la neige en 1998-1999 (pour d'autres espèces de proies, voir Hebblewhite 2000). Le wapiti était l'ongulé le plus abondant parmi les meutes et les années (47-65% de toutes les rencontres avec des groupes et 62-91% de toutes les proies individuelles rencontrées ; Hebblewhite 2000).

Au total, 77 proies tuées par les loups ont été trouvées dans les deux hivers, dont 40 (52%) étaient des wapitis. Nous avons déterminé la taille du groupe pour 22 wapitis tués par la meute Cascade et 11 par la meute Bow Valley (Fig. 1).

Erreur de classification de la taille des groupes

Nous avons observé et compté 40 groupes de wapitis, qui ont été revus par d'autres personnes sur le terrain dans un délai de 1 à 2 jours afin d'estimer l'erreur de classification de la taille des groupes. Les classes de taille de groupe de wapiti ont été estimées dans la bonne catégorie de taille 80% du temps en suivant la neige (Tableau 1), et les groupes ont été estimés dans une classe de taille de groupe dans tous les autres cas (Tableau 1). Nous avons estimé la taille des groupes pour environ 50% des rencontres et des carcasses directement à partir des traces dans la neige, et les 50% restants à partir des observations de groupes de wapiti qui étaient proches dans l'espace et le temps de la session de suivi de la neige par le loup. Par conséquent, étant donné que nous avons été en mesure de déterminer de manière fiable les catégories de taille des groupes à partir du suivi de la neige (Tableau 1), et que celles-ci ne constituaient que la moitié des estimations de la taille des groupes, nous pensons que les effets de l'erreur de classification de la taille des groupes sur les analyses ultérieures étaient minimes.

Comparaisons de la disponibilité, des rencontres et des carcasses

Les deux meutes de loups ont montré une sélectivité pour la taille du groupe de wapitis au stade de la rencontre et de l'attaque. Les rencontres de la meute Cascade avec des wapitis de petits groupes (≤ 5) étaient inférieures à la disponibilité, et les rencontres avec des groupes plus grands (> 6) étaient supérieures à la disponibilité, bien que la sélection pour les rencontres avec des troupeaux > 30 n'était pas statistiquement significative (rencontres *vs.* disponibilité, $G_{adj} = 17,2$, $df = 3$, $P < 0,001$; Fig. 1a). La meute de Cascade a tué moins de wapitis dans les petits groupes (< 5)

que ce qui était prévu sur la base des rencontres, et a tué plus de wapitis dans les grands groupes (≥ 13) que ce qui était prévu, mais pas de façon statistiquement significative pour les hardes de >30 (tués *vs.* rencontrés, $G_{\text{adj}} = 18,4$, $df = 3$, $P < 0,001$; Fig. 1a).

Tableau 1. Erreur dans les estimations de la taille des groupes de wapitis (*Cervus elaphus*) dans le parc national de Banff obtenues en suivant les loups (*Canis lupus*) dans la neige pendant les hivers 1997- 1998 et 1998-1999

| Elk group size class | Percent correct group size class classification | Percentage within one group size class | <i>n</i> |
|----------------------|---|--|----------|
| 1 | 80 | 20 | 5 |
| 2-5 | 57 | 43 | 7 |
| 6-12 | 85 | 15 | 13 |
| 13-30 | 86 | 14 | 7 |
| >31 | 87 | 13 | 8 |
| Mean | 80 | 21 | 40 |

La meute de la vallée de la Bow a rencontré moins de petits groupes (≤ 5) et plus de grands groupes (>6) que prévu d'après la disponibilité, bien qu'il y ait eu trop peu de rencontres avec des hardes >30 pour permettre des comparaisons statistiques (rencontres *vs.* disponibilité, $G_{\text{adj}} = 36,2$, $df = 3$, $P < 0,0001$; Fig. 1b). La meute de la vallée de la Bow a tué moins de wapitis dans les petits groupes (≤ 5) et plus dans les grands (>6) groupes que prévu d'après les rencontres (Fig. 1b), comme le révèlent les résidus du *G*-test. Cependant, les différences entre les captures et les rencontres n'étaient pas significatives avec le test *G* global (abattages *vs.* rencontres, = 3.0, $df = 3$, $P = 0.15$; Fig. 1b), bien que l'échantillon de captures (11) soit petit.

La meute des Cascades disposait de groupes de wapitis plus importants dans son domaine vital que la meute de la vallée de la Bow (Fig. 1). Malgré ces différences de disponibilité, les tendances en matière de rencontres et de capture étaient similaires pour les deux meutes (Fig. 1) : les deux meutes ont rencontré et capturé des wapitis de grands groupes plus souvent que prévu. Ainsi, les différences entre les meutes semblent être principalement dues à des différences de disponibilité. Par conséquent, nous avons regroupé les meutes et les années afin d'examiner les tendances à travers la zone d'étude. Les loups de BNP ont rencontré moins de wapitis dans les petits groupes (≤ 5) et plus de wapitis dans les grandes hardes (>6) que prévu en fonction de la disponibilité, bien que les rencontres et la disponibilité aient été égales pour les très grands groupes (>30) (rencontres contre disponibilité, $G_{\text{adj}} = 35,5$, $df = 3$, $P < 0,0001$). Une fois que les wapitis ont été rencontrés, les loups ont tué moins dans les petits groupes (<5) et ont tué plus dans tous les groupes plus grands (>6) que ce qui était attendu sur la base des rencontres (kills *vs.* rencontre, $G_{\text{adj}} = 24,0$, $df = 3$, $P < 0.0001$; Fig. 1c).

Relations entre les groupes de wapitis et la densité

Bien qu'il y ait eu quelques preuves de relations non linéaires (par exemple, notez les résidus dans la Fig. 2), la petite taille de l'échantillon a empêché de faire des inférences fortes sur les relations non linéaires (sensus Marshal et Bontin 1999) en utilisant deux critères de sélection de modèles, R^2 et AICc, (voir Hebblewhite 2000). Par conséquent, par souci de concision, nous ne présentons ici que les résultats de la régression linéaire. Les relations entre la densité de wapitis et (*i*) le nombre de groupe et (*ii*) la taille des groupes de wapitis étaient mieux décrites par des relations linéaires. Le nombre de groupes de wapitis (Fig. 2a) et la taille moyenne des groupes de wapitis ont augmenté linéairement avec la densité de wapitis (Fig. 2b) dans la vallée de la Bow, où les wapitis et les loups étaient sympatriques.

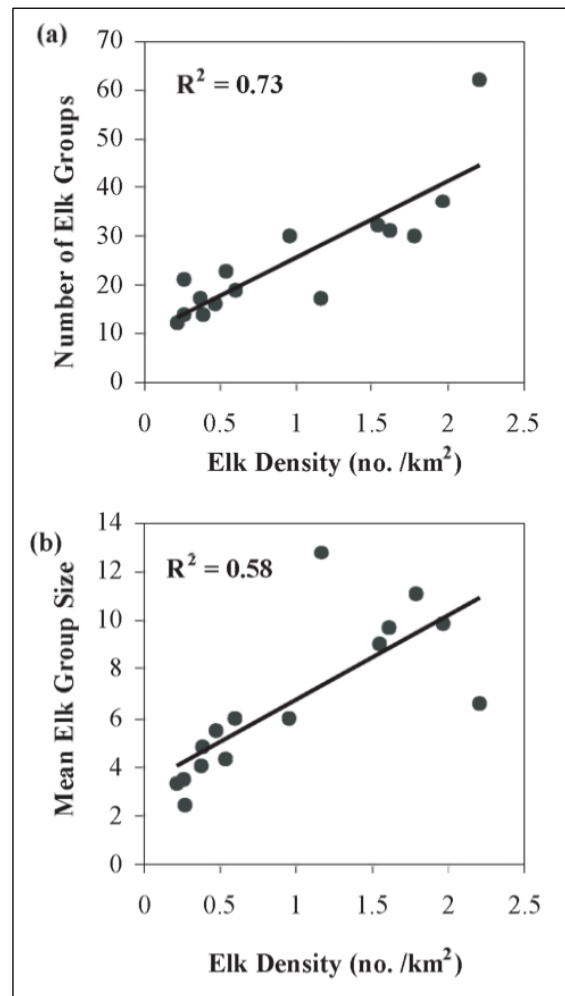


Fig. 2. Régressions linéaires du nombre de groupes (a) et de la taille moyenne des groupes (b) sur la densité des wapitis dans les zones soumises à la prédation des loups dans la Bow Valley du BNP, 1985-1999

Modèle de risque de prédation individuel des wapitis

Le risque relatif de rencontre ($R_c = E_i/A_i$) a atteint son maximum dans les groupes de taille intermédiaire de 13-30 wapitis (Fig. 3a). Le risque relatif de mort pour les wapitis ayant un encombrement ($R_d = K_i/N_i \times A_i$) a également augmenté pour ces groupes de wapitis de taille intermédiaire (Fig. 3a). Combiné, le risque relatif de prédation pour chaque wapiti atteint son maximum dans les groupes de taille intermédiaire et est faible dans les petits et grands groupes (Fig. 3b). La plupart (58% ; Fig. 3b) de la population de wapitis disponibles pour les loups en hiver dans BNP vivait dans des groupes >30, correspondant à la classe de taille de groupe présentant le risque relatif de prédation le plus faible. Inversement, on a trouvé moins de wapitis dans les groupes de 6-30 wapitis, les classes de taille présentant le risque de prédation le plus élevé, que dans les groupes de 2-5, bien que les différences entre les groupes de 1 à 30 n'aient pas été statistiquement significatives (Fig. 3b).

DISCUSSION

Les loups des deux meutes de BNP ont rencontré des groupes de wapitis plus importants que prévu en fonction de leur disponibilité, et lors d'une rencontre, ils ont tué plus de wapitis que prévu en fonction de leur présence dans des groupes plus importants. Ces tendances similaires se sont produites malgré les différences de disponibilité entre les meutes. Ces résultats sont semblables à ceux d'une grande variété d'autres prédateurs (Schaller 1972 ; Van Orsdol 1984 ; Morgan et Godin 1985 ; Lindstrom 1989 ; Fanshawe et Fitzgibbon 1993 ; Krause et Godin 1995 ; Coimell 1999).

Bien que les petits échantillons aient limité notre capacité à comparer directement les captures avec les rencontres au sein de la meute de la vallée de la Bow, ils constituent une proportion importante du total des wapitis tués par la meute de la vallée de la Bow au cours de ces hivers (environ 34% de toutes les captures au cours de l'hiver ; Hebblewhite 2000). De plus, le schéma de sélection des loups, c'est-à-dire les rencontres et les captures de groupes de wapitis plus importants que prévu, reflète la tendance sur une large zone géographique (~3500 km²).

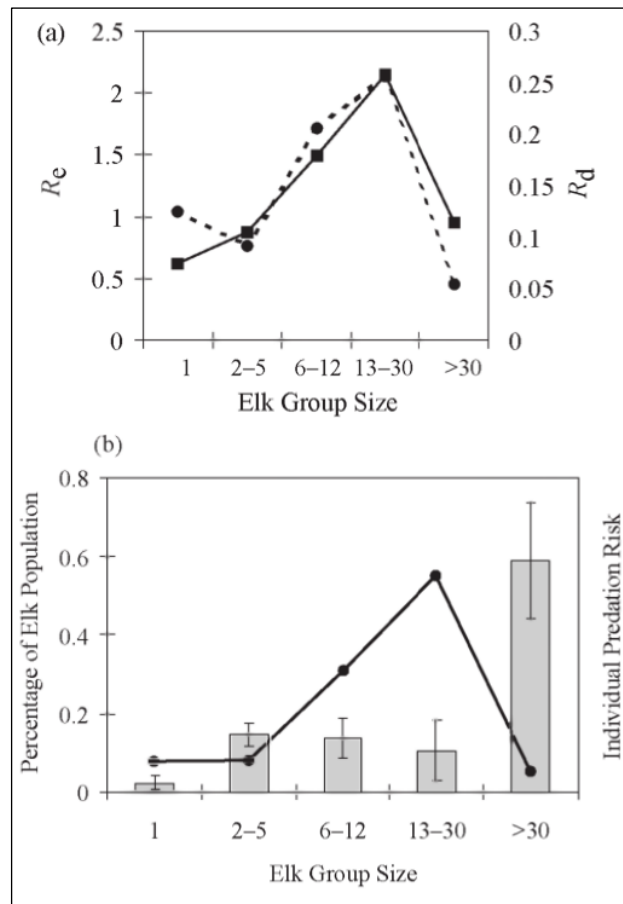


Fig. 3. Risque relatif de prédation pour les wapitis individuels dans diverses classes de taille de groupe dans le BNP, 1997-1999. (a) Risque individuel relatif de prédation par le loup partitionné en risque relatif de rencontre (R_c ; ■) et risque relatif de mort lors d'une rencontre (R_d ; ●). (b) R_c et R_d combiné, donnant le risque relatif de prédation individuelle pour les wapitis (●), et une comparaison avec la proportion observée de la population totale d'élan disponibles pour les loups dans les 5 catégories de classes de taille de groupe (barres ombrées), donnée comme moyenne avec erreur standard binomiale

L'augmentation des taux de rencontre et du succès des attaques sur les grands groupes de wapitis pourrait résulter d'un certain nombre de processus. La **probabilité de détection** peut augmenter avec la taille du groupe pour les prédateurs olfactifs (Triesman 1975) tels que les loups, augmentant ainsi les **taux de rencontre**. **Les grands groupes peuvent être plus prévisibles dans leur localisation, particulièrement en terrain montagneux, augmentant ainsi les taux de rencontre avec les loups comme suggéré par Huggard** (1993a) et Weaver (1994). Le succès des attaques peut augmenter pour les grands groupes car ils sont statistiquement plus susceptibles de contenir des individus faibles ou malades (Bertram 1978). Les grands groupes de wapitis sont souvent des groupes mixtes biches-faons, et l'augmentation de la **vulnérabilité** des faons de wapitis à la prédation par les loups pendant l'hiver est bien connue (Carbyn 1983 ; Huggard 1993b ; Weaver 1994), ce qui contribue peut-être à augmenter le succès des attaques de loups dans les grands groupes.

Conséquences potentielles sur la dynamique des populations

La taille des groupes et le nombre de groupes de wapitis augmentent avec la densité des wapitis comme chez d'autres ongulés (Vincent et al. 1995 ; Borkowski 2000). Les taux de rencontre et le succès des attaques augmentent également avec la taille des groupes (Fig. 1), donc ces composantes de la prédation devraient également augmenter avec la densité de wapitis de manière dépendante de la densité. Huggard (1993*a*) a montré que les **taux de rencontre avec les loups augmentaient avec le nombre de groupes**. Par conséquent, étant donné que le nombre de rencontres (Huggard 1993*a*) et le succès des attaques augmentent avec la taille et la densité des groupes, les taux de captures et donc les taux de prédation par les loups peuvent augmenter en raison des changements ultérieurs de la **réponse fonctionnelle** (Huggard 1993*a*). Les contraintes de manipulation et de temps de recherche limiteraient finalement l'augmentation des taux de prédation, mais les taux de captures peuvent approcher ces limites supérieures plus rapidement chez les wapitis que chez les proies solitaires en raison de ces relations de regroupement. Par conséquent, les taux de prédation du loup sur les wapitis à des densités modérées à élevées de wapitis peuvent être plus élevés que ceux prédits par les modèles prédateur-proie solitaire.

Une comparaison des **réponses fonctionnelles** des loups s'attaquant à des proies solitaires et groupées fournit des preuves supplémentaires de cette interprétation. La réponse fonctionnelle de type II de Messier (1994) pour des loups s'attaquant à des orignaux solitaires s'approche plus lentement d'une asymptote que la réponse fonctionnelle de type II de Dale et al (1994) pour des loups s'attaquant à des caribous groupés. Dale et al. (1994) ont supposé que l'efficacité élevée des loups s'attaquant à des caribous groupés était responsable de cette réponse plus rapide. Par simulation. Dale et al. (1994) ont montré que la constante du taux d'attaque (a dans leur modèle) (voir Holling 1959) était responsable de la différence entre la forme de leur réponse fonctionnelle loup-caribou et la réponse orignal-loup de Messier (1994). Dans notre étude, les taux de rencontre et le succès des attaques (composantes de la constante du taux d'attaque, a ; Holling 1959) augmentent avec la taille du groupe, ce qui suggère un mécanisme potentiel pour la réponse fonctionnelle de type II plus abrupte de Dale et al. (1994). Ainsi, les wapitis peuvent adopter une stratégie qui est bénéfique au niveau individuel, en accord avec la théorie de l'évolution, mais qui peut augmenter les taux de prédation à des densités modérées à élevées de wapitis en raison des liens entre la prédation par les loups, la taille des groupes et la densité des wapitis. **Cela pourrait fournir un mécanisme pour la prédation par le loup en fonction de la densité** ; cependant, des recherches supplémentaires sont nécessaires sur la réponse fonctionnelle loup-wapitis.

Risque de prédation individuelle et histoire de vie des wapitis

Le risque relatif de prédation est plus faible pour les wapitis vivant en petits (≤ 5) et grands (> 30) groupes. Dans les grands groupes, les taux de rencontre et le succès des attaques augmentaient, mais cette augmentation était compensée pour les individus par les effets de la dilution ($1/\text{taille du groupe}$) (Hamilton 1971). Dans les petits groupes de wapitis, les taux de rencontre et le succès des attaques des loups ont réduit le risque de prédation. Les taux de rencontre et le succès des attaques étaient plus élevés pour les groupes de wapitis de taille intermédiaire (6-30) que pour les petits groupes, mais les groupes n'étaient pas assez grands pour réduire le risque de prédation par dilution. Ainsi, les wapitis individuels ont réduit leur risque de prédation pendant l'hiver dans le BNP par une stratégie consistant soit (*i*) à diluer le risque de prédation en vivant en grands groupes, soit (*ii*) à vivre en petits groupes dont les taux de rencontre et le succès des attaques étaient plus faibles.

Si le regroupement est un ESS, une prédiction à l'échelle de la population de cette courbe de risque de prédation en forme de bosse est que les wapitis individuels minimiseront le temps passé dans les petits et grands groupes. En effet, la majeure partie de la population de wapitis se trouvait dans des groupes de >30 individus et, bien que cela ne soit pas statistiquement significatif, il y avait moins de wapitis dans les groupes les plus risqués, de taille intermédiaire, de 6-30, que dans les groupes de 1 et de 2-5. La raison pour laquelle moins de wapitis ont adopté la stratégie de taille de groupe pour éviter les groupes de taille risquée peut être liée à la fréquence de dépendance entre les deux stratégies, ou aux opportunités limitées de sélectionner des habitats dans le paysage qui réduisent les taux de rencontre.

Une variété de stratégies adoptées par les ongulés pour réduire le risque de prédation façonne leur histoire de vie (Bleich et al. 1997 ; Berger et Gompper 1999 ; Kie 1999 ; Kie et Bowyer 1999). Pour les groupes d'ongulés de taille intermédiaire, un risque élevé de prédation par les loups pourrait agir comme une sélection disruptionnelle dans l'évolution de leur histoire de vie, en augmentant la *fitness* des individus dans les petits et grands groupes. La prédation par les loups peut donc lier le risque de prédation aux schémas de ségrégation sexuelle chez les wapitis (Kie et Bowyer 1999). **Les wapitis présentent une forte ségrégation sexuelle dans l'utilisation de l'habitat** (Geist 1982 ; Unsworth et al. 1998 ; McCorquodale 2001), en particulier pendant l'hiver dans les reliefs montagneux. Les mâles vivent en petits groupes qui hivernent à des altitudes plus élevées et dans une neige plus profonde que les femelles (Geist 1982 ; McCorquodale 2001). Cette stratégie réduit les taux de rencontre avec les loups, ce qui est cohérent avec la stratégie de petits groupes et de faibles taux de rencontre pour réduire le risque de prédation par les loups. Inversement, les wapitis femelles sont restreintes par la neige à des élévations plus basses en raison de la petite taille des faons qui les accompagnent (Geist 1982). Compte tenu de la vulnérabilité accrue des biches et des faons aux loups, la dilution peut être leur meilleure stratégie individuelle pour réduire le risque de prédation. Cependant, nous n'avons pas été en mesure de séparer les effets du sexe des wapitis sur la sélection de la taille des groupes par les loups. Les futures recherches sur la ségrégation sexuelle chez le wapiti devraient se concentrer sur les différences spécifiques au sexe en matière de risque de prédation.

De plus, les wapitis peuvent passer d'une stratégie à l'autre, que ce soit de façon saisonnière comme on l'observe dans les populations de wapitis migrants, où les femelles proches de la mise-bas se déplacent vers des zones alpines de haute altitude dans de petits groupes (Geist 1982 ; Morgantini et Hudson 1988), ou de façon opportuniste si le risque de prédation dans un paysage est augmenté par l'homme (Jedrzejewski et al. 1992). Les recherches futures devraient s'intéresser à la façon dont d'autres facteurs affectant la taille des ongulés, tels que l'efficacité de la recherche de nourriture ou la profondeur de la neige (Heard 1992), interagissent avec le risque de prédation, afin de compléter notre compréhension des **compromis** faits par les ongulés face au risque de prédation.

L'inclusion des effets du regroupement dans les modèles prédateurs-proies permettra de déterminer comment l'augmentation des taux de rencontre avec les grands groupes de wapitis et le succès de leurs attaques peuvent affecter la **réponse fonctionnelle**, et donc la dynamique de la population. Ces connaissances peuvent aider à affiner les modèles de dynamique des populations de loups et de wapitis, et pourraient être utilisées pour vérifier si les effets du regroupement peuvent expliquer les différences entre les prédictions du modèle pour le YNP et les déclinés de wapitis observés dans BNP. De grandes différences dans la disponibilité des prairies, la distribution des proies et la densité des proies entre le BNP et le YNP suggèrent cependant des différences dans la dynamique loups-wapitis. De plus, 6 ans après la recolonisation par le loup dans le YNP, les

populations de wapitis ne semblent pas avoir décliné autant que dans BNP (Singer et al. 2002), bien que la dynamique loups-wapitis soit probablement encore en transition dans YNP. Indépendamment des différences entre les systèmes, notre recherche est l'une des premières à notre connaissance à montrer les effets directs du comportement de regroupement des wapitis sur la prédation par les loups, et les impacts subséquents sur le risque de prédation pour les wapitis. Les futures recherches sur la relation prédateur-proie loups-wapitis devraient se concentrer sur la relation entre la prédation par le loup et la taille du groupe de wapitis.