

Réponses comportementales spécifiques liée au sexe des wapitis face aux variations spatiales et temporelles de la menace de prédation des loups



ANIMAL BEHAVIOUR, 2007, 73, 215–225
doi:10.1016/j.anbehav.2006.07.007

Available online at www.sciencedirect.com



Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation

JOHN WINNIE, JR & SCOTT CREEL
Department of Ecology, Montana State University

Résumé

Nous avons étudié les **réponses** comportementales individuelles et au niveau de la harde des wapitis à la variation spatiale et temporelle du risque de prédation par les loups au cours de trois hivers dans le drainage du Gallatin supérieur, au Montana, aux États-Unis. Dans un drainage donné, les wapitis des deux sexes se sont déplacés vers ou plus près de la couverture protectrice (bois) en **réponse** à la présence des loups. **Les wapitis femelles ont répondu à un risque élevé en augmentant leur vigilance en échange de la recherche de nourriture, et les grandes hardes mixtes (femelles, faons, mâles) ont considérablement diminué en taille.** En revanche, lorsque les loups étaient présents, les mâles n'ont pas augmenté leur niveau de vigilance, ni diminué leur alimentation, et les petits groupes de mâles seuls ont légèrement augmenté en taille. **Par conséquent, les petits groupes de cerfs et les grands groupes mixtes convergent vers une taille similaire lorsque les loups sont présents.** Nous pensons que cette **réponse** est un équilibre entre les avantages de la **dilution** du risque et l'augmentation de la **déteçtabilité** ou de l'**attractivité** des grandes hardes pour les loups. En fonction des proportions dans la population, les loups ont sur-sélectionné les mâles et sous-sélectionné les femelles comme proies. **Ainsi, les cerfs ont montré des réponses anti-prédateurs plus faibles que les biches, malgré un risque de prédation plus élevé.** En utilisant la teneur en graisse de la moelle des wapitis tués par les loups comme indicateur de l'état corporel, les mâles étaient en bien plus mauvaise condition que les femelles tout au long de l'hiver, et la condition s'est détériorée pour les deux sexes à mesure que l'hiver avançait. Dans l'ensemble, nous concluons que les comportements anti-prédateurs entraînent des coûts de recherche de nourriture substantiels, que les mâles, en raison de leur plus mauvaise condition physique, sont moins capables de payer ces coûts que les femelles, et que les différences de capacité à payer les coûts de recherche de nourriture expliquent probablement les différences de comportements anti-prédateurs entre les sexes.

INTRODUCTION

Le comportement anti-prédateur est bien documenté chez une grande variété de taxons, à de nombreuses échelles spatiales et temporelles. **À des échelles relativement larges, les proies modifient souvent leur utilisation des habitats en réponse au risque de prédation, échangeant la sécurité contre une réduction de la qualité ou de la quantité du fourrage, ou les deux.** Les grands dauphins, *Tursiops aduncus*, évitent les zones de fourrage peu profondes et productives pendant les saisons où les requins tigres, *Galeocerdo cuvier*, sont présents, mais favorisent ces zones lorsque les

requins sont absents (Heithaus & Dill 2002). Les wapitis, *Cervus elaphus*, quittent les habitats herbeux ouverts pour des habitats forestiers fermés, moins rentables sur le plan nutritionnel, pendant les saisons de chasse (Morgantini & Hudson 1985). Lorsqu'elles sont confrontées à la menace de prédation par des chouettes effraies dressées, *Tyto alba*, les gerbilles du désert (*Gerbillus allenbyi* et *G. pyramidum*) limitent leur activité de recherche de nourriture et évitent les zones ouvertes, cherchant leur nourriture dans les habitats broussailleux (Abramsky et al. 1996). Dans des études expérimentales, la présence de bars à grande bouche prédateurs, *Micropterus salmoides*, a limité les petits crapets bleus, *Lepomis macrochirus*, aux habitats végétalisés près du rivage, réduisant de manière significative leur taux de croissance (Werner et al. 1983).

À des échelles temporelles et spatiales plus fines, les proies modifient souvent leur comportement en réponse à des changements dans le risque de prédation. Parmi les réponses les plus étudiées figurent les changements dans les niveaux de **vigilance**, la formation de **groupes** et les interactions entre les deux (Elgar 1989 ; Lima & Dill 1990 ; Roberts 1996). Les individus peuvent augmenter leur vigilance en réponse à une menace élevée, et comme pour les changements d'habitat, cette réponse entraîne souvent un **coût** de recherche de nourriture, généralement payé par une réduction du temps de recherche (Jennings & Evans 1980 ; Underwood 1982 ; Berger & Cunningham 1988 ; Lima 1998 ; Abramsky et al. 2002).

Les proies peuvent bénéficier du regroupement grâce à de multiples mécanismes, qui peuvent interagir : vigilance collective (Pulliam 1973 ; Powell 1974 ; Kenward 1978 ; Roberts 1996) ; confusion des prédateurs attaquant ou défense coopérative (Cresswell 1994 ; Krause & Godin 1995) ; dilution du risque individuel (Lima & Dill 1990 ; Cresswell 1994) ; et réduction des attaques (Turner & Pitcher 1986 ; Uetz & Hieber 1994). Les niveaux de vigilance des individus diminuent souvent avec l'augmentation de la taille du groupe, ce qui implique que les proies se perçoivent effectivement comme plus sûres dans des groupes plus importants (Roberts 1996 ; mais voir Elgar 1989, pour un examen critique).

Les avantages du **regroupement** sont réduits (et potentiellement inversés) si les prédateurs peuvent **détecter** plus facilement les grands groupes, ou préfèrent les attaquer. Plusieurs auteurs ont rapporté que les grands groupes sont plus souvent **détectés** et attaqués, mais certains ont montré que malgré cela, et parfois malgré un succès plus élevé des prédateurs lorsqu'ils attaquent de grands groupes, les proies individuelles dans les grands groupes sont toujours plus sûres, en raison des avantages compensatoires de la **dilution** (Creel & Creel 2002 ; Hebblewhite & Pletscher 2002), de la détection collective ou de la coopération dans la fuite (Krause & Godin 1995), ou des combinaisons de ces effets (Cresswell 1994 ; Uetz & Hieber 1994).

Le risque de prédation varie dans l'espace et dans le temps. En l'absence de contraintes, les proies répondraient au risque et minimiseraient les taux de prédation en tout lieu et à tout moment. Cependant, les comportements anti-prédateurs entraînent généralement des **coûts** de recherche de nourriture (Lima & Dill 1990 ; Lima 1998), et lorsque les proies doivent changer de nourriture pour assurer leur sécurité, les contraintes sur la recherche de nourriture et les comportements anti-prédateurs sont inévitables. Ces contraintes varient d'un individu à l'autre en fonction du statut nutritionnel, et la vulnérabilité à la prédation devrait également varier (Lima & Dill 1990 ; Sinclair & Arcese 1995 ; Lima 1998). Par conséquent, la condition physique d'un individu est susceptible d'affecter sa **réponse** comportementale à la variation du risque. Les individus dont l'état nutritionnel est compromis devraient être moins réactifs s'ils ne sont pas en mesure de payer les

coûts associés à la réduction du risque de prédation (Bachman 1993 ; Lima 1996). En dépit de l'hypothèse largement répandue selon laquelle une vigilance élevée confère une plus grande sécurité, peu d'études ont directement montré des taux d'attaque de prédateurs plus élevés ou des taux de mortalité plus élevés chez les individus présentant une vigilance moindre (mais voir Fitzgibbon 1988, 1990 et Scheel 1993 pour une comparaison des espèces).

Les différences dans les **réponses** comportementales qui peuvent être attribuées à des différences dans les contraintes physiologiques donneront une indication des coûts associés aux comportements anti-prédateurs. Étant donné que la plupart des proies (et pas seulement les individus sur le point d'être tués par les prédateurs) réagissent à la menace de prédation, les coûts de la réduction du risque sont susceptibles de se manifester à la fois au niveau de l'individu et de la population, et peuvent même dépasser les prélèvements directs (Ives & Dobson 1987 ; Bolnick & Preisser 2005). Si ces coûts sont suffisamment importants chez les vertébrés terrestres, il faudra alors s'efforcer de les intégrer dans les futurs modèles d'interactions entre prédateurs et proies.

Nous ne connaissons aucune étude de terrain qui ait tenté d'évaluer directement les réponses comportementales des proies aux interactions entre la condition corporelle et les variations naturelles du risque de prédation dans l'espace et dans le temps. Nous avons examiné les réponses du wapiti, *Cervus elaphus*, en matière de vigilance, de regroupement et de recherche d'un abri, aux variations à petite échelle du risque spatial (distance de l'abri protecteur, zones boisées ; position dans le groupe) et temporel (présence du loup, *Canis lupus*), et nous avons également examiné comment ces comportements sont limités par la condition physique de la proie.

Il n'a pas été possible d'échantillonner la condition physique de l'ensemble de la population de wapitis, nous avons donc comparé le comportement de deux classes soumises à des contraintes énergétiques différentes pendant l'hiver : les cerfs (mâles avec bois de branche et dents frontales) et les biches (femelles âgées de plus d'un an). Les wapitis mâles entrent dans le groupe affaiblis par le rut d'automne, ayant perdu jusqu'à 20% de leur masse corporelle d'avant le rut (août) à la mi-novembre, et continuent à perdre du poids plus rapidement que les biches tout au long de l'hiver (Anderson et al. 1972 ; Mitchell et al. 1976 ; Geist 2002 ; Hudson et al. 2002). En revanche, les wapitis femelles perdent généralement moins de 10% de leur masse corporelle entre août et mai, et terminent la plupart des hivers avec une perte de poids proportionnellement inférieure à celle des mâles avant le début de l'hiver. Dans la plupart des populations, plus de 80% des biches sont gestante chaque hiver, et le poids d'une biche au printemps comprend celui de son fœtus en développement, de sorte que la perte de poids de la plupart des biches au cours de l'hiver est supérieure à 10%. Cependant, la croissance du fœtus est approximativement exponentielle, la majorité de la prise de poids du fœtus ayant lieu au printemps, la perte de poids des biches est donc généralement faible pendant la majeure partie de l'hiver (Geist 2002 ; Hudson et al. 2002 ; Cook et al. 2004). Nous tentons ici de confirmer les différences de condition corporelle en comparant la moelle osseuse des cerfs et des biches tués par un loup. La principale limite de cette approche est que les wapitis tués par des loups ne représentent pas un échantillon aléatoire de la population dans son ensemble. Notre analyse ne suppose pas que la graisse de la moelle soit la même dans l'échantillon d'animaux tués que dans la population générale. Elle suppose que toute différence de condition entre les wapitis vivants et les wapitis tués par des loups est la même pour les mâles et les femelles. En d'autres termes, les données forcent à supposer que la perte de condition physique augmenterait le risque de prédation de la même manière pour les biches et les cerfs.

Nous avons testé les hypothèses suivantes :

(1) Les niveaux de vigilance des wapitis devraient augmenter en présence de loups, pour les deux sexes (c'est-à-dire que les wapitis sont sensibles à la variation temporelle à court terme du risque),

(2) La vigilance devrait diminuer avec l'augmentation de la taille du groupe (en supposant que les wapitis trouvent une plus grande sécurité dans des groupes plus importants),

(3) La vigilance devrait augmenter avec la distance au bois (c'est-à-dire que les wapitis sont sensibles à la variation spatiale du risque à petite échelle). Nous supposons ici que les wapitis perçoivent le bois comme une couverture protectrice, car nous avons déjà utilisé la distribution des sites de capture pour montrer que le risque augmente avec la distance au bois (Creel & Winnie 2005),

(4) La vigilance devrait être plus élevée à la périphérie des hardes puisque ces animaux pourraient être les premiers à rencontrer des loups attaquants (Jennings & Evans 1980 ; Berger & Cunningham 1988 ; Fitzgibbon 1990),

(5a) Les cerfs de notre zone d'étude devraient faire preuve d'une plus grande vigilance que les biches en présence de loups. Plusieurs études sur les interactions entre loups et lynx ont montré que les mâles sont préférentiellement sélectionnés par les loups en hiver (Kolenosky 1972 ; Huggard 1993 ; Mech et al. 2001). Notre évaluation de cette hypothèse consiste à vérifier si les mâles sont préférentiellement chassés dans cette population. Cette hypothèse suppose que la variation du risque est le principal **moteur** de la variation de la vigilance chez les wapitis,

(5b) En opposition directe avec l'hypothèse 5a, les cerfs devraient montrer une plus faible augmentation de la vigilance s'ils sont en moins bonne condition que les biches, en présence de loups. Notre évaluation de cette hypothèse comprend le test de savoir si les mâles sont en moins bonne condition que les femelles dans cette population. Cette hypothèse suppose que la variation des contraintes est le principal **moteur** de la variation de la vigilance chez les wapitis.

L'évaluation des hypothèses 5a et 5b constitue un test des forces relatives du risque de prédation et des coûts de recherche de nourriture, dans leurs effets sur le comportement des wapitis. A priori, il est difficile de savoir si la variation des réponses anti-prédateurs sera plus étroitement associée à la variation du risque, ou à la variation des coûts de réponse. La logique ne peut pas résoudre cette question : elle doit être abordée de manière empirique.

MÉTHODES

Zone d'étude

Notre zone d'étude couvre 125,8 km² dans quatre bassins versants le long de la rivière Gallatin supérieure (Porcupine, 30,3 km² ; Taylor, 56,0 km² ; Tepee, 13,1 km² ; Daly, 26,4 km²), sur une combinaison de forêts nationales, de parcs nationaux, de terres publiques et privées. Les pentes orientées au sud et les fonds de vallée sont généralement un mélange de sauge ouverte (*Artemisia* spp.) et de prairie (dominée par la fétuque de l'Idaho, *Festuca idahoensis*, et le pâturin des prés, *Agropyron spicatum*) avec des zones riveraines bordant de petits ruisseaux et la rivière Gallatin supérieure. Les pentes orientées vers le nord et les altitudes plus élevées sont principalement constituées de forêts de conifères (pin tordu, *Pinus contorta* et sapin de Douglas, *Pseudotsuga menziesii*)

entrecoupées de petites prairies occasionnelles. L'altitude varie de 1975 m à 2432 m au-dessus du niveau de la mer.

Deux propriétés du drainage du Gallatin supérieur ont fourni de bonnes conditions pour tester nos hypothèses. Premièrement, une courte saison de croissance et des hivers rigoureux signifient que les wapitis sont confrontés à des conditions énergétiques difficiles qui produisent des différences notables entre les biches et les cerfs pendant la saison d'étude hivernale (voir Résultats). Deuxièmement, les loups entrent et sortent de chacun des quatre bassins versants plusieurs fois par hiver, créant une variation substantielle de la pression de prédation à l'intérieur et entre les bassins versants.

Les données analysées ici ont été collectées pendant les périodes où les wapitis se trouvaient dans leur aire d'hivernage, commençant autour du 1^{er} janvier de chaque année et se terminant à la fonte des neiges fin mai ou début juin sur trois hivers (2001-2003).

Les loups

Les loups ont colonisé la zone d'étude en 1997. Au cours de l'étude, nous avons eu une, trois et deux meutes par an utilisant la zone d'étude. Le nombre total de loups utilisant la zone d'étude chaque année a varié de 12 à 16. Le territoire de la meute de Chief Joseph chevauchait la plupart des drainages Tepee, Daly et Taylor, ainsi que de vastes zones à l'intérieur du parc national de Yellowstone qui se trouvaient en dehors de la zone d'étude. **Les fréquents mouvements de la meute de Chief Joseph sur et hors du site d'étude ont produit une variation substantielle à court terme du risque de prédation.** Cette meute comptait 12, 7 et 12 loups au cours des hivers 2000-2001, 2001-2002 et 2002-2003, respectivement, et faisait ses mises-bas dans le drainage de Daly Creek chaque printemps. Deux meutes plus petites ont tenté de faire leur mise-bas dans la zone d'étude, l'une à Porcupine (2001), qui a apparemment échoué, et l'autre dans le drainage de Taylor Fork (2002 et 2003). Les loups de Taylor Fork (meute Sentinel) se sont reproduits avec succès les deux années, produisant au moins trois louveteaux les deux années.

Détermination de la présence des loups et de la variation temporelle du risque de prédation

En parcourant les transects fixes et lors des visites quotidiennes des bassins versants, nous avons vérifié en permanence les signes de la présence de loups dans un bassin versant ce jour-là. Nous avons considéré que les loups étaient présents dans un drainage si nous les localisions par radiotéléométrie VHF, si nous trouvions un animal fraîchement tué, des excréments frais ou des traces fraîches dans la neige, la boue ou le sol meuble. Le nombre de loups radiocollés dans la zone d'étude varie d'une année à l'autre et au sein d'une même année en raison de la mortalité et de la dispersion. Dans la meute de Chief Joseph, de zéro à six loups portaient des colliers émetteurs. Dans la meute de Sentinel, de zéro à deux loups portaient des colliers émetteurs, et aucun loup n'a porté de collier dans la meute éphémère du drainage de Porcupine. Si les loups ont fait leur tanière dans un drainage (généralement vers le 5 avril), nous avons comptabilisé tous les jours de la période de tanière comme ayant des loups présents. Étant donné que tous les loups de la zone d'étude n'ont pas été radiocollés et que nous avons sans doute manqué certaines preuves physiques de leur présence, il est probable que nous n'ayons pas détecté de loups certains jours. Cette classification est prudente dans la mesure où la non-détection de la présence de loups peut masquer les réponses des wapitis aux loups (erreurs de type II), mais ne devrait pas créer de différences apparentes là où il n'y en a pas (erreurs de type I).

Wapiti

Les wapitis de la zone d'étude font partie d'une population de migrants saisonniers ($X \pm SE = 1725 \pm 63$: comptages minimum et maximum de 1214 et 3028 depuis 1928) qui hiverne le long des affluents de la rivière Gallatin supérieure, depuis le coin nord-ouest du parc national de Yellowstone, au nord jusqu'à Big Sky, au Montana. L'aire de répartition estivale de la majeure partie de la population se situe à des altitudes plus élevées dans l'ouest du parc national de Yellowstone. La route de migration et l'aire d'hivernage ont peu changé au cours des 75 dernières années (Brazda 1953 ; Peek et al. 1967 ; Peek & Lovaas 1968 ; J. Winnie & S. Creel, données non publiées).

La plupart des hardes de wapitis étaient petites ($X \pm SE = 13,9 \pm 0,67$, maximum = 253 wapitis : comptages au sol de 1143 hardes en hiver) et concentrés dans les quatre drainages de la zone d'étude, évitant les terrains escarpés et rocheux typiques du reste de la région. D'après les données de radiotélémetrie VHF et de télémetrie GPS, les wapitis se sont rarement déplacés entre les drainages pendant la période d'étude (20 400 points fixes de 47 individus sur 2 ans).

L'orignal, *Alces alces*, le cerf mulet, *Odocoileus hemionus*, et le cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus*, étaient présents dans la zone d'étude à de faibles densités. Les wapitis représentaient plus de 90% de nos observations d'ongulés, et plus de 90% des carcasses prédatées que nous avons détectées étaient des wapitis (Creel & Winnie 2005).

Distribution des wapitis, taille et composition des hardes

Toutes les deux semaines, de la mi-janvier à la fin du mois de mai, nous avons étudié des zones fixes (cônes de vue) dans chacun des quatre drainages, en commençant aux premières lueurs du jour. Les itinéraires d'enquête ont été choisis pour maximiser la zone balayée dans chaque drainage tout en minimisant les perturbations causées par notre présence. Au cours d'un relevé, nous avons scanné à partir de points hauts fixes, en utilisant une lunette de visée Nikon ED 40 × 56 montée sur trépied, et nous avons utilisé des jumelles × 10 pour nous déplacer entre les points hauts. Chaque drainage a été divisé en six à huit zones fixes, en fonction des points de vue. Même s'il ne s'agit pas d'un comptage exhaustif de tous les wapitis d'un drainage, nous appelons ces comptages bihebdomadaires de recensements. En plus de ce régime d'échantillonnage formel, nous avons essayé de visiter chaque drainage chaque jour de la période d'étude hivernale, le matin ou le soir, en traversant habituellement une partie de nos routes d'échantillonnage fixes. Ces échantillons ad libitum ont fourni des informations supplémentaires sur la taille et la composition des hardes, ainsi que sur la présence des loups.

Lorsque nous avons aperçu un wapiti, nous avons noté les éléments suivants : Emplacement UTM (Universal Transverse Mercator), taille du groupe, composition (faons, jeunes de l'année, quel que soit le sexe ; cerfs, mâles adultes avec des bois ; biches, femelles de plus d'un an ; épis, mâles d'un an avec des bois, sans bois et généralement sans ramifications ; et inconnu), la distance au bois en quatre classes (0-30 m, 31-100 m, 101-300 m, et +301 m), l'activité primaire (vigilant, broutant, se déplaçant, couché, autre) et le type d'habitat (bois, herbe, ripisylve, sauge, combinaisons, autre). Pendant trois hivers, nous avons enregistré ces données pour 1143 hardes de wapitis.

Nous avons régulièrement vérifié que les observateurs (trois personnes) étaient d'accord sur la classification des faons et nos évaluations étaient cohérentes. Nos critères pour déterminer ce qui constitue des hardes distinctes ont également été testés et cohérents. Plutôt que d'appliquer une

règle simple pour définir l'appartenance à une harde (c'est-à-dire que tous les wapitis situés à moins de cinq longueurs de corps les uns des autres constituent une harde), nous avons choisi de laisser le comportement des wapitis définir les groupes. Au début de l'étude, nous avons fait des observations préliminaires et développé les critères suivants pour définir les hardes comme des groupes qui se comportent comme des unités discrètes : l'espacement entre les wapitis tend à être cohérent au sein des hardes, les individus tendent à être orientés et à se déplacer dans la même direction, les individus tendent à se déplacer à la même vitesse au sein des hardes ou à être simultanément stationnaires et l'espacement intergroupe dépasse largement l'espacement intragroupe. En utilisant cette définition, la plupart des hardes de deux wapitis ou plus (732 sur 992) avaient un espacement intragroupe moyen de cinq longueurs de corps ou moins. Les petites hardes très dispersées sont caractéristiques de la population de Gallatin (taille du groupe $X \pm SE = 13,9 \pm 0,67$ wapitis, maximum = 253 ; distance médiane entre les hardes observées = 1,40 km, $X \pm SE = 1,66 \pm 0,05$ km) ; les écarts inter-groupe étaient de deux à trois ordres de grandeur supérieurs à l'espacement intra-groupe pour la plupart (74%) des groupes.

Dans nos classifications démographiques, nous n'avons pas combiné les pointes (mâles d'un an) avec les cerfs adultes, en raison d'importantes différences comportementales et physiologiques. Les cerfs s'isolent souvent des hardes de naisseurs, alors que les épis ne le font généralement pas. Les pointes se reproduisent rarement et évitent donc les coûts énergétiques du rut et les coûts de survie concomitants plus tard dans l'hiver (Geist 2002). Nous n'avons pas distingué les biches d'un an des biches plus âgées. Les biches d'un an se reproduisent souvent, ce qui les soumet à des contraintes énergétiques similaires à celles des biches plus âgées (Cook et al. 2004). De plus, nous n'avons pas pu distinguer de manière fiable les biches d'un an des biches plus âgées dans les conditions du terrain.

Nous avons estimé les distances entre les hardes et le bois sur le terrain en combinant la position GPS de l'observateur et les cartes topographiques de l'USGS plutôt qu'en utilisant le SIG, car la vérification au sol des cartes matricielles des types d'habitat du Service forestier des États-Unis a révélé que les emplacements des limites de l'habitat étaient souvent imprécis.

Comportement des wapitis

Nous avons recueilli des données comportementales toutes les deux semaines dans chacun des quatre drainages, de la mi-janvier à la fin mai, en 2002 et 2003. Pour éviter d'affecter le comportement des animaux, nous avons effectué des observations à des distances d'environ 0,5 à 2 km à l'aide de lunettes de visée ou de jumelles. Si une harde s'éloignait des observateurs ou montrait d'autres signes indiquant qu'elle était affectée par notre présence (par exemple, une vigilance réduite à notre égard), ou s'il devenait évident que nous classions mal le groupe en raison des caractéristiques du terrain qui nous cachaient certains individus pendant une partie de la session, nous arrêtons les observations et éliminons les données de la session entière.

Nous avons utilisé l'échantillonnage par balayage instantané, qui fournit une mesure précise **et non biaisée** de la proportion de temps passée à adopter chaque comportement (Altmann 1974 ; Hanson et al. 1993 ; MacDonald et al. 2000). A des intervalles de 5 minutes, pour un minimum de 6 et un maximum de 13 intervalles, nous avons balayé les groupes en notant : le sexe et l'âge (biche, faon, cerf, épi, inconnu), la position dans le groupe (périphérique ou intérieure) et le comportement (paître, se déplacer, être vigilant, se coucher, autre) de chaque animal du groupe.

Nous avons défini les animaux intérieurs comme étant ceux qu'un prédateur extérieur au groupe ne pouvait approcher sans rencontrer d'abord un autre membre du groupe. Les animaux périphériques étaient les individus qui pouvaient être rencontrés en premier par un prédateur s'approchant de l'extérieur du groupe. Nous avons classé un ensemble de comportements mutuellement exclusifs comme suit : Les animaux « broutant » sont ceux qui se tiennent debout, la tête baissée, dans le fourrage ou dans un cratère de neige creusé par les sabots ; les animaux « se déplaçant » marchent ou courent ; les animaux « vigilants » sont debout ou couchés (voir ci-dessous), la tête droite et les oreilles dressées vers l'avant dans la direction du regard ; les animaux « couchés » sont allongés, ruminant souvent et dormant rarement ; la catégorie « Autres » comprend des comportements relativement peu fréquents comme le toilettage ou le combat. Nous avons recueilli des données comportementales sur 88 groupes et enregistré 11287 comportements individuels instantanés. Il est à noter que, comme pour de nombreux ongulés africains (Underwood 1982), **la vigilance des wapitis est exercée à l'exclusion de la recherche de nourriture ; même si un wapiti a la bouche pleine de nourriture, il arrête normalement de mâcher lorsqu'il est vigilant.** De plus, le comportement alimentaire des wapitis ne se limite pas à la pâture et au broutage, mais comprend également des périodes prolongées de rumination qui sont essentielles et souvent effectuées pendant le coucher (Cook 2002). Parce que le temps passé à veiller pendant le coucher interrompt la rumination, il est probable qu'il entraîne des coûts nutritionnels, nous avons donc regroupé les animaux qui étaient vigilants pendant le coucher avec d'autres animaux vigilants.

Localisation des carcasses et détermination de la graisse de moelle

Nous avons localisé les carcasses en utilisant une combinaison de techniques : recherche de signes de poursuite de loups et de sites d'abattage à partir de transects et de points élevés, recherche de loups dans la neige, suivi ou recherche de charognards (corbeaux, aigles, pies, coyotes) et recherche de sites où les loups se sont rassemblés pendant plus de quelques heures (généralement déterminés par télémétrie VHF). Lorsque nous trouvions une carcasse, nous enregistrions les mêmes informations que celles décrites ci-dessus pour les observations de wapitis vivants. Nous avons également examiné la carcasse pour déterminer la cause probable de la mort, estimé le moment où la mort s'est produite, extrait une incisive pour le vieillissement en utilisant des anneaux de ciment dentaire (Matson Labs, Milltown, Montana), et coupé une section d'environ 8 cm du milieu d'un fémur pour obtenir un échantillon de moelle. La graisse de la moelle est un indicateur couramment utilisé de l'état corporel des ongulés. **Il s'agit de la dernière réserve de graisse exploitée par les ongulés, et des baisses importantes du pourcentage de graisse indiquent qu'un animal fonctionne, ou a fonctionné, en déficit énergétique** (Neiland 1970 ; Sinclair & Arcese 1995).

Nous avons stocké les sections de fémur dans des sacs en plastique scellés dans un congélateur jusqu'à l'analyse l'été suivant. Nous avons utilisé un extracteur Soxhlet et la méthode décrite par Neiland (1970) pour extraire et déterminer le pourcentage de poids humide de la graisse de la moelle, avec une modification : nous avons échangé le solvant jusqu'à ce que les échantillons cessent de perdre du poids (certains des échantillons avec des proportions plus élevées de graisse ont nécessité quatre changements de solvant avant que toute la graisse ne soit déplacée). Sur les 59 proies tuées par les loups de façon certaine ou probable, 33 ont fourni des échantillons de moelle osseuse dont nous avons pu déterminer qu'ils étaient des cerfs ou des biches (cerfs, N = 23 ; biches N = 10).

RÉSULTATS

Dynamique et distribution des hardes

La présence de loups a eu un effet important sur la distance entre les hardes de wapitis et les zones boisées (couverture protectrice). Moins de hardes (et d'individus) que prévu par hasard étaient éloignés du bois lorsque les loups étaient présents et plus de hardes (et d'individus) que prévu étaient éloignés du bois lorsque les loups étaient absents (test du chi carré : troupeaux : $\chi^2_3 = 8,047$, $P = 0,045$; individus : $\chi^2_3 = 586$, $P < 0,001$; Figure 1).

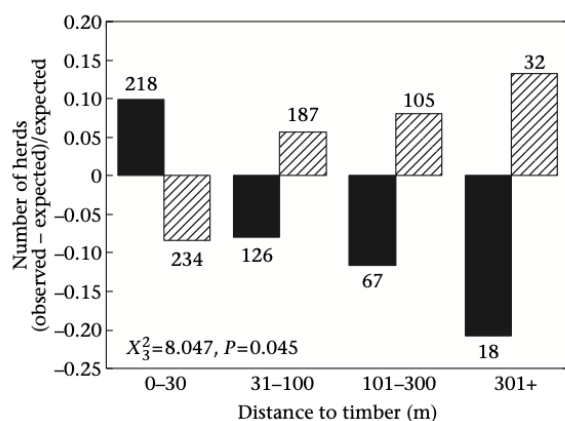


Figure 1. Effet de la présence du loup sur la distance entre les hardes de wapitis et les lisières forestières (couverture protectrice). Les nombres associés aux barres = nombre de groupes. ■ : loups présents ; ▨ : loups absents.

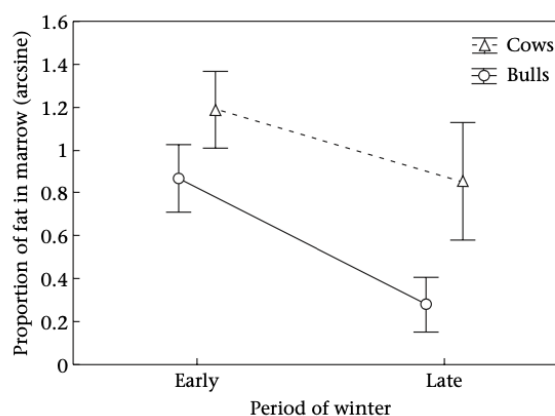


Figure 2. Différences entre les sexes et changements hivernaux de la condition physique, mesurés par la concentration de graisse dans la moelle fémorale

En plus de cette redistribution des wapitis en **réponse** à la présence des loups, le nombre de wapitis comptés dans chaque zone de recensement lors des recensements était inférieur d'un facteur deux lorsque les loups étaient présents ($X \pm SD$ nombre de wapitis : loups présents : $3,03 \pm 9,024$ wapitis, $N = 204$ zones de recensement ; loups absents : $6,2 \pm 14,92$ wapitis, $N = 467$ zones de recensement ; test t de Student : $t_{669} = 3,387$, $P < 0,001$). Les données de télémétrie VHF et GPS ont indiqué que les wapitis ne quittaient pas leur drainage en réponse à la présence des loups (Creel et al. 2005). En conjonction avec la tendance significative des wapitis à se rapprocher du bois lorsque les loups sont présents, nous avons interprété cette réduction du nombre de wapitis comptés comme une indication que les wapitis se déplaçaient dans les zones boisées lorsque les loups étaient présents, en accord avec les résultats d'une étude précédente (Creel et al. 2005).

Dans l'ensemble, la taille moyenne des groupes était réduite de moitié lorsque les loups étaient présents (Creel & Winnie 2005). Les groupes entièrement composés de cerfs étaient plus petits que les groupes de biches et de faons (test t de Student : $t_{923} = 84$, $P < 0,001$; Tableau 1). Les groupes de tous les cerfs sont devenus légèrement plus grands en réponse à la présence des loups (ANOVA : $F_{1,310} = 5,70$, $P = 0,018$; Tableau 1), contrairement aux troupeaux de biches-faons-yearlings, qui sont devenus plus petits en présence des loups ($F_{1,610} = 31,12$, $P < 0,001$; Tableau 1). Les groupes de cerfs et les groupes de biches-faons-yearlings différaient par une moyenne de 16,1 individus (une différence de 4,6 fois) lorsque les loups étaient absents, mais ne différaient que par une moyenne de 3,1 individus (une différence de 1,5 fois) lorsque les loups étaient présents. Parce que les groupes de mâles initialement petits sont devenus plus grands, et que les groupes de femelles

initialement grands sont devenus plus petits, les groupes de toutes compositions ont convergé vers des tailles moyennes de 6-9 wapitis lorsque les loups étaient présents. **En d'autres termes, la variation de la taille des groupes a diminué en réponse à la présence des loups.**

Tableau 1. Changements de la taille des groupes de wapitis en fonction de la présence des loups

	Overall		Wolves absent		Wolves present	
	\bar{x}	95% CI	\bar{x}	95% CI	\bar{x}	95% CI
Bull-only herds	5.12	4.48, 5.76	4.472	3.75, 5.19	6.03	4.88, 7.18
Cow-calf-spike herds	15.14	13.08, 17.2	20.58	17.8, 23.4	9.14	6.22, 12.06

Graisse de moelle et risque individuel de prédation

Les cerfs tués par les loups étaient en moins bonne condition que les biches tuées par les loups tout au long de l'hiver, comme le montre la concentration de graisse dans la moelle (ANOVA : $F_{1,29} = 22,55$, $P < 0,001$; Figure 2). Dans l'ensemble, la teneur moyenne en graisse de la moelle chez les cerfs (0,35 proportion de graisse par masse, IC 95% = 0,27, 0,42) était inférieure de moitié à celle des biches (0,70, IC 95% = 0,57, 0,83). **Les réserves de graisse de la moelle chez les individus tués par le loup des deux sexes ont diminué du début de l'hiver au printemps** ($F_{1,29} = 23,704$, $P < 0,001$; moyenne précoce = 0,70, IC 95% = 0,61, 0,90 ; moyenne tardive = 0,34, IC 95% = 0,22, 0,46). L'interaction entre les effets du sexe et de la saison sur la graisse de la moelle était faible ($F_{1,29} = 1,86$, $P = 0,183$; Figure 2).

Les différences de condition corporelle reflétaient les schémas de prédation rapportés par Creel & Winnie (2005), où les taux de prédation différaient de ceux attendus pour toutes les classes âge-sexe (test du chi carré : $\chi^2_2 = 39,21$, $P < 0,001$). Les femelles adultes ont été tuées un tiers plus souvent que prévu par hasard, tandis que les mâles et les faons ont été tués 2,2 fois et 2,5 fois plus souvent que prévu par hasard, respectivement. **Du point de vue d'un wapiti individuel, le risque d'être tué par les loups était 6,3 fois plus élevé pour un mâle que pour une femelle.**

Déplacement, couchage et autres comportements

Le déplacement, le coucher et les autres comportements représentent respectivement 8,6%, 12,1% et 2% des budgets temps comportementaux. **La proportion du temps passé à se déplacer et à se coucher n'était pas affectée par la présence de loups, la position dans le groupe ou le sexe** (Tableau 2). On a constaté une diminution globale des autres comportements en présence des loups, principalement sous l'impulsion des cerfs (ANOVA : $F_{1,160} = 6,8848$, $P = 0,0095$; Tableau 2), et bien que nous n'ayons pas formellement décomposé les autres en sous-classes, nos notes de terrain indiquent que cette diminution était probablement due au fait que les cerfs ne s'affrontaient pas en présence des loups. Comme notre période d'étude était bien après le rut d'automne, le combat que nous avons observé tendait à être un cliquetis relativement doux mais bruyant des bois, limité aux hardes de tous les mâles.

La proportion du temps passé à se déplacer n'a pas changé avec la distance au bois (Tableau 2). Cependant, il y avait une interaction entre la présence des loups, le sexe et la distance au bois ($F_{3,79} = 3,19$, $P = 0,028$; Tableau 2), entraînée par les mouvements élevés des biches à 0-30 m du bois lorsque les loups étaient absents. **Une explication possible est que, lorsque les loups sont présents, les zones proches du bois sont plus fortement pâturées que celles éloignées du bois** (Fig. 1), et lorsque les loups sont absents, les wapitis sont plus susceptibles de se déplacer à travers cette zone

vers des zones d'alimentation préférées qui sont plus éloignées du bois. Comme notre collecte de données n'était pas structurée pour aborder cette question, elle n'affecte pas nos conclusions générales.

Tableau 2. Résultats primaires de l'ANOVA factorielle examinant les associations entre le comportement des wapitis et le sexe, le lieu, la position au sein du groupe et la présence de loups, et résultats d'une analyse secondaire examinant les effets de la distance au bois (voir Méthodes pour plus de détails)

	Vigilance		Grazing		Moving		Bedding		Other	
	$F_{1,160}$	P	$F_{1,160}$	P	$F_{1,160}$	P	$F_{1,160}$	P	$F_{1,160}$	P
Primary analysis										
Wolf presence	1.145	0.286	0.301	0.584	0.16	0.69	0.09	0.76	7.33	0.008
Sex	9.19	0.0028	1.63	0.2	0.01	0.91	0.65	0.42	0.05	0.82
Position	2.81	0.0956	2.85	0.093	0.95	0.33	0.24	0.63	0.25	0.62
Wolf presence×sex	5.27	0.023	4.79	0.03	2.14	0.15	2.22	0.14	6.88	0.01
Wolf presence×position	1.47	0.227	0.35	0.554	0.43	0.51	0.07	0.79	<0.01	0.99
Sex×position	0.08	0.78	0.48	0.49	0.1	0.76	0.22	0.64	0	1.0
Wolf presence×sex×position	0.59	0.442	0.09	0.77	0.09	0.76	0.5	0.48	0.71	0.4
Secondary analysis										
Distance to timber	0.09	0.965	0.627	0.6	0.406	0.749	1.148	0.34	0.05	0.95
Wolf presence×distance to timber	1.36	0.26	0.81	0.492	2.258	0.088	1.52	0.216	1.55	0.22
Sex×distance to timber	0.07	0.98	0.55	0.65	0.528	0.664	0.425	0.736	0.44	0.65
Wolf presence×sex×distance to timber	1.05	0.375	0.56	0.65	3.19	0.028	1.643	0.186	0.26	0.77

Vigilance et comportement de pâturage

La vigilance est le comportement le plus souvent échangé avec la recherche de nourriture (Lima & Dill 1990 ; Lima 1998), et nos résultats confirment cette relation. Une augmentation de la proportion du temps passé à être vigilant peut raisonnablement être considérée comme une **réponse** directe à un risque élevé, et la diminution correspondante du temps de recherche de nourriture comme un coût de cette vigilance. La vigilance et le broutage représentaient respectivement 15,8% (vigilant couché : 4,9% ; vigilant debout : 10,9%) et 61,5% de tous les comportements que nous avons enregistrés. **Les niveaux moyens globaux de vigilance et de pâturage n'ont pas changé en réponse à la présence de loups** (ANOVA : effets principaux : vigilance : $F_{1,160} = 1,145$, $P = 0,286$; pâturage : $F_{1,160} = 0,301$, $P = 0,584$), et la proportion de temps passée au pâturage ne différait pas entre les biches et les cerfs ($F_{1,160} = 1,63$, $P = 0,20$). Cependant, il y avait une interaction entre le sexe et la présence de loups. **La vigilance était plus élevée chez les biches que chez les cerfs** ($F_{1,160} = 9,19$, $P = 0,003$), en particulier lorsque les loups étaient présents (interaction entre le sexe et le loup : $F_{1,160} = 5,2733$, $P = 0,023$; Figure 3). Il y avait une diminution correspondante de la proportion de temps que les biches passaient à brouter lorsque les loups étaient présents (interaction loup-sexe : $F_{1,160} = 4,79$, $P = 0,03$; Fig. 3).

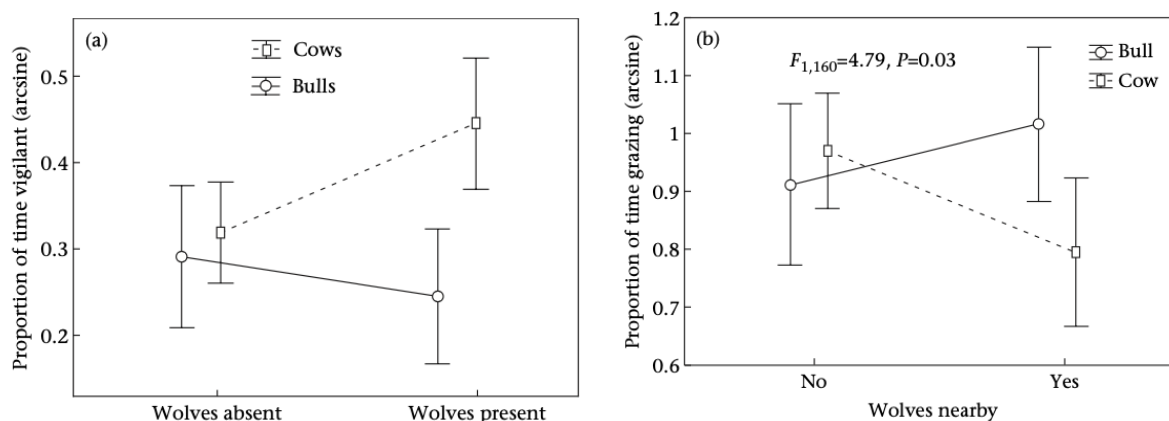


Figure 3. Différences entre les sexes dans les réponses comportementales à la présence de loups : (a) vigilance ; (b) pâturage

Dans l'ensemble, les wapitis de la périphérie des groupes avaient tendance à être plus vigilants et à moins brouter que les animaux de l'intérieur (vigilance : $F_{1,160} = 2,81, P = 0,096$; pâturage : $F_{1,160} = 2,850, P = 0,093$). La vigilance et le pâturage n'ont pas changé avec la distance au bois (vigilance : $F_{3,79} = 0,091, P = 0,965$; pâturage : $F_{3,79} = 0,627, P = 0,60$). De même, la vigilance et le pâturage ne variaient pas avec la taille du groupe (vigilance : $r^2 = 0,007, F_{1,86} = 0,64, P = 0,43$; pâturage : $r^2 = 0,008, F_{1,86} = 0,70, P = 0,40$).

DISCUSSION

Nos résultats montrent que les wapitis ne considèrent pas les zones éloignées du bois comme intrinsèquement dangereuses, car les niveaux de vigilance moyens n'ont pas augmenté avec la distance au bois. Ceci est surprenant à la lumière de nos travaux antérieurs qui indiquent que les wapitis de notre zone d'étude ont une probabilité disproportionnée d'être tués dans des zones ouvertes éloignées du bois (Creel & Winnie 2005). Ces zones sont utilisées principalement lorsque le risque temporel de prédation est faible (Fig. 1), et les niveaux de vigilance n'augmentent (chez les biches) que lorsque le risque temporel est élevé (Fig. 3a). Le comportement anti-prédateur des wapitis est sensible à la variation temporelle et spatiale du risque, de sorte que les zones qui ne sont dangereuses qu'en présence de loups ne provoquent pas d'augmentation de la vigilance (avec la diminution associée de la chasse) lorsque les loups sont absents. De plus, la variation temporelle du risque a produit des réponses anti-prédateurs plus fortes chez les biches que chez les cerfs (Fig. 3), comme prévu sur la base de la plus grande latitude des biches à payer les coûts de recherche de nourriture associés (Geist 2002 ; Hudson et al. 2002 ; Cook et al. 2004 ; cette étude, Fig. 2). Comme nos données sur la moelle ne sont pas un échantillon aléatoire de la population dans son ensemble, elles ne permettent pas, prises isolément, de conclure que les cerfs sont en moins bonne condition que les biches. Cependant, lorsqu'elles sont considérées avec les travaux d'autres personnes indiquant que les cerfs vivants sont en moins bonne condition que les biches vivantes en hiver (Anderson et al. 1972 ; Mitchell et al. 1976 ; Geist 2002 ; Hudson et al. 2002), ces données mènent raisonnablement à la conclusion que les cerfs dans cette population (comme ailleurs) font face à de plus fortes contraintes de recherche de nourriture en hiver que les biches. Ces modèles suggèrent que les réponses anti-prédateurs sont assez sensibles à la variation des coûts et des bénéfices.

La taille des groupes diminue lorsque les loups sont présents (Creel & Winnie 2005), il est donc clair que les wapitis ne se regroupent pas pour plus de sécurité lorsqu'ils sont loin du bois. Cette réponse est quelque peu surprenante à la lumière du grand nombre d'études qui documentent les avantages anti-prédateurs du regroupement, et suggère que les wapitis peuvent se désagréger pour réduire la probabilité d'être détectés par les loups. Le risque de prédation d'un individu peut être décomposé en quatre composantes qui constituent la séquence de prédation (Creel & Creel 2002) comme suit :

- (1) **Taux de rencontre** : la probabilité d'être rencontré par un prédateur,
- (2) **Préférence d'attaque** : la probabilité que le prédateur chasse lorsqu'il rencontre une proie,
- (3) **Succès de chasse** : probabilité que le prédateur tue une proie après l'avoir chassée,
- (4) **La dilution du risque** : la probabilité qu'un individu donné soit la victime, lorsqu'il est tué.

Le risque de prédation est le produit de ces quatre probabilités conditionnelles. Chacune des trois premières probabilités peut être modifiée par des changements dans la **vigilance** des individus et des groupes, les types d'habitats occupés par les proies, ou une combinaison de ces éléments. Les quatre peuvent être modifiées par la **taille** du groupe. On peut s'attendre à ce que les proies tentent

de minimiser le produit de ces probabilités par des **réponses comportementales** (si elles sont disponibles), en fonction des coûts associés et de la capacité des individus à payer. Cependant, les **réponses comportementales** qui réduisent une ou plusieurs des probabilités susmentionnées peuvent avoir pour effet de compenser, ou de compenser partiellement, une augmentation d'une ou plusieurs des probabilités restantes, comme lorsque l'augmentation de la taille du groupe profite aux individus par la dilution du risque, mais augmente également les taux de rencontre, d'attaque et de réussite des prédateurs (Creel & Creel 2002 ; Hebblewhite & Pletscher 2002). Les facteurs affectant le succès de la chasse et la dilution du risque sont relativement bien étudiés, mais nous en savons étonnamment peu sur la façon dont les proies modifient leur comportement pour manipuler les taux de rencontre et d'attaque (Creel & Creel 2002). Logiquement, on s'attendrait à ce que le comportement antiprédateurs soit dirigé vers les deux premiers stades des systèmes prédateurs-proies dans lesquels le succès de la chasse (stade 3) est difficile ou énergétiquement coûteux à réduire pour les proies.

Lorsque les loups étaient présents dans les drainages, les habitats éloignés du bois étaient nettement plus dangereux pour les wapitis, et nos données de recensement au sol ont montré que la taille des groupes diminuait dans toutes les catégories, sauf dans celle de la distance la plus proche du bois, où ils ont déjà tendance à être petits (Creel & Winnie 2005). Des recherches antérieures utilisant la télémétrie GPS ont montré que les wapitis se déplacent dans les zones boisées lorsque les loups sont présents (Creel et al. 2005). **Les résultats présentés ici indiquent que les wapitis se réfugient à l'intérieur et à proximité des forêts et qu'ils perçoivent probablement cette couverture comme protectrice plutôt qu'obstructive** (Lazarus & Symonds 1992). Sans observations comportementales des wapitis et des loups dans les forêts, nous ne pouvons pas dire avec certitude lesquelles des trois premières probabilités sont affectées par la réduction de la taille des groupes de wapitis et la dispersion des wapitis dans les forêts, mais il est probable que ces **réponses** réduisent le risque de détection. De plus, ces **réponses** se font clairement au détriment de la dilution (au niveau des groupes simples), car les tailles des groupes étaient plus petites en présence des loups.

Hebblewhite & Pletscher (2002) ont constaté que les loups de l'Alberta rencontraient des groupes de wapitis plus importants que ce qui était prévu par la chance. Des résultats similaires obtenus avec des chiens sauvages et leurs proies en Afrique (Creel & Creel 2002), des araignées et des guêpes par asitoïdes (Uetz & Hieber 1994) et des cichlidés et des guppies (Krause & Godin 1995), **suggèrent qu'au moins une des raisons pour lesquelles les wapitis réduisent la taille de leurs groupes est de réduire les rencontres avec les loups**. Cependant, les mécanismes de la réduction des rencontres et des attaques ne sont pas clairs : les wapitis peuvent réduire leur **délectabilité** en se dispersant dans le bois, ou les loups peuvent être conscients de ces petits groupes dispersés et éviter de les chasser en raison de l'effort accru (rentabilité réduite) impliqué dans l'approche et le test de multiples petits groupes avant qu'un individu vulnérable ne soit trouvé, ou les wapitis peuvent obtenir des avantages tactiques qui influencent les décisions des loups d'attaquer, ou une combinaison de ces éléments.

Indépendamment des mécanismes impliqués, la discussion ci-dessus soulève une question évidente : si la réduction de la taille du groupe réduit les probabilités de rencontre des individus, pourquoi être en groupe ? Si l'agrégation est une réponse au risque de prédation, la réponse est probablement la dilution du risque. Les avantages de la dilution augmentent rapidement lorsque la taille du groupe est supérieure à un, les gains les plus importants se produisant avec les quelques premiers individus ajoutés. Cependant, le comportement de chasse des loups indique qu'il y a une

augmentation de la **délectabilité** ou de l'**attractivité** pour les loups lorsque la taille du groupe de wapitis augmente (Hebblewhite & Pletscher 2002), ce qui oblige probablement les wapitis à équilibrer ces effets opposés. Les compromis entre les rencontres avec les prédateurs et la dilution fournissent une explication cohérente des réponses de la taille des groupes de wapitis mâles par rapport aux groupes de wapitis femelles (rappelons que, lorsque les loups étaient présents, les groupes de wapitis mâles ont légèrement augmenté de 4,5 à 6, tandis que les groupes de biches ont diminué de 20,5 à 9,1 ; Tableau 1). Ces deux types de groupe ont montré des réponses comportementales différentes à la menace de prédation mais sont arrivés à une solution commune, des tailles intermédiaires de groupes de 6-9 wapitis. Ces résultats suggèrent que les groupes d'environ 6-9 individus peuvent offrir un **équilibre** entre la **délectabilité** (ou l'attrait pour les loups) et la **dilution**.

Un grand nombre de travaux théoriques et empiriques ont établi que les décisions de recherche de nourriture et la prise de risque devraient toutes deux dépendre de la condition corporelle (Houston & McNamara 1982 ; McNamara & Houston 1992 ; Bachman 1993 ; Sinclair & Arcese 1995). Dans le Gallatin, les loups tuent les mâles plus souvent que prévu par hasard (Creel & Winnie 2005), et la sur-sélection des mâles en hiver est commune dans d'autres études de prédation sur les grands ongulés (Huggard 1993 ; Mech et al. 2001). La **mauvaise condition** des mâles pendant l'hiver que nous avons observée offre un aperçu des différences entre les sexes dans les réponses comportementales, et accessoirement, des mécanismes qui pourraient être à l'origine de la ségrégation sexuelle. Les cerfs tués par le loup étaient en moins bonne condition physique que les biches tuées par le loup tout au long de l'hiver. Les cerfs étaient significativement moins vigilants que les biches, ils ne répondaient pas à la présence du loup par une vigilance accrue et ils formaient des groupes inférieurs à la moitié de la taille moyenne globale du groupe. Nos travaux antérieurs ont montré que les cerfs individuels sont environ six fois plus susceptibles d'être tués par des loups que les biches (Creel & Winnie 2005), mais malgré ce niveau de risque individuel relativement élevé, les cerfs n'augmentent pas leur vigilance en réponse à la présence de loups. Bachman (1993) a rapporté des résultats similaires où des écureuils terrestres, *Spermophilus beldingi*, affamés expérimentalement, ont réduit leur niveau de vigilance en échange d'une augmentation du temps de recherche de nourriture et ont été moins sensibles aux appels d'avertissement de leurs congénères. Si les différences entre les cerfs tués par des loups et les cerfs vivants sont similaires aux différences entre les biches tuées par les loups et les biches vivantes, comme l'indiquent les recherches précédentes (Anderson et al. 1972 ; Mitchell et al. 1976 ; Geist 2002 ; Hudson et al. 2002), alors les modèles comportementaux ci-dessus suggèrent que les cerfs sont moins capables de payer les coûts de recherche de nourriture pour répondre à la présence des loups en augmentant leur vigilance.

Malgré la légère augmentation de la taille des groupes en réponse à un risque élevé, les groupes de mâles ont eu tendance à être petits, indépendamment de la présence de loups (Tableau 1). Cela peut s'expliquer par leur plus faible capacité à payer le coût d'un nombre accru de rencontres. D'autres études suggèrent que les grands groupes sont rencontrés et attaqués par les prédateurs plus souvent que prévu par hasard (Krause & Godin 1995 ; Creel & Creel 2002 ; Hebblewhite & Pletscher 2002). Par conséquent, les cerfs peuvent avoir besoin d'éviter les grands groupes (malgré les avantages de la dilution du risque) pour deux raisons. **Premièrement**, les rencontres avec les loups entraînent des coûts énergétiques que les mâles ne sont pas prêts à payer en raison de leur **mauvaise condition**. **Deuxièmement**, les avantages de la dilution des risques ne sont probablement pas distribués de manière égale au sein des groupes. Il y a probablement un ensemble d'individus

relativement vulnérables dans la plupart des groupes parmi lesquels la victime est sélectionnée, et les mâles affaiblis par le rut, s'ils sont présents dans ces groupes, sont susceptibles de faire partie de ce sous-ensemble (Geist 2002). La combinaison du coût des **rencontres** plus fréquentes, et de leur **vulnérabilité** relative lors d'une rencontre (d'où une réduction des bénéfices de dilution), peut être suffisante pour garder les mâles en dehors des grands groupes de biches et de faons, favorisant ainsi la ségrégation sexuelle.

Il peut y avoir des différences dans la façon dont les loups sélectionnent les mâles et les femelles en fonction de leur état. Les mâles, qui sont environ 30% plus grands que les femelles et portent des bois, peuvent représenter un adversaire plus dangereux que les biches, de sorte que les loups ne prennent pas le risque d'attaquer les cerfs jusqu'à ce que ces derniers soient en mauvaise condition. Compte tenu de nos données, nous ne pouvons pas évaluer directement cet aspect de la sélection des proies, mais le fait que les cerfs tués par les loups ont une graisse de moelle significativement plus faible que les biches tuées par les loups, suggère que les loups peuvent sélectionner les cerfs uniquement lorsque ceux-ci tombent en dessous **d'un seuil de vulnérabilité**. De plus, ce seuil de vulnérabilité peut être relatif, en fonction de l'état actuel de biches autrement plus vulnérables.

Contrairement aux mâles, les biches utilisent un large éventail de réponses à une menace élevée qui opèrent à plusieurs niveaux : les biches augmentent leur niveau de vigilance individuelle au détriment du pâturage, réduisent la taille du groupe et se rapprochent du bois ou s'y installent. **Malgré les réponses comportementales des biches, les faons subissent des taux de prédation plus élevés que prévu par hasard** (Creel & Winnie 2005). Les faons dépendent de leur mère et n'ont pas la possibilité de quitter les grands groupes mixtes, comme le font les mâles, lorsque les loups sont présents (Creel & Winnie 2005). Lorsque ces groupes sont attaqués (malgré les réponses comportementales des biches), les faons peuvent être capturés par les loups attaquants. **La grande vulnérabilité des faons à la prédation peut en partie contribuer aux fortes réponses comportementales des biches qui cherchent à se protéger, mais aussi à protéger un investissement reproductif substantiel dans leur faon actuel.**

Nous ne pouvons pas évaluer l'efficacité absolue des réponses comportementales des biches, mais parallèlement à leur réactivité comportementale, elles connaissent un taux de prédation inférieur à celui des cerfs. Si le comportement anti-prédateur des biches est relativement efficace par rapport à celui des cerfs, cela peut être suffisant. Savino et Stein (1989) ont examiné les effets des réponses comportementales des proies et de la sélection de l'habitat sur les taux de prédation chez les poissons. **Dans un environnement contenant deux espèces de prédateurs et de proies, l'espèce proie qui est passée d'un habitat ouvert à un habitat fermé a nettement diminué son risque de prédation, tandis que l'espèce proie qui n'a pas réagi a subi une prédation accrue.** Les wapitis des deux sexes affichent une dichotomie de comportement similaire, avec un schéma de prédation similaire. Le manque de réponses comportementales efficaces de la part des mâles peut augmenter l'efficacité des réponses des biches : **les biches se rendent moins disponibles pour les loups que les mâles.** Les mâles supportent alors le poids de la prédation des loups en raison de leur incapacité à payer les coûts associés à un comportement anti-prédateur plus efficace.

Les niveaux de pâturage et de vigilance n'ont pas été affectés par la taille du groupe ou la distance au bois (effets principaux, Tableau 2). Il semble que, indépendamment de la densité locale des wapitis ou de la qualité de l'habitat, les cerfs gallois tentent systématiquement de maximiser leur

consommation de fourrage en hiver, et ce n'est que lorsqu'ils sont confrontés à un danger imminent (la présence de loups dans le drainage) qu'ils sont prêts à réduire le temps d'alimentation en échange d'une vigilance accrue (biches), ou à compromettre la qualité du fourrage en se rapprochant du bois et en y pénétrant (les deux sexes).

Les wapitis du Gallatin supérieur évaluent la variation spatiale du risque de prédation à des échelles fines, de l'ordre du mètre, et la variation temporelle du risque à l'échelle d'une journée (ou moins). En outre, les variations spatiales et temporelles du risque interagissent, ce qui se reflète dans les réponses comportementales des wapitis. Ces variations du risque entraînent une série de réponses comportementales anti-prédateurs qui dépendent du sexe et de la condition physique, apparemment limitées par la capacité des individus à payer le coût associé en temps de recherche de nourriture. Malgré une forte sursélection par les loups dans notre système d'étude, les mâles n'ont pas augmenté leur vigilance lorsque les loups étaient présents dans un drainage. Ceci implique que les coûts de recherche de nourriture liés à une vigilance accrue sont substantiels, mais ces coûts sont payés par les biches à un moment où la plupart d'entre elles portent des fœtus en développement (Cook 2002 ; Hudson et al. 2002 ; Cook et al. 2004). Ces réponses anti-prédateurs créent des coûts indirects de prédation qui peuvent affecter la démographie des proies par la survie ou la reproduction.

Toutes ces réponses se produisent sur une échelle de temps qui correspond aux allées et venues des loups, et une échelle spatiale définie par les mouvements des wapitis sur cette échelle de temps, qui est substantiellement plus petite qu'un territoire complet de loups. Ces résultats sont pertinents pour le débat actuel sur les **cascades trophiques** loup-planté dans l'écosystème de Yellowstone : jusqu'à présent, les données directes sur les réponses des wapitis aux loups ont fait défaut, ce qui rend difficile de dissocier les effets des wapitis de la myriade d'autres influences sur les communautés végétales environnantes. Cela souligne la nécessité d'observer les réponses comportementales des proies au risque aux échelles auxquelles une variation importante du risque se produit réellement.