

Modèles de prédation du loup gris (*Canis lupus*) après une recolonisation récente dans un système multi-prédateurs et multi-proies



ARTICLE

Gray wolf (*Canis lupus*) predation patterns following recent recolonization in a multi-predator, multi-prey system

Elizabeth K. Orning, Katie M. Dugger, and Darren A. Clark

Received 29 January 2021. Accepted 17 June 2021.

E.K. Orning. Oregon Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Department of Fisheries and Wildlife, Oregon State University, 104 Nash Hall, Corvallis, OR 97331, USA.**K.M. Dugger.** U.S. Geological Survey, Oregon Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Department of Fisheries and Wildlife, Oregon State University, 104 Nash Hall, Corvallis, OR 97331, USA.**D.A. Clark.** Oregon Department of Fish and Wildlife, 1401 Gekeler Lane, La Grande, OR 97850, USA.**Corresponding author:** Elizabeth K. Orning (email: beth.orning@gmail.com).

© 2021 The authors E.K. Orning and D.A. Clark, and Oregon Department of Fish and Wildlife. This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author(s) and source are credited.

Can. J. Zool. 99: 902–911 (2021) [dx.doi.org/10.1139/cjz-2021-0027](https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0027)Published at www.cdnsciencepub.com/cjz on 19 July 2021.

Résumé

Les interactions prédateur-proie sont parmi les relations écologiques les plus fondamentales. La recolonisation des populations de loups gris (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) présente de nouveaux défis pour la gestion de la faune dans les systèmes multi-proies et multi-carnivores. Nous avons documenté la composition du régime alimentaire et les taux de mortalité des loups dans une zone récemment recolonisée au cours des saisons d'hiver et d'été (2014-2015). Le cerf wapiti (*Cervus canadensis* Erxleben, 1777) était la principale proie des ongulés (63%) localisée sur les sites de prédation des loups. Les cerfs (cerf mulot (*Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817)) et cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780))) étaient moins répandus que les wapitis dans le régime alimentaire des loups, mais la quantité de cerfs dans le régime alimentaire (40%-50%) variait selon la meute et la saison. Les wapitis juvéniles étaient la classe de proies la plus répandue dans l'alimentation des loups en été (63,3 %) et en hiver (36,3 %), les wapitis adultes (32,5 %) étant observés presque aussi souvent que les juvéniles en hiver. Les taux de mortalité varient selon la saison, avec des taux 2,3 fois plus élevés en été (moyenne = 3,5 ongulés/semaine par meute) qu'en hiver (moyenne = 1,5 ongulé/semaine par meute), ce qui correspond à une disponibilité et une utilisation accrue des proies nouveau née. L'acquisition de la biomasse des proies n'a pas varié selon le groupe ou la saison (été = 243 kg/semaine par groupe ; hiver = 182 kg/semaine par groupe). Notre étude a quantifié les schémas de prédation pour une population de loups en voie de recolonisation, et les schémas que nous avons documentés étaient similaires à d'autres systèmes multi-proies en Amérique du Nord.

INTRODUCTION

Les interactions prédateur-proie et les effets descendants (*Top-down*) des carnivores sont l'une des relations écologiques les plus fondamentales étudiées depuis les débuts de l'écologie (Murdoch 1966 ; Messier 1994 ; Estes et al. 2011 ; Ruth et al. 2019 ; Smith et al. 2020). En particulier, la quantification et la caractérisation des effets directs de consommation des prédateurs sur les

populations de proies sont restées des défis permanents pour comprendre et prévoir comment la force de la prédation varie selon les espèces de prédateurs et de proies, l'espace et le temps (Metz et al. 2020). Le nombre de proies qu'un prédateur individuel tue au fil du temps (taux de mortalité par individu), par rapport à l'abondance des proies (c'est-à-dire la **réponse fonctionnelle** du prédateur), et les effets de la disponibilité des proies sur la croissance de la population de prédateurs (c'est-à-dire la **réponse numérique** du prédateur) sont des éléments clés nécessaires pour comprendre la prédation dans un système. En outre, des détails sur les caractéristiques des proies dans le régime alimentaire d'un prédateur sont également nécessaires pour prédire les effets descendants sur les populations de proies. Par exemple, la capacité d'un prédateur à tuer ses proies n'est pas égale entre toutes les classes d'âge, par conséquent la distribution des classes d'âge des populations de proies peut affecter les taux de mortalité, ou le nombre de proies tuées par prédateur par unité de temps, ainsi que les taux de prédation totaux (Mills 2013). En outre, l'évolution de la population est le résultat de la variation des taux vitaux en fonction de l'âge, certaines classes d'âge ayant des effets plus importants que d'autres sur l'évolution de la population (Mills 2013). Par conséquent, pour quantifier correctement les effets de la prédation sur les populations d'ongulés, il faut comprendre les contributions des classes d'âge des proies à la croissance de la population par rapport aux proportions de chaque classe d'âge observées comme proies tuées par les prédateurs (Mac Arthur 1960 ; Wisdom et al. 2000 ; Mills 2013). Par exemple, si les classes d'âge dont les proies sont les plus fréquentes contribuent peu à la croissance de la population, les effets de la prédation sur les populations de proies peuvent être minimales (Griffin et al. 2011 ; Dellinger et al. 2018 ; Metz et al. 2020).

Les schémas de prédation des loups gris (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) à travers l'Amérique du Nord sont généralement influencés par l'**abondance** et la **densité** des proies (Messier 1994 ; Eberhardt 1997 ; Kunkel et al. 1999 ; Vucetich et al. 2011 ; Metz et al. 2012 ; Klaczek et al. 2016). Cependant, une multitude d'autres facteurs peuvent influencer les schémas de prédation, notamment le type d'espèces de proies, les rapports prédateur-proie (Vucetich et al. 2002), la taille des groupes de loups (Schmidt et Mech 1997 ; MacNulty et al. 2012), la **vulnérabilité** des proies (Peterson et Allen 1974), la **disponibilité** de proies **alternatives** (Dale et al. 1994), la couverture neigeuse (Jedrzejewski et al. 2002) et l'**hétérogénéité** de l'**habitat** (Kunkel et Pletscher 2000). Bien que nous sachions beaucoup de choses sur ce que les loups mangent et pourquoi ils le mangent, une grande partie de la variation des modèles de prédation des loups reste inexplicée (Dale et al. 1994 ; Messier 1994 ; Vucetich et al. 2002, 2011 ; Benson et al. 2017 ; Metz et al. 2020). En outre, une quantité disproportionnée d'informations en Amérique du Nord provient d'études iconiques à long terme (>10 ans, dont deux >40 ans) dans des systèmes partiellement ou totalement protégés, à prédateur unique ou à proie unique, avec des empreintes humaines atypiques ou minimales (Pimlott 1967 ; Allen 1979 ; Paquet 1992 ; Mech 2000 ; Theberge et Theberge 2004 ; Vucetich et al. 2011). La contribution et l'importance des connaissances acquises grâce à ces études ne peuvent être sous-estimées. Cependant, alors que les loups recolonisent des zones de leur aire de répartition historique, un demi-siècle de développement anthropique et de gestion de la faune dans des paysages sans loups soulève des questions sur la **force** de la prédation ou des effets dépendants de la densité sur les populations de proies par rapport à l'hétérogénéité du système (mono- ou multi-prédateurs ou multi-proies, pression de récolte humaine, etc...). Il est donc nécessaire de poursuivre les études sur la prédation des loups dans les paysages humains afin de comprendre quand, où et pourquoi les modèles divergent des systèmes étudiés précédemment. Comprendre le potentiel de variation au sein des systèmes et entre eux, ainsi que les facteurs qui influencent le plus

l'existence de certains effets de prédation, est essentiel pour la gestion des loups et des populations d'ongulés.

Les taux de mortalité sont l'un des éléments de base de la prédation, un élément clé pour comprendre les **réponses fonctionnelles** des prédateurs (Holling 1959 ; Taylor 1984), et ont été documentés pour les loups dans plusieurs systèmes (Vucetich et al. 2002 ; Hebblewhite et al. 2003 ; Sand et al. 2005, 2008 ; Metz et al. 2012 ; Benson et al. 2017). **La vulnérabilité et la disponibilité sont des composantes importantes à la fois pour le taux de prédation et les espèces de proies sélectionnées, car l'espèce et l'âge des proies les plus vulnérables aux loups varient tout au long de l'année** (Mech et Peterson 2003 ; Metz et al. 2012). La **vulnérabilité** des proies est influencée par de nombreux facteurs, notamment la taille du corps, l'âge, l'état nutritionnel et les attributs du paysage où les proies sont rencontrées et attaquées (Hebblewhite et al. 2005 ; Atwood et al. 2009 ; Metz et al. 2020). Cependant, des résultats contradictoires concernant les facteurs qui influencent le plus fortement les taux de prédation des loups sont également bien documentés (Theberge 1990 ; Dale et al. 1994 ; Vucetich et al. 2002, 2005, 2011 ; Peterson et al. 2003 ; Vucetich et Peterson 2004 ; Jost et al. 2005 ; Zimmermann et al. 2015) et pourraient refléter une variation biologique entre les systèmes, ou être un artefact des méthodes utilisées pour estimer les taux de prédation (par exemple, le suivi de la neige, les groupes de localisation, l'analyse des excréments, les techniques génétiques). Étant donné la complexité de la généralisation de la dynamique loup-proie à travers les systèmes (Vucetich et al. 2011 ; voir également l'encadré 13.1 dans Metz et al. 2020), documenter les schémas de prédation lors de la **recolonisation** par les loups de systèmes multi-prédateurs et multi-proies à travers les paysages gérés pour une utilisation anthropique dans l'ouest des États-Unis permet de délimiter quand et où les schémas de prédation des loups diffèrent de ceux de systèmes similaires, mais protégés, comme le parc national de Yellowstone (États-Unis) ou le parc national de Banff (Canada).

Pour répondre au manque d'informations sur les schémas de prédation pour les populations de loups en recolonisation dans les paysages gérés pour une utilisation anthropique, y compris l'Oregon (USA), nous avons documenté l'utilisation des proies et les taux de prédation pour un échantillon de loups sur 2 ans (2014-2015). Notre objectif principal était d'examiner les modèles généraux de prédation des loups (c'est-à-dire le régime alimentaire et les taux de prédation) tels qu'établis dans d'autres systèmes multi-prédateurs et multi-proies (Kortello et al. 2007 ; DeCesare 2012 ; Metz et al. 2012). Nous avons caractérisé le système dans le nord-est de l'Oregon en estimant (i) la proportion d'espèces, de sexe et de classes d'âge des proies ongulées dans le régime alimentaire des loups, (ii) le nombre et la fréquence avec lesquels les loups tuent les ongulés, et (iii) si les taux de prédation des loups varient selon la saison ou la meute. Nous avons prédit que l'utilisation des ongulés par les loups correspondrait à la variation de la disponibilité saisonnière des **classes de proies vulnérables**, et que ces modèles seraient cohérents entre les meutes. La vulnérabilité des proies de petite taille pourrait affecter la classe d'âge d'une espèce qu'un prédateur choisit (Mech et Peterson 2003). Cependant, les grands carnivores ont tendance à préférer les proies de taille moyenne à grande dans les systèmes multi-proies (par exemple, Owen-Smith et Mills 2008). **Nous nous attendions à ce que les loups utilisent les classes de proies les plus vulnérables disponibles (vulnérabilité reproductive ; Lima et Dill 1990), ce qui se manifesterait par une variation saisonnière de la proportion d'espèces d'ongulés et de classes d'âge dans la composition du régime alimentaire des loups** (Kunkel et al. 1999 ; Kunkel et Pletscher 2000 ; Smith et al. 2004 ; Metz et al. 2012). Il existe des preuves substantielles démontrant la préférence des loups pour les wapitis dans les systèmes multi-proies avec présence de wapitis (Carbyn 1983 ; Huggard 1993a ; Kortello et al.

2007 ; Metz et al. 2020), et nous nous attendions à ce que les classes de wapitis les plus vulnérables dominant le régime alimentaire des loups de l'Oregon, quelle que soit la saison.

En général, le schéma de base de la vulnérabilité des ongulés est le suivant : les nouveau-nés sont les plus vulnérables au cours de leurs premières semaines de vie et continuent d'être plus vulnérables que les adultes au cours de leurs premiers mois de vie en tant que juvéniles, en raison de leur plus petite taille, de leur inexpérience et de leur manque de connaissances pour échapper aux prédateurs, et de leur plus faible condition physique alors qu'ils constituent leurs premières réserves de graisse pour leur premier hiver. Les mâles adultes sont généralement plus vulnérables juste avant, pendant et juste après le rut, tandis que les femelles adultes sont plus vulnérables à la fin du printemps, avant la parturition. Étant donné que la vulnérabilité individuelle à la prédation peut également varier en fonction de la santé de l'individu (c'est-à-dire de son état nutritionnel, de ses blessures, de son âge), nous nous attendions à ce que des proportions plus élevées d'individus inexpérimentés (juvéniles) ou moins en forme (blessures, mauvais état corporel) fassent partie du régime alimentaire global des loups, quelle que soit la saison (Mech et Peterson 2003).

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude est située dans la chaîne de montagnes Blue Mountain au nord-est de l'Oregon (Fig. 1) et comprend un mélange de terres privées, publiques et tribales (Tribus confédérées de l'Umatilla Indian Reservation ; CTUIR) couvrant environ 4799 km². L'U.S. Forest Service (USFS ; forêts nationales Wallowa Whitman et Umatilla) et l'État de l'Oregon gèrent les terres publiques dans la zone d'étude, et la gestion des terres privées est dominée par l'agriculture commerciale et l'habitat forestier, gérés soit comme des forêts industrielles, soit comme des pâturages. L'altitude variait de 360 à 1860 m, la végétation étant fortement influencée par la topographie, l'aspect et l'élévation. Sur le côté ouest de la zone d'étude, les sites de faible altitude étaient dominés par des pentes de hautes terres exposées et des zones riveraines composées d'aubépine de Columbia (*Crataegus douglasii* Lindl.), de saules (espèces du genre *Salix* L.), et de baies de l'Himalaya (*Rubus bifrons* Vest) avec quelques pins ponderosa (*Pinus ponderosa* Douglas ex P. Lawson & C. Lawson), et des peupliers noirs (*Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray ex Hook.). Des peuplements mixtes de conifères exposés au sud caractérisent les sites de haute altitude dans les parties centrale et orientale de la zone d'étude. Les espèces communes comprennent le pin ponderosa, le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), le sapin grandissime (*Abies grandis* (Douglas ex D. Don) Lindl.), le mélèze (*Larix occidentalis* Nutt.) et le pin tordu (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon).

Les populations de loups gris ont recolonisé naturellement le nord-est de l'Oregon, avec des signes constants de loups observés depuis 2006 dans les chaînes de Wallowa et Blue Mountain, et le premier couple reproducteur documenté en 2009 (US Fish and Wildlife Service 2010 ; Oregon Department of Fish and Wildlife 2012). En 2013, on comptait huit meutes confirmées et plus de 60 loups dans l'État, qui étaient protégés par la liste des espèces en danger de l'État dans l'est et par la liste des espèces en danger fédérale des États-Unis dans l'ouest (Oregon Department of Fish and Wildlife 2014a). La distribution des loups était concentrée dans le nord-est de l'État et les tailles des meutes étaient relativement petites (5-7 loups), une seule meute contenant plus de 10 loups au début de notre étude (Oregon Department of Fish and Wildlife 2014a). Le département de la pêche et de la faune de l'Oregon (ODFW) gère les populations de faune sauvage à l'aide de zones délimitées de manière discrète, appelées unités de gestion de la faune (WMU). Nous avons étudié

la prédation par les loups dans l'UGF du Mont Emily en suivant deux meutes qui utilisaient principalement l'unité et deux meutes qui utilisaient des parties du Mont Emily et des UGF adjacentes (Wenaha, Walla Walla).

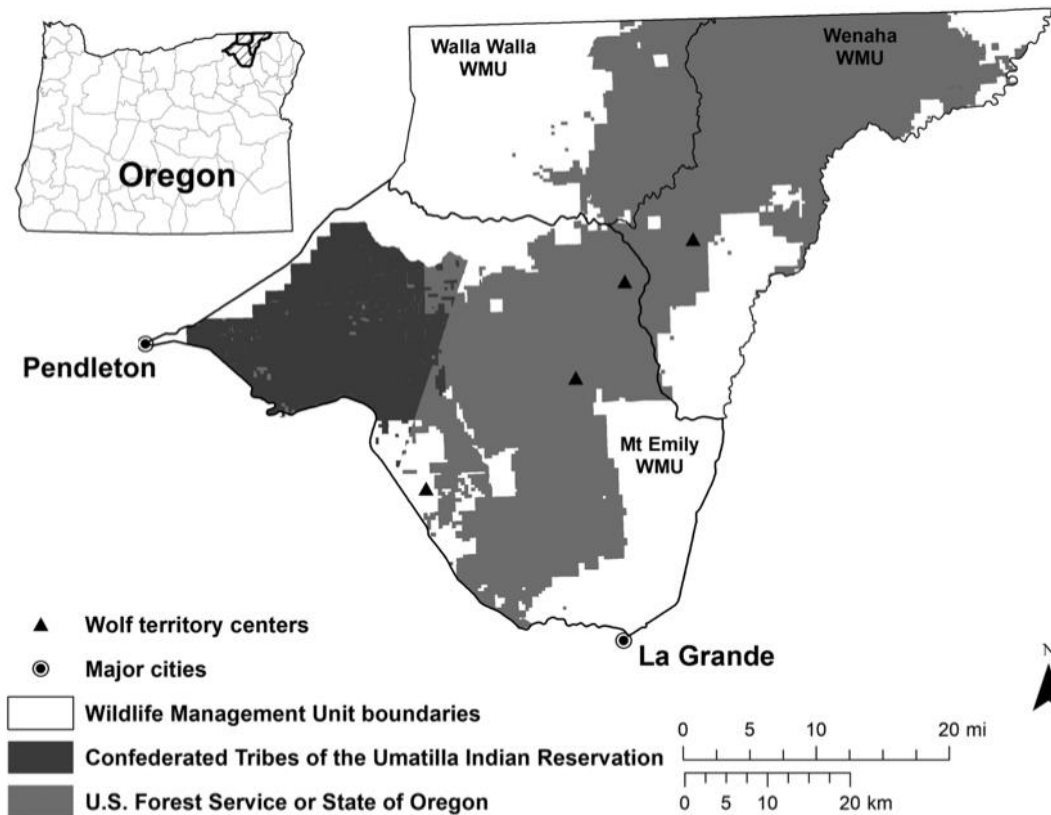


Fig. 1. Emplacement des unités de gestion de la faune (UGF ; Mt. Emily, Wenaha, Walla Walla) dans le nord-est de l'Oregon, États-Unis, et points centraux approximatifs du territoire des meutes de loups gris (*Canis lupus*) suivies avec des colliers de système de positionnement global (GPS) pour déterminer l'utilisation des proies et les taux de mortalité (2014-2015). La figure a été créée dans ArcGIS version 10.3.1 (Esri, Inc., Redlands, Californie, États-Unis) à l'aide des shapefiles Oregon WMUs, Landowners Boundary, Oregon Boundary et Oregon Cities dans la zone NAD83 UTM 11N. Les centroïdes des territoires ont été créés à partir des polygones de délimitation des domaines vitaux des meutes de loups munies de colliers. Les données cartographiques ont été conservées et fournies par l'Oregon Department of Fish and Wildlife (2014b)

Le cerf wapiti (*Cervus canadensis* Erxleben, 1777) et le cerf mulet (*Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817)) dominent la guildes des proies dans cette région de l'Oregon. Un certain nombre d'autres espèces de grandes proies potentielles habitent également la zone d'étude, notamment le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)), l'orignal (*Alces alces* (Linnaeus, 1758)), le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis* Shaw, 1804) et, occasionnellement, la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus* (Blainville, 1816) dans de petites populations localisées. Des chevaux sauvages (*Equus caballus* Linnaeus, 1758) étaient présents sur les terres du CTUIR et pouvaient servir de proies aux loups (C. Scheeler, CTUIR, communication personnelle). De plus, le bétail (par exemple, les bovins domestiques (*Bos taurus* Linnaeus, 1758) et les moutons domestiques (*Ovis aries* Linnaeus, 1758)) était présent tout au long de l'année sur les propriétés privées et disponible de façon saisonnière sur les pâturages gérés par l'USFS et le CTUIR ou sur d'autres terres privées. De nombreux types de proies plus petites étaient également disponibles dans la zone d'étude (par ex, écureuil terrestre (espèces du genre *Spermophilus* F. Cuvier, 1825), lièvre d'Amérique (*Lepus americanus* Erxleben, 1777), blaireau (*Taxidea taxus* (Schreber, 1777)), castor (*Castor canadensis* Kuhl, 1820), mouffette rayée (*Mephitis mephitis* (Schreber, 1776)), et le raton laveur (*Procyon lotor* (Linnaeus,

1758)), mais nous nous sommes concentrés sur les grands ongulés dans notre système parce qu'ils étaient les plus susceptibles d'être représentés de façon précise dans le régime alimentaire des loups (Sand et al. 2005, 2008). Outre les loups, le cougour (*Puma concolor* (Linnaeus, 1771)), l'ours noir (*Ursus americanus* Pallas, 1780), le coyote (*Canis latrans* Say, 1823), le lynx roux (*Lynx rufus* (Schreber, 1777)) et le renard (*Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)) sont d'autres prédateurs communément présents dans la zone d'étude et qui peuvent également être la proie des loups.

Capture et suivi des loups

Les loups ont été capturés et munis de colliers émetteurs par l'ODFW dans le cadre de son programme annuel de surveillance de la population de loups et ont suivi les procédures approuvées par l'U.S. Department of Agriculture Forest Service - Starkey Experimental Forest and Range Institutional Animal Care and Use Committee (IACUC No. 92-F-0004). Au printemps et à l'automne, les loups ont été capturés à l'aide de pièges à mâchoires en caoutchouc (pièges McBride EZ grip # 7 ; Livestock Protection Company, LPC, Alpine, Texas, USA) et un hélicoptère a été utilisé pour faciliter la capture des loups en hiver. Les loups capturés ont été immobilisés avec du Telazol (100 mg/mL ; Fort Dodge Animal Health, Fort Dodge, Iowa, USA), à la dose de 0,5 ml pour 10 kg de masse corporelle, administrée aux grandes masses musculaires (par ex. dans les grandes masses musculaires (c'est-à-dire le quartier arrière ou l'épaule) à l'aide d'un bâton ou d'une fléchette (R. Morgan, ODFW, communication personnelle). Les biologistes de l'ODFW ont enregistré la masse et le sexe de chaque loup, et ont obtenu des estimations de l'âge à partir de l'éruption des dents, de leur remplacement, et de l'usure (Van Ballenberghe et al. 1975 ; Fuller et Keith 1980 ; Fritts et Mech 1981). Les loups ont été classés comme reproducteurs ou non reproducteurs sur la base des mesures des mamelons et des testicules (Mech et al. 1993 ; Mech 2006), et par classe d'âge en louveteaux (6-12 mois), yearlings (12-24 mois) ou adultes (>24 mois ; Haight et al. 2002). Les loups pesant plus de 18,14 kg (40 lbs) ont été équipés de colliers GPS (système de positionnement global) (GPS PLUS II ; Vectronic Aerospace GmbH 2021). Les colliers ont été programmés pour collecter huit emplacements par jour (pendant les heures de 0300, 0600, 0900, 1200, 1500, 1800, 2100, 2400) annuellement. Les horaires de collecte ont été augmentés pour collecter des emplacements toutes les 30 minutes (48 emplacements/jour) sur des loups sélectionnés au sein des meutes pendant les périodes de surveillance de la prédation en été (Tableau supplémentaire S1)¹. Les colliers GPS utilisaient une plateforme Iridium qui permettait de récupérer les données de localisation après un nombre prédéfini d'emplacements acquis via une communication par liaison satellite Iridium.

Identification des sites d'abattage et des restes de proies

Nous avons traité les localisations des colliers GPS tous les 7-12 jours et identifié les sites de prédation potentiels pour les loups en utilisant **l'algorithme** PYTHON (Python Software Foundation, Hampton, New Hampshire, USA) basé sur des règles, développé par Knopff et al. (2009) pour générer des groupes d'emplacements GPS basés sur des critères spécifiques aux carnivores (Anderson et Lindzey 2003 ; Sand et al. 2008 ; DeCesare 2012). Cet algorithme a été conçu pour identifier les sites de prédation de proies d'une taille supérieure à 8 kg pour le cougour (Knopff et al. 2009), mais a également été utilisé avec succès pour identifier les sites contenant des restes de proies pour les loups (DeCesare 2012). L'application de la méthodologie des **clusters** pour identifier les sites de prédation potentiels en été a nécessité l'hypothèse que les loups passent ≥ 1 h à proximité d'une carcasse (Sand et al. 2008 ; Metz et al. 2011). Nous avons mis en œuvre des horaires de fixation accrues au cours des périodes de surveillance estivale pour tenir compte de la diminution du temps de recherche et de manipulation associée aux changements saisonniers de la

taille des proies (c'est-à-dire les nouveau-nés ; Zimmermann et al. 2007 ; Webb et al. 2008 ; Metz et al. 2011 ; DeCesare 2012). Chaque site potentiel de prédation des loups a été défini comme des ensembles de ≥ 2 emplacements à moins de 300 m et à 4 jours de chacun.

Nous avons étudié les sites de prédation potentiels sur deux saisons : (1) été (≥ 14 jours chacun en juin, juillet et août) et (2) hiver (24 décembre - 31 mars). La période de surveillance estivale condensée a été mise en œuvre pour préserver la durée de vie de la batterie du collier GPS (par exemple, les horaires de fixation ≤ 30 min peuvent réduire la durée de vie du déploiement de 6 mois) et en fonction de la logistique du personnel nécessaire pour rechercher les sites. Nous avons utilisé ArcMap version 10.3 (Esri, Inc., Redlands, Californie, USA) pour cartographier les groupes d'emplacements générés par l'algorithme afin d'identifier les sites de repaire ou de rendez-vous (c'est-à-dire les sites d'habitation) et les propriétés foncières. Nous n'avons pas accès à certaines terres privées et nous n'avons pas recherché les sites de prédation potentiels lorsqu'ils se trouvaient à moins d'un kilomètre des sites d'habitation, ou lorsque des loups munis d'un collier se trouvaient à moins d'un kilomètre de la zone à rechercher afin de minimiser les perturbations du comportement des loups. Nous sommes retournés sur ces sites pour confirmer le statut du « cluster » après que les loups aient quitté les lieux. Nous avons investigué 81% des sites générés (92% et 76% des clusters d'été et d'hiver, respectivement) et tous les sites initialement non fouillés des clusters d'été ont été confirmés comme étant des foyers de loups. Pour mener à bien chaque investigation de site, nous avons navigué jusqu'aux centres géométriques des clusters à l'aide d'unités GPS portables et avons systématiquement recherché des restes de proies en suivant les méthodes décrites dans Clark et al. (2014). Les recherches ont été menées en marchant selon un modèle de grille de lignes de transects espacées de 5 à 10 m (en fonction de la variabilité de la visibilité du terrain) depuis le centre de l'amas généré jusqu'à l'étendue du rayon. Même après qu'une première carcasse ait été détectée, nous avons continué à chercher dans les grilles jusqu'à l'étendue du rayon pour identifier les carcasses multiples, si elles étaient présentes.

Une fois les restes de proies localisés, nous avons utilisé les caractéristiques décrites par Ruth et Buotte (2007) pour évaluer les preuves sur le site, y compris les signes de lutte, les marques de traînée, les touffes de fourrure, les branches cassées, les traces de prédateurs ou les excréments, les restes de carcasses cachés ou couverts, et les pistes de poursuite pour vérifier si les loups ou d'autres carnivores ont probablement tué les proies ou si elles ont été **charognées**. Le comportement des charognards a été déterminé en utilisant les caractéristiques des carcasses (tas d'intestins de récolte jetés, restes avec des marques claires de coupure de couteau, proximité de routes ou d'autoroutes, et traumatisme sévère indiquant une collision, âge par rapport aux dates de début des groupes), les preuves du site, et le moment où d'autres prédateurs étaient présents sur le site (Knopff et al. 2010a). Nous avons déterminé l'espèce de la proie en utilisant les caractéristiques du squelette, de l'anatomie et du pelage (Moore et al. 1974 ; Verts et Carroway 1998 ; Jacobson 2003), et l'âge de la proie en utilisant la taille du corps, l'éruption des dents et les patrons d'usure (Robinette et al. 1957 ; Schroeder et Robb 2005), ou la taille du crâne. Lorsqu'elle était présente, nous avons également collecté une incisive d'ongulés $\geq 2,5$ ans pour vieillir les proies via l'analyse des anneaux de cément (Low et Cowan 1963 ; Matson's Laboratory, Milltown, Montana, USA). Nous avons utilisé la présence de pédicelles de bois ou de caractéristiques pelviennes (Edwards et al. 1982) pour déterminer le sexe des cerfs et des wapitis non juvéniles. Les proies ont été classées en trois classes d'âge : juvénile (< 1 an), yearling (1 an), et adulte (≥ 2 ans). Nous avons examiné les restes des proies à la recherche d'anomalies physiques ou de la présence d'autres caractéristiques qui pourraient prédisposer un individu à la prédation. Nous avons attribué une biomasse estimée de proies pour

les cerfs et les wapitis déterminés comme tués par des loups, comme décrit pour les cougars par Clark et al. (2014 ; voir l'annexe 1 pour la liste des âges/masses) sur la base des données de capture du nord-est de l'Oregon (B. Johnson, ODFW, données non publiées).

Composition des proies

Nous avons calculé la composition par espèce et par âge des proies tuées par les loups comme (i) la fréquence des événements de prédation où les caractéristiques des proies étaient connues pour tous les loups individuels munis d'un collier et (ii) une proportion des événements de prédation pour les meutes collectives (lorsque plusieurs loups munis d'un collier étaient suivis pour la même meute). Nous avons utilisé (ANOVA) et l'ajustement de Tukey pour les comparaisons multiples (Day et Quinn 1989) pour tenir compte des différences basées sur (i) la meute et (ii) la saison. Pour notre évaluation de l'âge des proies, nous avons estimé l'âge (années) pour les jeunes et les ongulés de l'année (classes d'âge <2 ans) sur la base de la parturition et du mois de prédation, et nous avons utilisé l'âge déterminé par les anneaux de ciment pour les ongulés adultes (≥ 2 ans) pour évaluer l'âge comme une variable continue. Pour notre évaluation des différences saisonnières dans le régime alimentaire, nous avons défini les événements de prédation qui se sont produits de **juin à août** comme prédatons **d'été** et les événements de **décembre à mars** comme des prédatons **d'hiver**. Nous avons considéré $P \leq 0,10$ comme la preuve d'un effet. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées en R (R Core Team 2017).

Taux de prédation

Nous avons estimé les taux de prédation des loups comme le nombre et la biomasse vivante disponible de proies ongulées tuées par loup et par meute, par unité de temps (semaine). Nous avons estimé la fréquence et la biomasse de proies disponibles pour quantifier les taux d'acquisition d'ongulés en utilisant un estimateur de ratio avec le temps total de suivi comme dénominateur et le nombre ou les kilogrammes de proies comme numérateurs (no./semaine ou kg/semaine, respectivement). Nous avons attribué la date d'un événement de prédation à l'horodatage du premier loup muni d'un collier en présence d'une carcasse (lorsque plusieurs loups étaient munis d'un collier), nous avons regroupé les données pour les loups individuels de la même meute (lorsque les loups munis d'un collier de la même meute assistaient à des carcasses distinctes), et nous avons calculé les taux de prédation pour les meutes suivies en continu pendant ≥ 14 jours au cours d'une saison donnée. Alors que les estimateurs de ratio nécessitent souvent des intervalles de suivi plus longs pour obtenir des estimations raisonnablement précises pour certains carnivores comme le cougar (Knopff et al. 2009, 2010*b*), les taux de prédation estimés par ratio qui comprenaient de courtes périodes de suivi pour les loups ont rapporté un biais limité (par exemple, Metz et al. (2012) ont inclus des taux calculés à partir de périodes de suivi allant jusqu'à 11 jours). Les plus courtes de nos périodes de suivi continu ont été limitées à nos périodes estivales condensées. D'après les taux de mortalité estivale et les schémas de prédation rapportés pour d'autres études de prédation utilisant la méthodologie des clusters dans les systèmes loup-wapiti, une période de 14 jours de suivi continu est adéquate pour documenter des mortalités multiples dans la période de temps où les estimations seraient calculées (Metz et al. 2012). **En outre, les taux de mortalité estimés par ratio sont plus conservateurs et moins biaisés que les autres méthodes** (Hebblewhite et al. 2003). Nous avons utilisé le nombre de loups rapporté dans les comptages annuels de meutes (2014-2017 Annual Wolf Reports from ODFW) pour obtenir l'acquisition de biomasse par loup (kg/semaine par loup) en fonction de la prédation globale des ongulés par une meute, et de la taille de la meute (kg/semaine par meute). Le nombre de loups dans une meute n'a pas été suivi quotidiennement, et les comptages de petits ont eu lieu à la fin de chaque année, par conséquent nous n'avons pas

inclus les petits dans nos estimations des taux par loup estivaux et nous avons peut-être biaisé les surestimations de l'acquisition de biomasse par loup sur de courtes périodes.

Intervalle entre les actes de prédation

Nous avons également calculé les intervalles entre les premiers repérages d'événements de prédation d'ongulés consécutifs (les intervalles ont été attribués au mois au cours duquel ils se sont terminés) pour chaque meute de loups afin de quantifier les **intervalles inter-kill (IKI)** et la fréquence des événements de prédation d'ongulés. Nous rapportons l'IKI en plus des taux de prédation car la variation de la longueur de l'intervalle était d'un intérêt primordial. L'IKI nous a également permis d'inclure un sous-échantillon plus important d'événements de prédation dont les périodes de suivi ont été tronquées en raison de problèmes de capture ou de performance du collier (par exemple, transmissions manquées, défaillances). Pour notre évaluation des intervalles, nous avons utilisé chaque événement de prédation comme unité d'analyse et testé les différences dans l'IKI moyen au niveau des loups individuels et des meutes. Nous avons également contrôlé la saison, comme décrit ci-dessus, pour isoler la variation d'autres facteurs et déterminer si ces facteurs variaient entre les meutes.

RESULTATS

Le programme de surveillance des loups de l'ODFW a capturé et équipé de colliers GPS 11 loups de quatre meutes entre le 10 juin 2012 et le 20 février 2015. Nous avons suivi la prédation pour six loups (trois adultes, deux jeunes d'un an et un louveteau) de trois meutes et un loup d'un couple nouvellement formé sur 489 jours-loups d'hiver et pour quatre loups (trois adultes, deux jeunes d'un an et un jeune d'un an passé à l'état d'adulte pour le deuxième été suivi) de deux meutes sur 64 jours-loups d'été ($n = 553$ jours-loups au total) du 10 juillet 2014 au 8 janvier 2016. Le succès moyen de la fixation était de 92,4% (fourchette 77,8%-97,2%) pour les loups munis de colliers. Chaque meute a été suivie pendant une moyenne de 70 jours (plage de 8 à 97 jours) et de 16 jours (plage de 14 à 17 jours) en hiver et en été, respectivement. Nous avons examiné 656 indices de localisation GPS et identifié les restes de 159 proies potentielles dans 152 indices. Les restes de proies potentielles de deux groupes n'étaient pas suffisamment probants pour déterminer le comportement de prédation ou de charognage des loups et ont été exclus de toute analyse ou rapport ultérieur. Le nombre médian de jours entre la création des groupes et l'enquête sur le terrain pour les sites contenant des restes de proies était de 6 jours (moyenne = 6 jours, ET = 3) en été et de 70 jours (moyenne = 92 jours, ET = 66) en hiver.

Composition du régime alimentaire, utilisation des proies et charognage

Sur les 159 restes de proies localisés, 139 ont été déterminés comme étant des événements de prédation par le loup, dont 96,4% étaient des ongulés indigènes (Tableau 1). Les 3,6% restants étaient d'autres petits mammifères (écureuil terrestre, petit polatouche (*Glaucomys sabrinus* (Shaw, 1801)), lièvre d'Amérique et mouton domestique). Sur les 134 ongulés indigènes identifiés, **le wapiti ($n = 87$) a été la principale proie pendant les périodes de surveillance d'hiver et d'été (62,1% et 74,2%, respectivement), suivi du cerf ($n = 47$, cerf mullet et cerf de Virginie combinés ; 37,9% et 25,8% en hiver et en été, respectivement). Nous avons déterminé l'âge de 74 wapitis et de 28 cerfs sur les sites de prédation, et les jeunes wapitis étaient la classe d'âge la plus répandue parmi les proies dont l'âge était connu, et ce, pendant les deux saisons (36,3% et 63,3% en hiver et en été, respectivement). **Cependant, les wapitis adultes (32,5%) ont été observés presque aussi souvent que les faons de wapitis dans le régime alimentaire des loups en hiver** (Fig. 2). Les femelles constituaient**

la majorité des wapitis adultes d'hiver (76,9%) et d'été (100%) localisés sur les sites où nous avons déterminé le sexe des restes ($n = 26$ et $n = 3$, respectivement). **En revanche, les cerfs étaient moins présents dans l'alimentation des loups que les wapitis, mais la quantité de cerfs dans l'alimentation variait selon la meute et la saison, représentant jusqu'à 40-50% de l'alimentation dans certains cas** (Tableau 1).

Tableau 1. Comparaison saisonnière de l'alimentation du loup gris (*Canis lupus*) pour trois meutes sur des périodes d'hiver (décembre-mars) et d'été (14 jours chacun en juin, juillet, août)

	Meacham		Winter		Mt. Emily		Winter		Wenaha ^a		New pair (OR13)	
	Summer ^b				Summer ^c				Winter ^d		Winter ^e	
	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n
Individual species												
Mule deer	30.0	3	13.0	3	12.5	3	32.3	10	21.4	9	11.1	1
White-tailed deer	10.0	1	4.3	1	0.0	0	3.2	1	9.5	4	11.1	1
Unknown deer spp. ^f	0.0	0	0.0	0	4.2	1	3.2	1	19.0	8	0.0	0
Elk	60.0	6	78.3	18	70.8	17	58.1	18	50.0	21	77.8	7
Other ^g	0.0	0	4.3	1	12.5	3	3.2	1	0.0	0	0.0	0
Condensed ungulate groups												
Deer	40.0	4	18.2	4	19.0	4	40.0	12	50.0	21	22.2	2
Elk	60.0	6	81.8	18	81.0	17	60.0	18	50.0	21	77.8	7
Ungulates by age class												
Fawn	0.0	0	13.6	3	4.8	1	6.7	2	2.4	1	11.1	1
Yearling deer	10.0	1	0.0	0	4.8	1	0.0	0	4.8	2	0.0	0
Adult deer	20.0	2	0.0	0	9.5	2	16.7	5	19.0	8	0.0	0
Unknown age deer ^h	10.0	1	4.5	1	0.0	0	16.7	5	23.8	10	11.1	1
Calf	40.0	4	50.0	11	71.4	15	30.0	9	14.3	6	33.3	3
Yearling elk	10.0	1	4.5	1	0.0	0	0.0	0	4.8	2	0.0	0
Adult elk	10.0	1	22.7	5	9.5	2	20.0	6	26.2	11	44.4	4
Unknown age elk ^h	0.0	0	4.5	1	0.0	0	10.0	3	4.8	2	0.0	0

Note: Results are from 139 predation events for six collared wolves from three packs and a newly formed pair in northeast Oregon, USA, from 2014 to 2015.

^aNo summer data available for this pack.

^bOne summer period (August 2014).

^cThree summer periods (July 2014, June 2015, July 2015).

^dTwo winters (2014, 1.5 months of 2015); monitored wolf split from pack and formed new pair.

^ePart of period (1.5 months); wolf was part of Wenaha pack before forming new pair.

^fInsufficient evidence to identify to species level.

^gOther prey included ground squirrel (*Spermophilus* spp.), flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*), snowshoe hare (*Lepus americanus*), and domestic sheep (*Ovis aries*).

^hInsufficient evidence present to assign age class.

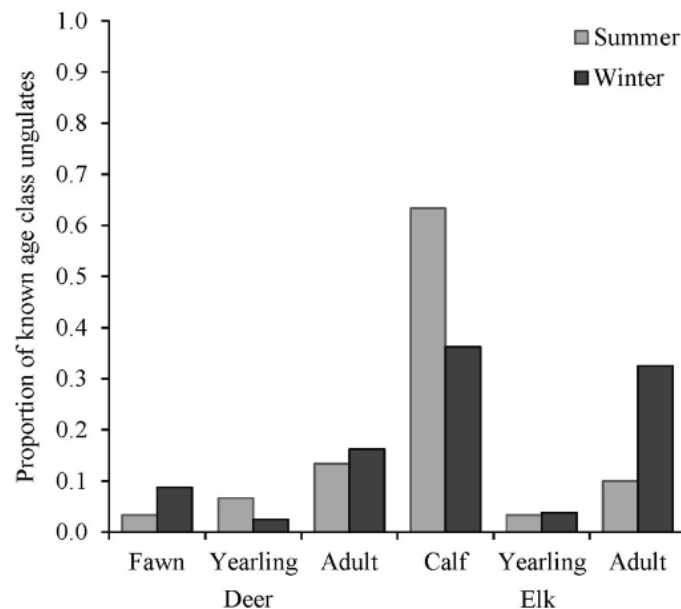


Fig. 2. Proportion d'ongulés de classes d'âge connues dans le régime alimentaire du loup gris (*Canis lupus*) dans un système multi-carnivores multi-proies. La composition du régime alimentaire provient de 134 événements de prédation de loups sur des ongulés documentés pour six loups (trois meutes, un couple de loups nouvellement formé) avec des intervalles de suivi de ≥ 45 jours sur les saisons hivernales (décembre-mars) et ≥ 14 jours sur les saisons estivales (juin-août) dans le nord-est de l'Oregon, aux États-Unis, de 2014 à 2015

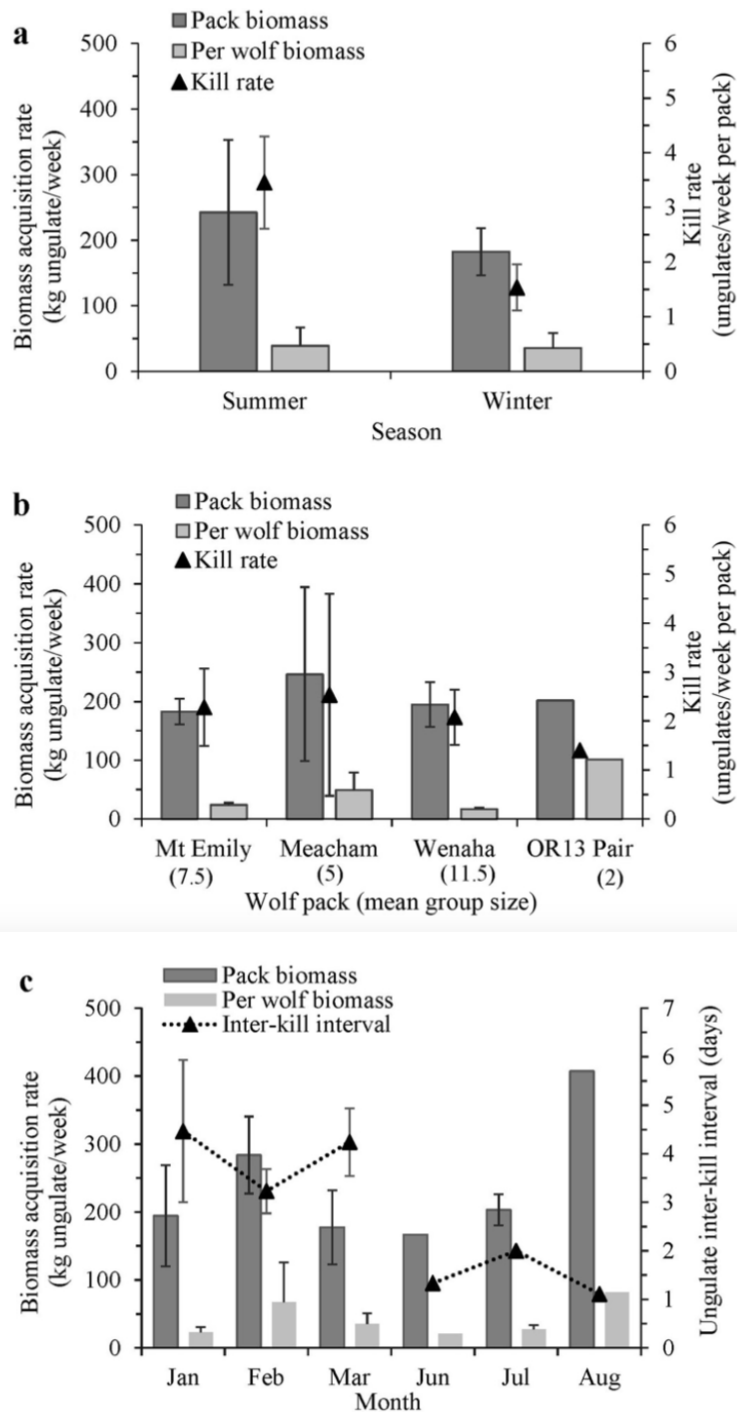


Fig. 3. Estimations du taux moyen de prédation de loups gris (*Canis lupus*) (ongulés/semaine par meute) et de l'intervalle inter-kill d'ongulés (jours), de l'acquisition de biomasse par meute (kg d'ongulés/semaine par meute), de l'acquisition de biomasse par loup (kg d'ongulés/semaine par loup) et des intervalles de confiance à 90% associés par saison (a), meute (b) et mois (c). Intervalles inter-kill et taux moyens dérivés d'acquisition de biomasse pour les meutes de loups, basés sur la masse estimée des proies lors de 134 événements consécutifs de prédation par les loups dans le nord-est de l'Oregon, aux États-Unis, de 2014 à 2015. Les taux d'acquisition de la biomasse par loup ont été dérivés en divisant l'acquisition moyenne de la biomasse par la taille moyenne des groupes de chaque meute et les taux de prédation estimés à l'aide des données de six loups avec des intervalles de suivi ≥ 14 jours sur les saisons d'hiver (décembre-mars) et d'été (juin-août)

L'âge (en années) des proies ongulées variait selon la saison ($F_{1,99} = 3,9, P = 0,1$), mais pas selon les meutes (Tableau supplémentaire S2; $F_{3,97} = 1,0, P = 0,4$). L'âge médian des proies était inférieur à 1 an pendant les deux saisons (été = 0,05 an et hiver = 0,8 an ; voir la Figure supplémentaire S11). Si l'on restreint l'âge à ceux qui ont plus de 2,5 ans (adultes), l'âge des proies

sur les sites de prédation des loups ne varie pas selon la meute ($F_{[3,31]} = 0,4, P = 0,8$) ou la saison ($F_{[1,33]} = 0, P = 0,9$), et l'âge médian était de 8 ans.

Nous avons documenté 18 cas de loups munis d'un collier en train de **charogner**, ce qui représente 11,3% de tous les restes de proies. Tous les loups à collier ont participé à au moins un événement de **charognage** et 77,8% des restes **charognés** étaient des ongulés indigènes (14 sur 18). Les restes d'ongulés non indigènes comprenaient des moutons domestiques ($n = 3$) et des chevaux sauvages ($n = 1$). Nous avons identifié des événements de **charognage** à la fois en hiver ($n = 10$) et en été ($n = 8$). Nos courtes périodes de surveillance estivale n'ont pas permis une comparaison directe entre les deux périodes, mais elles ont suggéré une augmentation de l'activité de **charognage** en été (8 cas sur 8 semaines de loups en été, 10 cas sur 44 semaines de loups en hiver). Nous avons identifié trois cas où les loups ont usurpé les restes de proies de couguars qui se nourrissaient encore activement (événements de **klepto-parasitisme**), sept cas où les loups ont récupéré les restes de proies tuées par d'autres prédateurs (couguar = 6, ours = 1), et quatre cas où les loups ont visité un site de cache de couguar mais où la récupération n'a pas pu être vérifiée.

Taux et intervalles de prédation

Nous avons utilisé 134 événements de prédation d'ongulés, représentant 11 meutes et des intervalles de surveillance spécifiques à la saison ≥ 14 jours (été : moyenne = 16 jours ; hiver : moyenne = 54 jours) pour calculer les taux de prédation. Il n'y avait aucune preuve que les taux de prédation variaient selon la meute (Tableau supplémentaire S2¹; $F_{[3,7]} = 0,2, P = 0,9$), mais ils variaient selon la saison ($F_{[1,9]} = 14,1, P < 0,1$), avec des taux de prédation 2,3 fois plus élevés en été qu'en hiver (Fig. 3a). Les taux d'acquisition de la biomasse totale ne varient pas selon la meute (Fig. 3b ; $F_{[3,7]} = 0,3, P = 0,8$) ou la saison ($F_{[1,9]} = 1,6, P = 0,2$). Il n'y avait aucune preuve que les taux d'acquisition de la biomasse par loup variaient selon la saison ($F_{[1,9]} = 0,04, P = 0,9$) ; cependant, les taux par loup variaient selon la meute (Fig. 3b ; $F_{[3,7]} = 7,1, P < 0,1$). Ces différences s'expliquent par une paire nouvellement formée (le plus petit groupe de loups contrôlé), où les taux d'acquisition de biomasse individuels pour ces loups étaient 4 et 6 fois plus élevés que les Emily (7-8 loups) et Wenaha (11-12 loups), respectivement (Tableau supplémentaire S2 et Figure S2)¹. En cumulant l'été et l'hiver, les meutes de loups ont tué en moyenne 2,2 ongulés/semaine par meute (IC à 90% = 1,6-2,9), et le taux de mortalité moyen cumulé par loup était de 0,4 ongulé/semaine par loup (IC à 90% = 0,2-0,5).

Au fil des saisons, les meutes que nous avons suivies ont tué des proies d'ongulés au moins une fois par semaine (moyenne = 3,2 jours, SE = 0,3), mais les intervalles les plus longs que nous avons documentés entre les événements de prédation d'ongulés étaient de 16 jours en hiver et de 9 jours en été. Il n'y avait aucune preuve que l'IKI variait selon la meute (Tableau supplémentaire S2¹; $F_{[3,120]} = 0,7, P = 0,6$). Des différences saisonnières ($F_{[1,122]} = 9,9, P < 0,1$) et mensuelles (Fig. 3c ; $F_{[6,117]} = 2,2, P < 0,1$) dans l'IKI des ongulés étaient évidentes, où l'IKI moyen pour les meutes de loups était de 3,7 (SE = 0,3) et 1,6 (SE = 0,3) jours en hiver et en été, respectivement.

DISCUSSION

Cette étude rend compte des schémas de prédation de >20% du nombre annuel de meutes et de couples de loups enregistrés dans la population en recolonisation de l'Oregon (ODFW Annual Wolf Reports 2014-2015). Les loups de notre étude s'attaquaient principalement aux wapitis et secondairement aux cerfs, de façon similaire à d'autres **systèmes multi-proies** où les wapitis

constituent une majorité de la biomasse des proies disponibles pour les prédateurs ou sont numériquement dominants en tant qu'espèces disponibles pour les loups en tant que proies (Husseman et al. 2003 ; Smith et al. 2004 ; Atwood et al. 2007 ; Kortello et al. 2007 ; Metz et al. 2012). Dans de nombreux systèmes multi-proies, les cerfs sont souvent plus abondants que les wapitis, mais les wapitis sont systématiquement sélectionnés par les loups dans ces systèmes, quelle que soit l'abondance des autres ongulés (Kortello et al. 2007 ; Metz et al. 2020), ce qui correspond à l'utilisation des wapitis dans cette étude. Ceci suggère que la prédation par les loups dans les systèmes multi-proies est plus susceptible d'avoir des effets au niveau des populations sur les wapitis plutôt que sur les cerfs. En outre, nos résultats sont cohérents avec d'autres études sur la prédation par les loups, puisque les loups du nord-est de l'Oregon se sont attaqués à des classes d'ongulés vulnérables au fur et à mesure de leur disponibilité saisonnière (Husseman et al. 2003 ; Smith et al. 2004 ; Atwood et al. 2007 ; Kortello et al. 2007 ; Metz et al. 2012). Comme prévu, les faons de wapiti constituaient la majorité des proies dans le régime alimentaire estival des loups dans notre étude, en raison de l'afflux de nouveaux-nés vulnérables disponibles dans le paysage associé aux pulsations de naissance des ongulés. Les juvéniles sont plus vulnérables au cours de leurs premiers mois de vie, non seulement en raison de leur taille (plus petits), mais aussi de leur inexpérience (c'est-à-dire de leurs connaissances pour échapper aux prédateurs). De plus, la vulnérabilité des juvéniles se prolonge en hiver car ils ont consacré une grande partie de leurs réserves énergétiques à la croissance et peuvent avoir des réserves de graisse réduites par rapport aux adultes qui entrent dans l'hiver. La plus petite taille des juvéniles entrant dans l'hiver peut également les rendre moins aptes à échapper aux loups dans des conditions environnementales défavorables, comme la neige profonde (Nelson et Mech 1986 ; Huggard 1993b ; Jedrzejewski et al. 2002). Cependant, les faons de cerfs étaient probablement sous-représentés dans notre étude car les méthodes de regroupement des localisations GPS peuvent être biaisées par la localisation des sites de prédation pour les très petites proies (par exemple, les cerfs nouveau-nés <4 kg) en raison des temps de manipulation courts (Demma et al. 2007 ; Planella et al. 2016), donc leur contribution à l'alimentation des loups en été nécessite une étude plus approfondie.

Les taux de prédation hivernal des meutes documentés dans notre étude (1,3 à 2,1 ongulés/semaine) se situent dans la partie inférieure des estimations de ratios rapportées dans des systèmes similaires loups-wapiti (Parc national de Banff - 1,5 à 2,4 tués/semaine : Hebblewhite et al. 2003 ; 2,0-3,6 wapitis/semaine : Kortello et al. 2007). La densité de loups était constante dans la zone d'étude pendant toute la durée de l'étude (de 7 à 10 loups/1000 km²), mais inférieure à la densité de loups rapportée à Banff (26,5 ± 7 loups/1000 km² (moyenne ± SE) ; Kortello et al. 2007), et à l'extrémité inférieure des densités de loups signalées dans l'écosystème du Greater Yellowstone (entre 2 et 99 loups/1 000 km² ; Cubaynes et al. 2014), ainsi que dans les systèmes loup-wapiti établis en Amérique du Nord (entre 8 et 26 loups/1 000 km² ; d'après le Tableau 6.2 de Fuller et al. 2003). Les différences de taille des zones d'étude et la variabilité associée de la densité des proies entre l'UGF du Mont Emily (1992 km²) en Oregon, la vallée de la Bow (340 km²) à Banff, et l'Interior Range (7991 km²) et le Northern Range (995 km²) de Yellowstone (Cubaynes et al. 2014) pourraient également contribuer aux différences de densité observées entre cette étude et celles rapportées pour les études sur les loups dans d'autres systèmes. Il est important de noter que la densité de loups plus faible dans notre étude est probablement due à la nature expansive de la population de loups de l'Oregon. Les différences de taux de prédation hivernal entre les études peuvent être liées à la variation de l'écosystème dans la densité ou la distribution des proies, à la dynamique de la population ou de la meute de loups (par exemple, la densité, la taille de la meute,

la probabilité de présence, le temps écoulé depuis le début de la recolonisation), aux attributs environnementaux qui influencent la vulnérabilité des proies à la prédation (par exemple, un hiver rigoureux, l'épaisseur de la neige), ou à une combinaison de ces facteurs. Par exemple, la densité des wapitis était plus élevée, la densité des loups était plus faible et l'épaisseur de la neige était plus faible dans cette étude que celle rapportée à Banff, ce qui peut expliquer les différences observées (épaisseur de la neige $27,4 \pm 6,4$ cm dans cette étude contre 50 cm à Banff ; Kortello et al. 2007 ; Figures supplémentaires S3 et S41).

À notre connaissance, Metz et al. (2011, 2012) sont les seules autres études nord-américaines à ce jour à rapporter des estimations de taux de mortalité estivale dans un système où le wapiti est déterminé comme la proie principale des loups. En ajustant pour les différences de déclaration (par semaine *vs* par jour), nos estimations de l'acquisition moyenne de biomasse en été (7,5 kg/loup par jour) et en hiver (6,2 kg/loup par jour) étaient dans la fourchette des estimations moyennes rapportées pour les loups à Yellowstone (4,1-8,4 kg/loup par jour et 5,8-8,5 kg/loup par jour pour l'été et l'hiver, respectivement ; Metz et al. 2012). Les taux d'acquisition de la biomasse en été dans notre étude étaient également similaires aux estimations estivales moyennes rapportées pour un système dont l'original était la proie principale (6,6 kg/loup par jour ; Sand et al. 2008). Les taux d'acquisition de biomasse rapportés pour les loups varient largement (0,5-24,8 kg/loup par jour ; voir Mech et Peterson 2003), et bien que l'espèce et la taille de la meute aient des effets évidents sur la taille des proies et la biomasse disponible, **la variabilité saisonnière des classes de proies vulnérables les plus fréquemment utilisées par les loups met également en lumière les compromis de la recherche de nourriture pour un carnivore social** (Metz et al. 2020).

Bien que nous ayons également observé que les taux de prédation plus élevés des meutes en été et les intervalles d'évènement de prédation plus courts qui y sont associés coïncident avec la période de naissance des ongulés (juin-août), nous avons observé que les différences saisonnières dans le nombre de proies tuées ne se traduisaient pas par des différences saisonnières dans les taux moyens d'acquisition de biomasse par meute ou par loup (kg d'ongulés/semaine par loup), ce qui est cohérent avec d'autres études de prédation des loups en été (Metz et al. 2020). **Ni le nombre hebdomadaire ni la biomasse d'ongulés consommés par les loups dans notre étude ne variaient entre les meutes** ; cependant, la prise en compte de la taille moyenne des meutes a révélé des différences entre les meutes dans les taux d'acquisition de biomasse par loup. S'il n'est pas surprenant que le nouveau couple que nous avons suivi ait eu les taux d'acquisition de biomasse par loup les plus élevés (moins de loups partageant la nourriture), il est intéressant de noter que le loup à collier qui a formé ce nouveau couple s'est séparé de la meute Wenaha, qui avait la plus grande taille de meute des loups suivis (12 au moment de la dispersion) et les taux d'acquisition de biomasse par loup les plus bas au moment de la dispersion. Nous n'avions pas une connaissance complète du nombre de loups associés au nouveau couple qui s'est formée lorsque le loup muni d'un collier GPS s'est séparé du reste de la meute Wenaha et il est possible que d'autres loups fassent partie de ce nouveau groupe, ce qui diminuerait les estimations de biomasse par loup rapportées pour le nouveau couple. Cependant, parallèlement aux indices biologiques ou dépendant de la densité qui influencent la dispersion chez les loups (âge, taux de survie, taille de la meute, densités de population de loups et de proies, etc. ; Fuller et al. 2003), les faibles taux d'acquisition de biomasse par loup pourraient refléter un seuil de choix de fitness individuel par rapport à celui du groupe, basé sur les compromis qu'un individu fait entre l'acquisition de biomasse pour répondre à ses besoins énergétiques et la dynamique sociale d'un animal vivant en meute

(probabilité de présence, efficacité de la chasse, opportunités de reproduction, agression intra-meute ; cf. Metz et al. 2011). La population de loups de l'Oregon était en **expansion** au moment de notre étude, avec des tailles de meute très variables (de 2 à 15 loups ; ODFW Annual Wolf Reports), et la taille moyenne des meutes dans notre zone d'étude pendant le suivi de la prédation étaient nettement inférieures aux tailles des meutes signalées dans le parc national de Yellowstone (voir matériel supplémentaire). Des travaux supplémentaires sont probablement nécessaires pour distinguer la **force** de l'influence et le rôle des mécanismes biologiques et comportementaux dans le calendrier de dispersion des loups.

Une forte prédation sélective sur les wapitis juvéniles par les couguars, associée à des populations de couguars à forte densité, indique une prédation **additive** qui explique la faible survie et le recrutement des faons, ainsi que les taux de croissance réduits de la population de wapitis dans cette région avant notre étude (Johnson et al. 2013 ; Clark 2014 ; Clark et al. 2014 ; Davidson et al. 2014). **Dans cette étude, les loups ont utilisé des classes d'âge juvéniles de wapitis en été et en hiver.** Si elle est couplée aux densités de couguars mesurées précédemment, alors cette utilisation continue de wapitis juvéniles par un second prédateur pourrait intensifier les effets descendants des carnivores sur les populations de wapitis dans ce système. Cependant, une réponse décalée dans l'utilisation des proies par rapport à la disponibilité a été rapportée dans les modèles de prédation du loup pour d'autres systèmes multi-prédateurs et multi-proies (Kortello et al. 2007), où l'utilisation d'une ressource proie spécifique a continué après que la disponibilité ait diminué. Le premier couple de loups reproducteurs documenté dans la zone d'étude (2012 ; rapport annuel sur les loups de l'ODFW, R. Morgan, communication personnelle) a coïncidé avec le pic des ratios faon/biches (nombre de faon pour 100 biches) rapporté pour la zone au cours des 8 années précédentes (rapports sur les troupeaux de wapitis des montagnes Rocheuses de l'ODFW 2010-2017). Cela suggère que la proportion de faons de wapitis que nous avons observée dans l'alimentation des loups était probablement le reflet d'une disponibilité accrue de faons dans le paysage à la fois saisonnière (c'est-à-dire la pulsation des naissances) et par rapport au pic du nombre de faon de wapitis au début de la recolonisation par les loups. Depuis, les ratios faon/biches rapportés à la fin de notre étude (c'est-à-dire 5 ans après la recolonisation par le loup) étaient similaires à ceux rapportés avant le pic.

Une étude de la mortalité néonatale des wapitis dans 12 populations a mis en évidence une **mortalité compensatoire** de la part de tous les prédateurs (à l'exception des ursidés, dont la prédation par les ours s'est avérée additive), et a montré que l'effet de la prédation des nouveau-nés sur la dynamique globale de la population pourrait être plus faible que prévu si la prédation par de multiples prédateurs était entièrement additive (Griffin et al. 2011). La forme de mortalité variait selon le prédateur et interagissait avec le climat, ce qui signifie que le rôle des autres facteurs abiotiques est essentiel dans l'évaluation des **effets descendants** sur les populations de proies. Il convient de noter que la concurrence interspécifique entre les couguars et les ours était un facteur important contribuant aux effets observés, ce qui démontre comment la présence et l'interaction avec des prédateurs conspécifiques peuvent influencer la forme que prend la mortalité (par exemple, additive, compensatoire ou combinaisons partielles) dans les systèmes (Griffin et al. 2011). Une autre étude récente a démontré la capacité des interactions interspécifiques entre les loups et l'ours brun (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) à modifier de manière contre-intuitive les effets descendants en réduisant les taux de mortalité des ongulés (Tallian et al. 2017), ce qui suggère que le fait de négliger la compétition entre prédateurs pourrait entraîner une sous-estimation des coûts pour les espèces subordonnées et une surestimation des effets de prédateurs multiples sur les

populations de proies. En outre, la mortalité des loups causée par l'homme est souvent plus élevée dans les paysages gérés pour une utilisation anthropique, ce qui suggère que les loups dans les systèmes non protégés pourraient ne pas atteindre les tailles de meute observées dans les zones protégées, ce qui réduirait également les effets sur les populations de proies.

Dans les systèmes où les wapitis sont relativement abondants, il est probable qu'ils soient les principales proies des loups et qu'ils soient les espèces les plus susceptibles d'être affectées par la prédation des loups, mais la quantification directe de ces effets dépassait le cadre de cette étude. Les schémas de prédation par le loup que nous avons documentés étaient similaires à d'autres systèmes multi-proies en Amérique du Nord où le wapiti est présent. Par conséquent, en général, nous pensons que nos résultats sont représentatifs des schémas généraux de prédation des loups lorsque la taille des meutes est petite ou moyenne, comme c'était le cas au cours de cette étude.