

## Prédation hiérarchique : sélection des loups (*Canis lupus*) le long des parcours de chasse et sur les sites de prédation

### Hierarchical predation: wolf (*Canis lupus*) selection along hunt paths and at kill sites

Heather M. McPhee, Nathan F. Webb, and Evelyn H. Merrill

Received 18 September 2011. Accepted 13 January 2012. Published at [www.nrcresearchpress.com/cjz](http://www.nrcresearchpress.com/cjz) on 19 April 2012.

H.M. McPhee,\* N.F. Webb<sup>†</sup>, and E.H. Merrill. Department of Biological Sciences, University of Alberta, CW 405 Biological Sciences Building, Edmonton, AB T6G 2E9, Canada.

Corresponding author: Heather M. McPhee (e-mail: [hmmcphee@ualberta.ca](mailto:hmmcphee@ualberta.ca)).

\*Present address: Parks Canada, Northern Prairies Field Unit, Box 12, Waskesiu Lake, SK S0J 2Y0, Canada.

<sup>†</sup>Present address: Alberta Sustainable Resources Development, Fish and Wildlife Division, 9920-108 Street, Edmonton, AB T5K 2M4, Canada.

Can. J. Zool. 90: 555–563 (2012)

doi:10.1139/Z2012-021

Published by NRC Research Press

#### Résumé

La prédation est un processus hiérarchique par lequel un prédateur est contraint de tuer des proies dans la zone qu'il a choisie pendant la chasse. Nous démontrons la nature **hiérarchique** de la prédation à l'aide de données sur les déplacements de six loups (*Canis lupus* L., 1758) munis de colliers GPS dans les montagnes Rocheuses de l'Alberta, au Canada, en couplant les lieux où ils tuent leurs proies ongulées avec leur parcours de chasse précédent. Le choix de l'endroit où chasser a limité les caractéristiques influençant l'endroit où les loups tuaient au sein de leur parcours de chasse. Plus précisément, les loups choisissaient de chasser là où la densité des proies était supérieure à la densité moyenne de leur territoire, mais la densité des proies n'était pas liée à l'emplacement des sites de prédation dans le parcours de chasse choisi. Les loups ont choisi de chasser dans les vallées ouvertes et près des bordures d'habitat, là où les proies sont les plus prévisibles, détectables ou vulnérables, ce qui a pu être renforcé par une probabilité plus élevée de tuer dans ces caractéristiques le long des parcours de chasse. En revanche, les loups ont choisi de chasser relativement plus loin des plans d'eau gelés et plus près des sites de forage que des sites de prédation, ce qui indique que des processus différents se produisent pendant les phases de chasse et de capture de la proie. Le fait de traiter la prédation comme une **séquence hiérarchique** permettra de s'assurer que le rôle des caractéristiques des proies et du paysage sur les processus de prédation n'est pas sur- ou sous-estimé en **découplant** les sites de prédation des parcours de chasse, ce qui conduira à une meilleure compréhension **mécaniste** de la prédation dans des environnements hétérogènes.

#### INTRODUCTION

Les modèles traditionnels d'interactions prédateur-proie supposent que les prédateurs cherchent au **hasard** et que les proies sont distribuées au **hasard**, ce qui devrait conduire à une distribution aléatoire des lieux où les prédateurs tuent les proies (Holling 1959). **Des études récentes montrent que les endroits où les grands prédateurs tuent leurs proies, appelés sites de prédation (Kill site), ne sont pas distribués au hasard dans les environnements naturels** (Johnson et al. 2002, Kristan et Boarman 2003 ; Hebblewhite et al. 2005 ; Kauffman et al. 2007). Au contraire, l'emplacement des sites de prédation est fonction de l'endroit où les prédateurs choisissent de chasser (Travis et Palmer 2005 ; Nachman 2006), de la distribution des proies et de leur capacité de prédation (Fryxell et al. 2007 ; McLellan et al. 2010), et des facteurs environnementaux qui influencent la **détection** des proies, leur accès ou le succès d'une attaque (Lima et Dill 1990 ; Mech et al. 1998 ; Forrester et

Steele 2004 ; Hebblewhite et al. 2005 ; Wirsing et al. 2010). De plus, il est maintenant reconnu que les **processus** de prédation, tout comme la sélection de l'habitat (Johnson 1980 ; Rettie et Messier 2000 ; McLoughlin et al. 2004 ; Searle et al. 2006), sont de nature **hiérarchique** (Hopcraft et al. 2005 ; Hebblewhite et al. 2005 ; MacNulty et al. 2007) : lorsqu'un prédateur choisit de chasser dans les limites où il est capable de tuer une proie. Par conséquent, le choix du lieu de chasse limite la variation des caractéristiques des proies et du paysage auxquelles les prédateurs sont exposés le long des parcours de chasse discrets, ce qui affecte à son tour le lieu où les proies sont tuées.

Bien qu'il soit reconnu que les processus de prédation sont hiérarchiques (McLoughlin et al. 2004 ; Hebblewhite et al. 2005 ; Hopcraft et al. 2005 ; MacNulty et al. 2007), les approches récentes visant à déterminer comment l'hétérogénéité spatiale des proies et les caractéristiques du paysage influencent l'emplacement des sites de prédation ont suivi deux approches qui dissocient le site de prédation du parcours de chasse précédent, et ne tiennent donc pas pleinement compte de la nature hiérarchique de la prédation. **Premièrement**, les caractéristiques des sites de prédation ont été comparées à celles de points aléatoires au sein d'un territoire (James et Stuart-Smith 2000 ; Thogmartin et Schaeffer 2000 ; Johnson et al. 2002 ; Kristan et Boarman 2003 ; Kauffman et al. 2007), plutôt qu'aux zones où le prédateur chassait auparavant. **Deuxièmement**, même lorsque la conception de l'analyse a reconnu que le lieu où les prédateurs tuent dépend du lieu où ils chassent, les deux processus ont été **découplés** en utilisant des ensembles de données indépendants plutôt que des ensembles de données imbriqués (par exemple, Hebblewhite et al. 2005 ; Atwood et al. 2009).

Ne pas considérer la prédation comme une séquence de processus hiérarchiques étroitement liés peut conduire à des conclusions qui peuvent sous-estimer ou surestimer les effets des caractéristiques des proies ou du paysage sur l'acte de prédation lui-même. Par exemple, Hopcraft et al. (2005) ont comparé la quantité de couverture lors de la traque à des points aléatoires à la même caractéristique sur des sites de télémétrie du lion (*Panthera leo* (L., 1758)) et sur des sites de prédation situés indépendamment. Les zones de traque à forte couverture ont été associées à une plus grande probabilité de sites de prédation ; cependant, puisque les lions ont également choisi de chasser dans ces zones, les sites de prédation peuvent partiellement résulter des zones à forte couverture de traque en raison d'un effort de chasse accru dans ces régions. De plus, l'influence des caractéristiques des proies ou du paysage sur l'acte de tuer, peut être sous-évaluée, ou ne pas être détectée du tout, si ces caractéristiques ont des effets opposés sur l'endroit où les prédateurs chassent et sur la probabilité de tuer dans le trajet de chasse. Par exemple, les loups (*Canis lupus* L., 1758) peuvent choisir de chasser dans des habitats ouverts (Huggard 1993 ; Mech et al. 1998 ; MacNulty et al. 2007), mais peuvent être limités à tuer dans des parcelles boisées où les proies sont les plus vulnérables (Hebblewhite et al. 2005). Par conséquent, la forêt de conifères serait plus abondante à des endroits aléatoires que le long des parcours de chasse et l'influence du couvert forestier sur l'acte de de prédation pourrait être sous-estimée.

Dans cet article, nous présentons une approche permettant d'évaluer la prédation comme une **séquence hiérarchique** en examinant où les loups se préparent à chasser et où, dans le parcours de chasse précédent, ils sont le plus susceptibles de tuer des proies ongulées, notamment des wapitis (*Cervus elaphus* L., 1758), des orignaux (*Alces alces* (L., 1758)), des chevaux sauvages (*Equus caballus* L., 1758), des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)) et des cerfs mulet (*Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817)). Nous avons utilisé les données sur les mouvements des loups de six meutes différentes habitant des terrains montagneux dans le centre-ouest de l'Alberta,

au Canada, pour distinguer les parcours de chasse séquentiels conduisant aux emplacements des sites de prédation identifiés à partir des visites sur le terrain et de l'analyse des grappes GPS (Webb et al. 2008). Comme la chasse est généralement considérée comme mutuellement exclusive de la manipulation (temps de consommation) des proies tuées chez les grands carnivores (Holling 1959 ; Kauffman et al. 2007 ; Merrill et al. 2010), nous avons également exclu de l'analyse les emplacements multiples reflétant la manipulation sur les sites de prédation, ce qui distingue l'étude actuelle des études générales sur la sélection de l'habitat (Kauffman et al. 2007).

En évaluant la prédation comme un **processus hiérarchique**, nous avons étudié l'hypothèse selon laquelle les loups choisiraient de chasser là où les **rencontres** sont les plus **probables**, ce qui limiterait la variation des caractéristiques des proies et du paysage, de sorte que les caractéristiques affectant la **vulnérabilité** des proies et la **probabilité** de **détection** seraient plus influentes sur l'endroit où les proies sont tuées dans les chemins de chasse sélectionnés. Nous avons également évalué si certaines influences sur les processus distincts de la prédation pouvaient être sous-estimées ou surestimées si la nature hiérarchique de la prédation était négligée. Nous avons spécifiquement prédit que les loups choisiraient de chasser dans les zones à forte densité de proies (Murray et al. 1994 ; Hebblewhite et al. 2005) ou dans les zones où les proies sont trouvées de manière **prévisible** en hiver, comme dans les **zones d'hivernage** à faible altitude (Huggard 1993 ; Hebblewhite et al. 2005 ; Allen et al. 2008), car la capture est conditionnée par la première rencontre avec une proie (Hebblewhite et al. 2005 ; Atwood et al. 2007, 2009). De plus, nous nous attendions à ce que les loups choisissent de chasser dans des zones où le taux de recherche était élevé, comme le long des lisières naturelles (Whittington et al. 2005 ; Bergman et al. 2006), des structures linéaires (James et Stuart-Smith 2000), et dans les vallées ouvertes et à faible pente (Huggard 1993 ; Hebblewhite et al. 2005 ; MacNulty et al. 2007), mais pour éviter les zones à forte fréquentation humaine, telles que les routes très fréquentées et les sites de forage où la recherche pourrait être interrompue (Kuzyk et al. 2004 ; Whittington et al. 2005 ; Frair et al. 2007). À l'intérieur d'un parcours de chasse, nous avons prédit que les caractéristiques influençant la détection des proies, y compris la zone d'habitat ouvert (Huggard 1993 ; Hebblewhite et al. 2005), et la vulnérabilité des proies, y compris les régions au relief doux (Kunkel et al. 2004), la couverture de conifères (Hebblewhite et al. 2005), et la proximité de plans d'eau gelés (Huggard 1993 ; MacNulty et al. 2007), joueraient un rôle plus important dans l'endroit où les proies étaient tuées à l'intérieur des parcours de chasse.

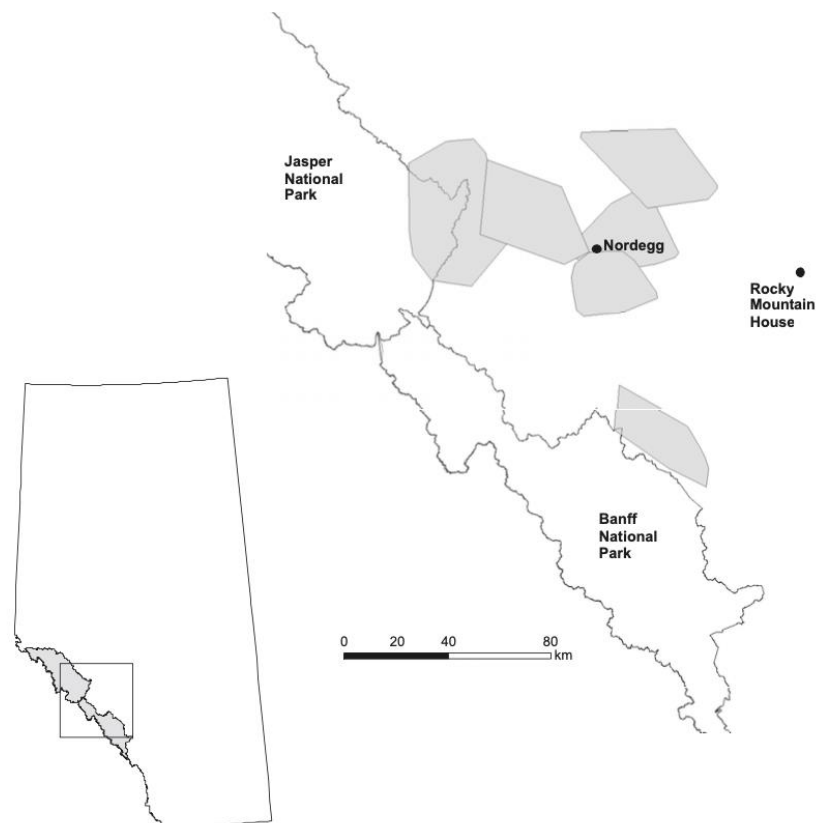
## MATERIEL ET METHODES

### Zone d'étude

Les loups ont été étudiés sur le versant central est des Rocheuses, à l'ouest de Rocky Mountain House, en Alberta (52°27'N, 115°45'W ; Fig. 1), au Canada. Le terrain allait de contreforts doux dans la partie orientale de la région d'étude aux montagnes Rocheuses accidentées ( $\leq 3100$  m) à l'ouest. L'habitat était principalement (>50%) une forêt de conifères, composée de pin tordu (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon), d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.). De petites zones de basses terres naturelles, de prairies subalpines et de peuplements de forêts de feuillus, dont le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.), parsèment la matrice forestière. Dans les montagnes, la roche nue et la glace permanente étaient étendues, recouvrant près d'un quart de la région étudiée. Des blocs de coupe forestière et un réseau de lignes sismiques pétrolières et gazières, de pipelines, de sites de forage et de sentiers récréatifs pour les piétons et les véhicules motorisés étaient également répandus dans les piémonts. Les chutes de neige **mensuelles**

moyennes au poste de garde forestier de Nordegg (52°30'N, 116°03'W) étaient de 22 à 28 cm pendant les mois de décembre 2005 à avril 2006 (Environnement Canada 2009).

Les densités de loups variaient de 22,3 loups/1000 km<sup>2</sup> dans les contreforts orientaux et diminuaient à 9,7 loups/1000 km<sup>2</sup> en se déplaçant vers l'Est dans les montagnes, avec une densité moyenne de loups dans la zone d'étude de 12,4 loups/1000 km<sup>2</sup> (Webb 2009). Dans cette région, les loups sont chassés pendant une saison de 10 mois et piégés pendant 6 mois sans aucun quota de récolte. Les densités des principales espèces de proies dans la région comprenaient 0,28 ± 0,17 wapiti/km<sup>2</sup> (moyenne ± SE), 0,24 ± 0,04 orignal/km<sup>2</sup>, 0,10 ± 0,02 cheval sauvage/km<sup>2</sup> et 0,61 ± 0,06 cerf de Virginie et cerf mulet/km<sup>2</sup> (Webb 2009).



**Fig. 1.** Carte de la zone d'étude et des limites de territoire de polygone convexe minimum (PCM) à 100% durant l'hiver 2005-2006 de six loups (*Canis lupus*) dans le versant central Est des Montagnes Rocheuses, Canada

### Capture, pose de colliers et surveillance des loups

Au cours de l'hiver 2005-2006, six loups ont été capturés dans six meutes différentes à l'aide d'un filet de tir hélicoptéré (protocole de protection des animaux de l'Université de l'Alberta n° 391305, 353112 et 411601). Les tailles de meute des loups munis de colliers étaient de 4, 5, 5, 6, 6 et 8 loups (5,3 ± 0,27 loups/meute, moyenne ± SE). Les loups étaient équipés de colliers GPS téléchargeables à distance Lotek 4400S (Lotek Engineering, Newmarket, Ontario, Canada). Les positions GPS ont été obtenues à intervalles de 2 heures de décembre 2005 à avril 2006, accumulant 75-793 positions par loup. Nous avons également recueilli des données de 15 minutes sur quatre loups du 17 février 2006 au 14 mars 2006, que nous avons utilisées pour tester la largeur de la zone tampon du parcours de chasse et pour déterminer l'erreur modélisée du site de prédation (voir ci-dessous). Des essais précédents utilisant des colliers GPS Lotek dans la région d'étude ont enregistré des localisations sur >82% des tentatives de fixation, ce qui indique que le biais induit par l'habitat est minime (Frair

et al. 2004 ; McKenzie et al. 2009). L'erreur de mesure du GPS avait une valeur moyenne de 14 m et suivait une distribution de Laplace avec  $p = 0,1123$  (McKenzie et al. 2009).

### **Définition des territoires des loups, des sites de prédation et des parcours de chasse**

Nous avons utilisé des localisations GPS sur 2 heures pour définir les territoires et les parcours de chasse des loups. Les territoires ont été délimités sous la forme d'un polygone convexe minimum (PCM) de 100% des positions GPS 2 h pour chaque individu. Les sites de prédation ont été identifiés à partir de visites sur le terrain et de prédation potentielles, identifiées en analysant des grappes de points GPS séquentiels de 2 h des six loups dans des zones contraintes, représentant des emplacements potentiels de manipulation sur les sites de prédation (par exemple, Sand et al. 2005 ; Webb et al. 2008 ; Knopff et al. 2009). Plus précisément, les sites de prédation ont été identifiés en trois étapes. Dans un premier temps, SaTScan (Kulldorff et al. 2005) a été utilisé avec les contraintes spatio-temporelles de l'éq. 4 de Webb et al. (2008) pour identifier 378 sites potentiels de prédation des six loups entre décembre 2005 et mars 2006. Ensuite, environ 63% ( $n = 237$ ) des groupes ont été visités sur le terrain dans les 45 jours recommandés pour identifier les véritables sites de chasse (Webb et al. 2008). La présence de restes de proies dans un rayon de 200 m des centres des grappes et des indices de prédation par les loups, y compris des **séquences de poursuite**, des indices de lutte ou des carcasses **désarticulées**, ont été utilisés pour confirmer la présence d'une prédation (Webb et al. 2008). Enfin, en utilisant l'éq. 5 de Webb et al. (2008), qui comprend le nombre d'emplacements dans un rayon de 100 m, le nombre de jours dans la grappe, la pente et la densité des lignes sismiques, les 141 grappes restantes non visitées de positions GPS de 2 heures ont été évaluées pour déterminer les sites de chasse les plus probables. Bien que les visites sur le terrain permettent souvent de distinguer le type de proie tuée, les modèles ne pouvaient classer les cas de prédation que comme des proies à gros corps (wapiti, orignal ou cheval) ou à petit corps (cerf de virginie ou mulet). Les grappes non visitées désignées comme sites de prédation ont donc été distinguées en tant que proies à gros corps ou à petits corps en suivant le modèle statistique le mieux classé (eq. 7) de Webb et al. (2008) qui incluait le nombre d'emplacements dans un rayon de 100 m, les jours passés dans la grappe, la pente et la densité des lignes sismiques en utilisant des données GPS de 2 heures et un seuil de  $P > 0,5$ . Le temps passé dans les grappes qui n'ont pas été classés comme sites de prédation a été considéré comme un temps d'inactivité le long du parcours de déplacement, lorsque les loups se reposaient probablement ou entretenaient des interactions sociales. L'erreur de classification des sites de prédation a été estimée en prédisant de manière aléatoire 37% des grappes du 17 février au 14 mars 2006 qui ont toutes été visitées. L'erreur de classification a été considérée comme minimale car il y avait <5% d'erreur de classification des sites de prédation (4% d'erreur d'omission et 0% d'erreur de commission) et <5% d'erreur de distinction de la taille des proies (3% d'erreur de classification d'un petit corps comme étant un grand corps et 1% d'erreur de classification d'un grand corps comme étant un petit corps).

Les trajets de chasse ont ensuite été définis comme la séquence des longueurs de trajets en ligne droite entre les emplacements GPS successifs de 2 heures, en commençant par le premier point GPS après que le loup ait quitté le site de chasse précédent et en continuant jusqu'au premier point marquant la grappe de points GPS du site de chasse suivant. Les loups sont des prédateurs coureurs (Atwood et al. 2007) qui chassent généralement de manière continue tout en se déplaçant (Mech et Boitani 2003) et dans cette zone d'étude, ils capturent une nouvelle proie entre 4 et 340 heures après avoir fini de manipuler la proie précédente, quelle que soit la taille du dernier repas (McPhee et al. 2012). Par conséquent, nous avons considéré que les loups étaient susceptibles de tuer à n'importe quel moment de la chasse, et donc que l'ensemble du parcours de chasse était disponible

pour tuer. Nous n'avons pas considéré le temps passé à manipuler des proies sur un Kill-site ou le temps passé loin d'un Kill (voir ci-dessous) mais y revenant toujours (<2,5% du temps total) comme faisant partie du parcours de chasse.

### Sélection des parcours de chasse et des sites de prédation

Nous avons déterminé ce qui influençait le choix des endroits où les loups chassaient à l'intérieur des territoires en comparant les caractéristiques des emplacements GPS à 2 h des six loups le long des parcours de chasse (à l'exclusion des emplacements de manipulation des animaux tués) à des points disponibles aléatoires (1 point/500 m<sup>2</sup>) à l'intérieur des territoires, dont la taille variait de 660 à 3250 km<sup>2</sup>. Nous avons également déterminé la sélection des endroits où les loups ont tué le long des sentiers de chasse en comparant les emplacements des sites de chasse ( $n = 60$ ) avec les caractéristiques des proies et du paysage à des points disponibles aléatoires (1 point/500 m<sup>2</sup>) choisis dans un rayon de 500 m autour du sentier de chasse. Un rayon de 500 m incorporait  $88\% \pm 0,05\%$  (moyenne  $\pm$  SE) des localisations GPS de 15 min des quatre loups suivis intensivement du 17 février 2006 au 14 mars 2006.

Pour les deux analyses de sélection, nous avons caractérisé les densités de proies et les caractéristiques du paysage aux emplacements GPS et aux points disponibles en faisant la moyenne des valeurs des cellules de 30 m  $\times$  30 m dans un tampon de 300 m autour de chaque emplacement. Une zone tampon de 300 m correspondait à la distance moyenne approximative (262 m) entre le compteur et la proie, identifiée lors du suivi des loups dans une zone d'étude adjacente (Hebblewhite et al. 2005).

Les densités des espèces de proies dans la zone d'étude ont été calculées en quatre étapes (Webb 2009). Tout d'abord, on a compté sur le terrain le nombre de groupes de boulettes fécales déposées au cours de l'hiver 2005-2006 le long de 372 transects (1 km  $\times$  2 m) par des wapitis, des orignaux, des chevaux et des cerfs. Les transects ont été répartis géographiquement afin d'englober la gamme d'habitats et des caractéristiques du paysage. Les comptages de groupes de pelotes de réjection pour chaque espèce ont été échantillonnés dans des segments de 100 mètres. Ces comptages ont été validés et ajustés pour la non-détection sur la base de modèles dérivés des comptages du dernier segment du transect et d'une seconde recherche intensive du même segment. **Deuxièmement**, ces comptages ajustés ont été directement interpolés sur l'ensemble de la zone d'étude en utilisant la pondération inverse de la distance ( $1/d^2$ ) comme des comptages de cellules de 30 m  $\times$  30 m. **Troisièmement**, les comptages interpolés de pelotes de réjection de wapitis et d'orignaux ont ensuite été comparés aux comptages aériens hivernaux ( $n = 16$ ) de ces deux espèces dans les mêmes zones et au cours des mêmes années afin de déterminer un rapport entre les comptages de pelotes de réjection de wapitis et d'orignaux et les animaux respectifs à une échelle de 30 m. Les densités de chevaux et de cerfs ont ensuite été déduites en multipliant le rapport entre les groupes de pelotes de réjection de chaque espèce respective et les individus pour l'original par un facteur basé sur les taux de dépôt de la taille du corps (Tyler 1972 ; Joyal et Ricard 1986 ; Rogers 1987 ; Sawyer et al. 1990 ; Persson et al. 2000), qui était de 2,36 pour les cerfs et de 0,69 pour les chevaux (Webb 2009). Enfin, bien que des estimations de la densité des proies d'ongulés par espèce aient été dérivées, ces densités ont été combinées en proies à gros corps (wapiti, orignal, cheval) et à petit corps (cerf de virginie) dans notre analyse parce que les grappes de kill-site prédites ne pouvaient distinguer les kills que de ces deux types. Nous avons utilisé la densité totale de chaque type de proie (gros et petit corps) estimée dans la zone tampon de 300 m à chaque point utilisé et aléatoire (nombre/km<sup>2</sup>) comme mesure des densités de proies.

Les caractéristiques du paysage comprenaient l'élévation (m), dérivée d'un modèle numérique d'élévation de 30 m comme la valeur moyenne des cellules de 30 m × 30 m dans la zone tampon de 300 m de rayon, et la rugosité du terrain calculée comme l'écart standard de l'élévation dans la même zone tampon. À l'aide d'une carte de couverture terrestre à 10 classes dérivée d'une image Landsat Thematic Mapper de 2001 (28,5 m × 28,5 m), les zones (ha/km<sup>2</sup>) de forêt de conifères et d'ouvertures naturelles dans chaque point tampon de 300 m ont été identifiées. Les forêts de conifères comprenaient les conifères à couvert ouvert, les conifères à couvert fermé et les peuplements mixtes de feuillus et de conifères, tandis que les ouvertures naturelles comprenaient les prés, les prairies, les terres humides et les blocs de coupe de moins de 14 ans (pour plus de détails, voir Frair et al. 2005 ; Visscher 2006). La distance aux lisières naturelles a été définie comme la distance à l'interface habitat ouvert-forêt de conifères la plus proche identifiée à partir de la carte de la couverture terrestre. La distance à l'eau a été considérée comme la distance la plus proche du bord d'un lac ou d'une rivière, identifié sur une carte hydrologique à l'échelle de 1 : 50 000. Les caractéristiques anthropiques comprenaient la distance aux routes (km) et la distance aux sites de forage (km), cartographiées à partir de l'imagerie satellite radar indienne (selon Frair et al. 2007).

### Analyse statistique...

## RESULTATS

Plusieurs variables étaient corrélées et ne pouvaient pas être incluses simultanément dans les analyses multivariées. La distance aux routes et le relief du terrain n'ont pas été incluses dans l'analyse du parcours de chasse ou du site de prédation parce qu'elles étaient significativement corrélées avec la distance aux sites de forage (parcours de chasse :  $r = 0,71$  ; site de prédation :  $r = 0,72$ ) et l'altitude (chasse :  $r = 0,76$  ; site de prédation :  $r = 0,73$ ), respectivement. Sur les sites de prédation, la quantité d'habitat forestier dans la zone tampon de 300 m était aussi positivement corrélée avec la quantité d'habitat ouvert ( $r = 0,90$ ). Par conséquent, nous avons choisi d'utiliser la distance aux sites de forage, l'altitude et la superficie de l'habitat ouvert comme mesures des variables du paysage parce que ces caractéristiques expliquent le mieux la variation dans les modèles basés sur la statistique de Wald. Parmi les autres **covariables** relatives aux proies et au paysage, il n'y avait pas de multicollinéarité importante et toutes les variables avaient des valeurs VIF <2.

La sélection par le loup d'une zone à chasser augmente avec la **densité** des proies de petite et de grande taille (Tableau 1). Par conséquent, les parcours de chasse présentaient en moyenne des densités plus élevées de proies de grande taille (différence moyenne = 0,34 proie/km<sup>2</sup> ; IC à 95% = 0,28 à 0,38 proie/km<sup>2</sup>) et de proies de petite taille (différence moyenne = 0,18 proie/km<sup>2</sup> ; IC à 95% = 0,08 à 0,21 proie/km<sup>2</sup>) le long des parcours de chasse qu'à l'intérieur des territoires. Bien que les loups aient choisi de chasser dans des zones où la densité des proies était élevée, ni la densité des petits ( $P = 0,46$ ) ni celle des grands ( $P = 0,29$ ) n'ont influencé l'endroit où les loups tuaient leurs proies à l'intérieur de leurs territoires (Tableau 2).

Les loups ont choisi de chasser et de tuer à basse altitude (Tableaux 1, 2). De même, les loups ont choisi de chasser et de tuer des proies dans des parcours de chasse proches des lisières naturelles et la sélection pour les lisières naturelles était particulièrement forte dans les zones où les proies de grande taille étaient nombreuses (Tableau 1). Les loups ont choisi de chasser dans des zones où les habitats forestiers et ouverts sont abondants (Tableau 1), mais ils étaient particulièrement susceptibles de tuer des proies de grande taille par rapport aux proies de petite taille dans les habitats

ouverts (Tableau 2). Alors que les loups avaient tendance à chasser près des sites de forage, ils étaient moins susceptibles de tuer près de ces caractéristiques (Tableaux 1, 2). En revanche, les loups étaient plus susceptibles de tuer à proximité de plans d'eau comme les rivières et les lacs, même s'ils choisissaient de chasser loin (Tableaux 1, 2).

**Tableau 1.** Coefficients d'un modèle exponentiel décrivant la sélection relative des zones de chasse par six loups (*Canis lupus*) au cours de l'hiver 2005-2006 sur le versant central Est des Rocheuses près de Nordegg, Alberta, Canada.

| Covariate                        | $\beta$ | SE   | Wald   | P      | Exp ( $\beta$ ) |
|----------------------------------|---------|------|--------|--------|-----------------|
| Density (no./km <sup>2</sup> )   |         |      |        |        |                 |
| Large-bodied prey                | 0.33    | 0.16 | 2.05   | 0.04   | 1.39            |
| Small-bodied prey                | 2.56    | 0.37 | 6.91   | <0.001 | 12.94           |
| Distance to wells (km)           | -0.02   | 0.01 | -1.93  | 0.05   | 0.98            |
| Elevation (100 m)                | -0.33   | 0.02 | -20.07 | <0.001 | 0.72            |
| Distance to edges (km)           | -2.44   | 0.34 | -7.23  | <0.001 | 0.09            |
| Distance to water (km)           | 0.65    | 0.10 | 6.16   | <0.001 | 1.91            |
| Open (ha)                        | 0.30    | 0.03 | 11.54  | <0.001 | 1.35            |
| Forest (ha)                      | 0.13    | 0.02 | 5.58   | <0.001 | 1.14            |
| Density large prey $\times$ edge | 2.76    | 1.12 | 2.47   | 0.01   | 15.80           |
| Full model                       |         |      | 1057   | <0.001 |                 |

**Note:** Exponential model parameters were derived using logistic regression.

**Tableau 2.** Coefficients dérivés d'un modèle exponentiel décrivant le risque relatif des sites de prédation de six loups (*Canis lupus*) au cours de l'hiver 2005-2006 sur le versant central Est des Rocheuses, près de Nordegg, Alberta, Canada

| Covariate                                  | $\beta$ | SE   | Wald  | P     | Exp ( $\beta$ ) |
|--|---------|------|-------|-------|-----------------|
| Prey size (small 0, large 1)               | -0.63   | 0.36 | -1.76 | 0.08  | 0.53            |
| Distance to wells (km)                     | 0.10    | 0.04 | 2.31  | 0.02  | 1.10            |
| Elevation (100 m)                          | -0.14   | 0.06 | -2.31 | 0.02  | 0.87            |
| Distance to edges (km)                     | -2.70   | 1.50 | -1.81 | 0.07  | 0.07            |
| Distance to water (km)                     | -1.00   | 0.60 | -1.66 | 0.10  | 0.37            |
| Open (ha)                                  | -0.09   | 0.08 | -1.11 | 0.27  | 0.91            |
| Open $\times$ prey size (small 0, large 1) | 0.26    | 0.10 | 2.57  | 0.01  | 1.29            |
| Full model                                 |         |      | 27.8  | <0.01 |                 |

**Note:** Exponential model parameters were derived using logistic regression.

Notre étude est l'une des premières à analyser explicitement la prédation comme un ensemble de processus hiérarchiques et spatiaux. Bien que des travaux antérieurs aient reconnu la nature hiérarchique des processus de recherche, de rencontre et de mise à mort des proies (Hebblewhite et al. 2005 ; MacNulty et al. 2007), les sites de prédation ont généralement été découplés du parcours de chasse qui les précède ou les processus ont été biaisés par l'inclusion de lieux reflétant la manipulation sur les sites de prédation (Merrill et al. 2010). En couplant les trajets de chasse avec les sites de prédation, nous avons constaté que le choix du lieu de chasse était largement déterminé par la densité des proies, ce qui peut augmenter la probabilité de rencontrer des proies par rapport à ce que l'on pourrait attendre si les loups chassaient au hasard au sein de leurs territoires. Lorsqu'il existe une hétérogénéité spatiale dans la densité des proies, le choix de chasser là où les proies sont les plus denses, peut avoir des implications sur la façon dont nous estimons le rôle des prédateurs sur les populations de proies avec des modèles tels que les réponses fonctionnelles (Holling 1959). La mesure la plus couramment utilisée pour estimer la densité des proies dans les modèles de réponse fonctionnelle dérivés empiriquement est la densité moyenne des proies sur le territoire d'un loup (Hayes et al. 2000 ; Dale et al. 1994 ; Messier 1995 ; Vucetich et al. 2002 ; Webb 2009). Si l'exposition aux proies est plus importante que ce qui est attendu par la densité moyenne des proies sur le territoire, les taux de mortalité peuvent augmenter plus rapidement que ce qui est prévu par les estimations du modèle de réponse fonctionnelle basées sur les valeurs



moyennes de la densité des proies sur le territoire (par exemple, Mols et al. 2004). Par conséquent, dans les environnements où les loups peuvent être sélectifs, l'effet des prédateurs sur leurs proies peut être sous-estimé. De plus, la sélection pour les zones de fortes densités de proies à l'échelle du parcours de chasse peut contribuer à la forte variation constatée dans les modèles empiriques de **réponse fonctionnelle** (Dale et al. 1994 ; Vucetich et al. 2002) si des loups ayant des densités de proies moyennes similaires sur leur territoire sont en réalité exposés à des niveaux différents en raison d'une hétérogénéité spatiale variable des proies. La forte variation des modèles de **réponse fonctionnelle** peut conduire à une difficulté à discerner la nature de la courbe de **réponse fonctionnelle** (Marshall et Boutin 1999) et donc le rôle des loups sur les populations de proies.

Lorsque le choix du lieu de chasse est pris en compte, nous n'avons constaté aucune autre influence de la densité des proies sur le lieu de prédation des proies. En chassant exclusivement dans les zones à forte densité de proies, la gamme de densités de proies à laquelle les loups sont exposés le long des parcours de chasse peut ne pas être suffisante pour influencer le lieu où les proies sont tuées à l'échelle fine d'un parcours de chasse (Marshall et Boutin 1999). Par ailleurs, les rencontres temporelles avec les proies le long d'un parcours peuvent être hautement stochastiques et la prévisibilité des proies ou les facteurs influençant la détection ou la vulnérabilité des proies peuvent jouer un rôle plus important dans le lieu où les loups tuent leurs proies. Par exemple, dans cette région, les ongulés recherchent des habitats ouverts à basse altitude où ils peuvent trouver du fourrage, ainsi que des zones à proximité de lisières naturelles (Frair et al. 2007 ; Allen et al. 2008 ; Wolf et al. 2009). Les ongulés étaient plus susceptibles d'être tués dans les parcours de chasse dans ces zones ouvertes de faible altitude proches des lisières, ce qui peut indiquer que, indépendamment de l'abondance des proies, celles-ci peuvent être trouvées de manière plus **prévisible** dans ces zones en hiver (Stephens et Peterson 1984 ; Huggard 1993 ; Mech et al. 1998 ; Hebblewhite et Pletscher 2002 ; Kuzyk et al. 2004 ; Bergman et al. 2006 ; MacNulty et al. 2007). Les grandes proies étaient particulièrement plus susceptibles d'être tuées dans des zones ouvertes que les petites proies, ce qui peut refléter leur probabilité accrue de détection (Hebblewhite et Pletscher 2002). La mesure dans laquelle différents habitats modifient la **vulnérabilité** d'un type de proie par rapport à d'autres n'est pas bien étudiée, mais elle a des implications importantes pour les **patrons de prédation** dans l'espace (Holt 2002 ; Joly et Patterson 2003) qui pourraient contribuer à la dynamique de prédation telle que le changement de proie (Vucetich et al. 2002).

Dans les cas où les caractéristiques du paysage influencent à la fois la chasse et la prédation, comme la distance aux lisières naturelles et aux zones de faible altitude, les schémas de sélection pour la chasse par les loups seraient probablement renforcés par des prédatons réussies. En revanche, les loups n'ont pas évité les zones proches des forages pendant la chasse, peut-être parce que les routes associées aux forages facilitent la mobilité des prédateurs (James et Stuart-Smith 2000 ; McKenzie 2006 ; Houle et al. 2010), mais moins d'animaux ont été tués près de ces zones d'activité humaine. Les perturbations humaines associées aux sites de forages peuvent dissuader ou gêner les loups lorsqu'ils tentent de tuer des proies à proximité de zones à forte fréquentation humaine, **ou par la suite lors de leur consommation** (Eide et Ballard 1982 ; Zimmermann et al. 2007). En fait, nous avons constaté que parce que les loups évitaient de tuer des proies près des sites de forage, les taux de prédation étaient plus faibles lorsqu'ils chassaient près de ces caractéristiques (McPhee et al. 2012). Nous avons également constaté que les loups ne choisissaient pas de chasser près des plans d'eau gelés, mais choisissaient de chasser près des lisières naturelles et étaient plus susceptibles de tuer près des plans d'eau gelés. Si nous n'avions pas considéré la prédation comme un processus hiérarchique et distingué la séquence de prédation des études de sélection de l'habitat qui incluent

les emplacements de manipulation sur les sites de prédation, qui sont souvent situés sur des plans d'eau gelés (Webb 2009), nous aurions pu manquer ces différences et être incapables de distinguer les effets des caractéristiques du paysage sur les processus distincts de prédation.

Au cours des deux dernières décennies, les écologistes ont demandé la décomposition de la prédation en ses processus constitutifs afin d'obtenir une meilleure compréhension mécaniste de la façon dont les prédateurs et les proies interagissent (Lima et Dill 1990). En réponse, il y a eu une progression des analyses pour les grands carnivores, allant de l'examen du chevauchement spatial des prédateurs et des proies, à la comparaison des sites de prédation avec des emplacements aléatoires (Bergman et al. 2006 ; Kauffman et al. 2007), jusqu'à des analyses plus détaillées examinant où les prédateurs rencontrent les proies et les tuent avec succès (Hebblewhite et al. 2005 ; Atwood et al. 2009). Nous avons démontré d'autres avantages à traiter la prédation comme un **processus hiérarchique** en couplant les sites de prédation avec le parcours de chasse qui les précède. L'inconvénient d'une approche basée sur les mouvements GPS des prédateurs est qu'elle ne nous permet pas de quantifier directement les rencontres avec les proies, notamment à des échelles spatiales et temporelles fines, ce qui n'est finalement possible que par des observations directes (MacNulty et al. 2007). Par conséquent, nous restons limités à la déduction, plutôt qu'à l'évaluation directe, des facteurs qui influencent une attaque une fois que les proies sont rencontrées. Cependant, le fait de traiter la prédation comme un ensemble de processus hiérarchiques permet d'éclairer la manière dont les décisions comportementales à une échelle donnée contraignent les processus d'ordre inférieur. En conséquence, le rôle des caractéristiques sur les processus distincts de la prédation peut être mieux distingué, ce qui conduira à une compréhension plus **mécaniste** des interactions prédateur-proie dans des environnements hétérogènes.