

# Temps de prédation : mesure des taux de prédation dans un paysage hétérogène avec de multiples types de proies

Oikos 121: 711–720, 2012

doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20203.x

© 2011 The Authors. Oikos © 2011 Nordic Society Oikos

Subject Editor: Joseph Bailey. Accepted 31 August 2011

## Time-to-kill: measuring attack rates in a heterogenous landscape with multiple prey types

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

H. M. McPhee ([bmmcphee@ualberta.ca](mailto:bmmcphee@ualberta.ca)), N. F. Webb and E. H. Merrill, Dept of Biological Sciences, Univ. of Alberta, CW405, Biological Sciences Building, Edmonton, AB, T6G 2E9, Canada. Present address for HMM: Box 12, Waskesiu Lake, SK, S0J 2Y0, Canada. Present address for NFW: Alberta Sustainable Resource Development, Fish and Wildlife Division, 9920-108 Street, Edmonton, AB, T5K 2M4, Canada.

### Résumé

Bien que l'hétérogénéité spatiale des proies et des paysages soit connue pour contribuer à la variation autour des modèles de **réponse fonctionnelle** prédateur-proie, peu d'études ont quantifié ces effets. Nous illustrons une nouvelle approche utilisant des données provenant des trajectoires de déplacement hivernales de loups munis de colliers GPS dans les montagnes Rocheuses du Canada et des modèles temps-événement avec risques concurrents pour mesurer l'effet des caractéristiques des proies et des paysages sur le temps de capture, qui est la réciproque du taux d'attaque ( $aN$ ) dans la **réponse fonctionnelle** de Holling. Nous avons évalué 13 modèles a priori représentant des mécanismes hypothétiques influençant les **taux de prédation** dans un paysage hétérogène avec deux types de proies. Les modèles allaient de variantes de l'équation du disque de Holling, incluant le taux de recherche et la densité des proies, à un modèle complet incluant la densité des proies et leur disparité, les **taux de recherche**, la satiété et les caractéristiques du paysage, qui ont été mesurées le long de la trajectoire du loup. **Les taux de déplacement des loups pendant la recherche expliquent davantage la variation du temps nécessaire pour tuer que la densité des proies.** Les loups n'ont pas compensé la faible densité de leurs proies par une augmentation de leurs taux de déplacement et il y a peu de preuves que l'agrégation spatiale des proies influence les taux de prédation dans ce système à proies multiples. Le modèle le plus performant pour prédire le temps nécessaire à l'acte de prédation ne comprenait que la **vitesse** de recherche et les caractéristiques du paysage. Les loups ont tué leurs proies plus rapidement en terrain plat, probablement en raison d'une vulnérabilité accrue due à l'accumulation de neige, tandis que les taux de prédation étaient plus faibles lorsque les loups chassaient près d'éléments construits par l'homme, probablement en raison des perturbations humaines. La compréhension des sources de variation des taux de prédation permet d'affiner les modèles de réponse fonctionnelle, ce qui peut conduire à une gestion plus efficace des relations prédateurs-proies dans les paysages dominés par l'homme.

### INTRODUCTION

L'influence des prédateurs sur les populations de proies peut modifier les processus de l'écosystème et entraîner des effets en cascade (Fortin et al. 2005, Beschta et Ripple 2009). Par conséquent, une compréhension des interactions prédateur-proie est essentielle pour une conservation efficace des communautés prédateur-proie (Dale et al. 1994, McLellan et al. 2010). **Un élément central des interactions prédateur-proie est la réponse fonctionnelle**, qui décrit les taux de prédation des

prédateurs sur un gradient de densité de proies (Solomon 1949, Holling 1959*a*). Les modèles traditionnels de **réponse fonctionnelle** supposent que les interactions ont lieu dans des environnements homogènes et à grain fin (Solomon 1949, Holling 1959*a*, Holt 2002). Cette hypothèse n'est probablement pas valable dans la plupart des systèmes naturels (Holt 2002) et peut conduire à une grande variabilité autour des taux de prédation attendus pour des densités de proies données (Dale et al. 1994, Marshal et Boutin 1999, Vucetich et al. 2002). Déterminer comment l'hétérogénéité spatiale des proies et les caractéristiques du paysage influencent la dynamique prédateur-proie est depuis longtemps un thème de l'écologie des communautés (Lima et Dill 1990, Holt 2002).

Deux éléments clés qui contribuent à la variation des modèles de **réponse fonctionnelle** sont le « **temps de manipulation** » et le « taux d'attaque » (Holling 1959*b*, Streams 1994, Messier 1995, Merrill et al. 2010). Le **temps de manipulation** correspond au temps nécessaire pour consommer une proie une fois qu'elle a été tuée (Holling 1959*b*, Streams 1994, Nachman 2006), et dépend de la taille de la proie (Rao 2003, Webb 2009, MacNulty et al. 2009), de la taille et de la composition des groupes se nourrissant de la proie (Hayes et al. 2000, Packard 2003), et de la quantité consommée par les prédateurs ou perdue par les charognards concurrents (Stahler et al. 2002). Le temps total que les prédateurs passent à manipuler les proies limite les taux de prédation en réduisant le temps disponible pour la recherche et la poursuite des proies lorsque la poursuite des proies est mutuellement exclusive de la manipulation (Holling 1959*b*, Streams 1994, Messier 1995).

Dans les modèles classiques de **réponse fonctionnelle**, tels que l'équation du disque de Holling (1959*b*), le taux d'attaque résulte du fait que le prédateur chasse au sein d'une densité de proies donnée ( $N$ ) avec un « taux de recherche » ou « taux de découverte instantanée » ( $a$ ) constant pendant le temps de poursuite. Le produit de ces résultats ( $aN$ ) est le nombre de proies tuées par unité de temps de poursuite, en supposant que toutes les proies rencontrées sont tuées instantanément (Holling 1959*b*). Dans les cas où les proies ne sont pas tuées instantanément, Holling (1959*b*) a attribué une période « d'identification » juste avant la capture comme faisant partie du temps de manipulation dans les modèles. Lors de la modélisation empirique des taux de prédation, cette phase d'identification est souvent considérée comme faisant partie de la phase de taux d'attaque, probablement en raison de l'incapacité à distinguer le moment précis de la rencontre sans observation directe. Nous nous référons donc au « taux d'attaque » comme le nombre de proies rencontrées et tuées à une densité de proies donnée pendant la période où le prédateur est en poursuite active (Streams 1994, Miller et al. 2006, Nachman 2006, Merrill et al. 2010). Cette définition du taux d'attaque est distincte du taux de prédation car les taux de prédation sont mesurés comme le nombre de proies tuées sur un intervalle de temps qui comprend à la fois la poursuite et le temps de manipulation (Miller et al. 2006, Turesson et al. 2006, Merrill et al. 2010).

Les taux d'attaque sont généralement dérivés de deux approches. **Premièrement**, le nombre de proies tuées est compté pendant le temps que le prédateur passe à poursuivre la proie (temps de poursuite de la proie) (Fryxell et Doucet 1993, Cosner et al. 1999, Miller et al. 2006). Dans ce cas, on suppose généralement que les captures réussies se produisent presque instantanément et on parle alors parfois de **taux de rencontre** (Cosner et al. 1999, Nachman 2006, Miller et al. 2006). **Deuxièmement**, l'inverse du taux d'attaque est calculé comme le temps nécessaire pour trouver et tuer une proie (temps de poursuite/proie) (Streams 1994, Mols et al. 2004), ce que nous appelons le **temps pour tuer** et qui a également été appelé le temps de premier passage (McKenzie et al.

2009). Dans les deux cas, les estimations des taux d'attaque s'appliquent uniquement à la densité de proies sur laquelle elles sont mesurées, qui est le plus souvent supposée être constante dans l'espace.

Les études de modélisation ont identifié les **taux d'attaque** comme une source majeure de variation expliquant les déviations par rapport aux taux de prédation attendus dans les **réponses fonctionnelles** (Cuddington et Yodiz 2002, Mols et al. 2004, Travis et Palmer 2005, McKenzie 2006). Cependant, il est rare que des études empiriques menées dans des environnements naturels sur le terrain identifient des sources de variabilité dans les taux d'attaque qui ne soient pas liées au temps de manipulation, en particulier pour les grands prédateurs. Cela est dû en grande partie au fait qu'il est difficile d'observer directement les prédateurs le long de leur parcours de chasse complet dans des systèmes naturels où le temps de poursuite n'est pas confondu avec le temps de manipulation (mais voir Scheel et Packer 1991). Par exemple, lors du suivi de la neige (Patterson et Messier 2000, Whittington et al. 2005, Hebblewhite et al. 2005) et lors de relocalisations peu fréquentes avec télémétrie (Hayes et al. 2000, Fryxell et al. 2007, Webb 2009), les caractéristiques le long des parcours de chasse des prédateurs peuvent être mesurées (Whittington et al. 2005, Maletzka et al. 2008) et associées à l'emplacement des sites de prédation (Hebblewhite et al. 2005, McPhee 2009), mais le temps précis que le prédateur a pris pour trouver et tuer chaque proie ne peut être distingué du temps qu'il a également pris pour manipuler la proie. Par conséquent, la variation des taux d'attaque reste liée à la variation des temps de manipulation.

Dans cet article, nous étendons une nouvelle approche pour modéliser la façon dont les caractéristiques des proies et du paysage influencent le temps nécessaire pour tuer, quantifiant ainsi leur influence sur la variation des taux d'attaque (Merrill et al. 2010). Nous évaluons les données de plusieurs loups équipés de colliers de positionnement global (colliers GPS) dans le centre-ouest de l'Alberta, au Canada, le long de chemins de chasse discrets menant à la mise à mort de différents types de proies, en utilisant une approche des risques concurrents avec des modèles temps-événement. Les loups sont des prédateurs qui se déplacent à la course (Atwood et Gese 2007) et dont on considère généralement qu'ils chassent en permanence tout en se déplaçant (Mech et Boitani 2003). Puisque les loups de cette zone d'étude tuent des proies entre 4 et 340 heures après avoir fini de manipuler la proie précédente, nous avons considéré le temps total entre les cas de prédation, excluant le temps de manipulation, ou le temps pour tuer une proie, comme une mesure de la réciproque du taux d'attaque (Mols et al. 2004, McKenzie et al. 2009, Merrill et al. 2010).

Nous avons comparé le poids de la preuve de 13 modèles concurrents afin de déterminer quels facteurs expliquent le mieux la variation du temps nécessaire pour tuer des loups s'attaquant à des proies ongulées de petite et de grande taille le long de parcours de chasse distincts (Tableau 1). Plus précisément, nous avons prédit que le temps nécessaire à la capture serait affecté par le **taux de recherche** seul ou en combinaison avec la densité des proies. Les **taux de recherche** et les densités de proies peuvent augmenter directement les **taux de rencontre** (Holling 1959*b*) ou modifier indirectement le succès des attaques (Abrams 1990). En outre, la distribution des proies modifie la densité effective des proies (Fryxell et al. 2007, McLellan et al. 2010) et peut entraîner une diminution des **taux de rencontre** et un allongement du temps nécessaire pour tuer. La taille de la dernière proie tuée, qui influence la **satiété** du prédateur et sa motivation à chasser (Hayes et al. 2000, Turesson et al. 2006, Jeschke 2007), peut influencer le temps nécessaire pour tuer la prochaine proie. Enfin, une variété de caractéristiques du paysage, qui affectent la **mobilité** des prédateurs, la **détection** des proies et la **vulnérabilité** (Huggard 1993, James et Stuart-Smith 2000, Kuzyk et al. 2004, Hebblewhite et al. 2005, McKenzie 2006, MacNulty et al. 2007, Whittington et al. 2005, MacPhee et al. 2012a

Kauffman et al. 2007, Webb et al. 2008) peuvent affecter le temps nécessaire pour les loups de tuer en fonction de la taille des ongulés.

**Tableau 1.** Modèles concurrents expliquant la variation du temps nécessaire aux loups pour tuer des proies de petite taille (cerf) ou de grande taille (wapiti, orignal, cheval sauvage) au cours de l'hiver 2005-2006 sur le versant central Est des Rocheuses, en Alberta (Canada)

Concept	Explanation	Model
Null	Time-to-kill is not influenced by any variables.	H1. No variables
Traditional	Holling's (1959b) prediction that search rate and prey density influence time-to-kill.	H2. Search rate and prey density
Effective density	Prey density affects time-to-kill and patchiness of prey may further alter the 'effective' density.	H3. Prey density H4. Search rate, prey density and patchiness H5. Search rate and prey patchiness
Compensatory	Predators compensate for low prey density or aggregation by faster search movement. Search rate alone, or an interaction of search rate with prey density may drive time-to-kill.	H6. Search rate H7. Search rate, prey density, search rate $\times$ prey density
Satiation	Size of the prey previously eaten influences time-to-kill.	H8. Size of previous prey
Landscape characteristics	Landscape characteristics that alter prey accessibility or vulnerability act alone or in combination with search rate, prey density, and prey patchiness to influence time-to-kill.	H9. Landscape H10. Landscape, prey density, prey patchiness H11. Landscape, search rate H12. Landscape, prey density, patchiness, search rate
Full model	All of the above factors influence the time-to-kill.	H13. Previous size, density, patchiness, search rate, landscape

## METHODES

### Zone d'étude

Cf. MacPhee et al. 2012b

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

Six loups de six meutes différentes, habitant des zones distinctes de la région d'étude ont été capturés par hélicoptère à l'aide de filets (protocoles de protection des animaux de l'Université de l'Alberta n° 391305, 353112 et 411601) et ont été équipés de colliers GPS téléchargeables à distance. Les tailles des meutes avec les colliers étaient de 4, 5, 5, 6, 6 et 8 loups (moyenne  $\pm$  SE 5,7  $\pm$  0,56 loups par meute<sup>-1</sup>). Les positions GPS ont été collectées à intervalles de 2 heures entre décembre 2005 et mars 2006, et les données ont été téléchargées à distance à partir des colliers toutes les 1 à 2 semaines. Pour quatre loups, les positions GPS ont été collectées à intervalles de 15 minutes pendant le mois de mars 2006.

### Identification des sites de prédation et temps de prédation

Les sites de prédation ont été identifiés en trois étapes. Tout d'abord, les sites de prédation potentiels ont été identifiés en suivant les études récentes prédisant les sites de prédation des grands carnivores à partir des données de mouvement GPS (Sand et al. 2008, Webb et al. 2008, Knopff et al. 2009). Plus précisément, les sites de prédation ont été identifiés à partir de grappes de points GPS séquentiels de 2 heures des six loups dans des zones contraintes, représentant les emplacements potentiels de manipulation sur les sites de prédation selon l'approche de Webb et al. (2008). Les contraintes spatio-temporelles de l'équation 4 de Webb et al. (2008) ont été appliquées avec SaTScan (Kulldorff et al. 2005) et 378 « grappes » potentielles ont été identifiées pour les six loups entre décembre 2005 et mars 2006. Ensuite, environ 63% ( $n = 237$ ) des grappes ont été visitées sur le terrain dans le délai recommandé de 45 jours pour identifier les véritables de prédation. Les visites sur le terrain ont permis d'identifier un total de 44 sites de prédation (petits 28, grands 16). La présence d'animaux tués a été confirmée en suivant les procédures de Webb et al. (2008) si des restes de proies ont été trouvés dans un rayon de 200 m des centres des grappes et

si des indices de prédation par le loup, y compris des carcasses désarticulées, des signes de lutte et des preuves de séquences de poursuite, distinguaient ces sites des **événements de charognage**. Enfin, sur les 378 grappes identifiées, 37% ( $n = 141$ ) n'ont pas été visités sur le terrain. En utilisant le modèle statistique le mieux classé qui prédit la probabilité de sites de prédation dans cette zone, qui comprend le nombre d'emplacements dans un rayon de 100 m, le nombre de jours à l'amas, la pente et la densité des lignes sismiques (Eq. 5 dans Webb et al. 2008), avec un seuil de probabilité de  $p > 0,90$ , nous avons identifié les grappes qui étaient le plus probablement des sites de prédation (proies de petite ou de grande taille) à partir des données GPS de 2 heures (Webb et al. 2008). Les grappes non visitées désignées comme des sites de prédation ont ensuite été distinguées comme des sites de prédation de proies de grande taille ( $n = 9$ ) ou de petite taille ( $n = 11$ ) selon le modèle statistique le mieux classé qui comprenait le nombre d'emplacements dans un rayon de 100 m, les jours où la grappe, la pente et la densité des lignes sismiques, comme spécifié dans Webb et al. (2008) (Eq. 7) en utilisant les données GPS de 2 heures (Webb 2009) et un seuil  $p > 0,5$ . L'erreur de classification des sites de prédation a été estimée en prédisant aléatoirement 37% des grappes de mars 2006 qui ont tous été visités et a fourni des estimations de 5% d'erreur pour la mauvaise 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'une petite proie comme une grande proie et 1% d'erreur de classification d'une grande proie comme une petite).

Bien que la trajectoire complète d'un loup comprenne une séquence de trajets de chasse interrompue par la manipulation sur les sites de prédation, notre analyse a utilisé le temps entre les kills comme unité d'analyse, à l'exclusion du temps de manipulation aux kills-sites. **Nous avons défini des trajets de chasse distincts, commençant par le premier point GPS après que le loup ait quitté la grappe de kill précédent, ce qui signifie que le loup a fini de manipuler la dernière proie et a recommencé à chasser, et se poursuivant jusqu'au premier point marquant la grappe de kill suivant.** Le temps passé le long de ce chemin a été identifié comme le temps de capture et ne se chevauche pas avec la manipulation après que la proie ait été tuée (Streams 1994, Cosner et al. 1999, Miller et al. 2006). Le temps passé sur les sites non classés comme kill-sites a été considéré comme du temps d'inactivité le long du parcours de chasse et a été inclus dans la mesure du temps de prédation. Le temps de manipulation comprenait le temps qu'un loup passait sur une grappe classée comme kill-site, ainsi que le temps qu'il passait loin de cette grappe (2,5% du temps total) mais revenant toujours au kill-site. Dans aucun cas, les loups n'ont tué d'ongulés pendant ces incursions loin de la manipulation sur le kill-site, selon les données de terrain et les données modélisées des grappes.

### **Caractéristiques des parcours de chasse**

Les parcours de chasse discrets étaient composés d'une série de segments de 2 heures qui se terminaient par une absence de capture (0) et conduisaient au segment final se terminant par une capture (1) et étaient traités comme des événements récurrents chez chaque loup (Cleves et al. 2008). Les covariables mesurées le long de chaque segment de 2 heures tenaient compte de l'évolution de l'exposition aux proies et des caractéristiques du paysage que les loups traversaient le long du parcours de chasse (Cleves et al. 2008). L'exposition aux proies et aux caractéristiques du paysage a été déterminée par la mise en place d'un tampon de 500 m autour des segments rectilignes reliant les positions GPS de 2 heures le long d'un parcours de chasse. Une zone tampon de 500 m autour des segments de ligne de 2 heures a incorporé  $88 \pm 0,05\%$  des emplacements GPS de 15 minutes des quatre loups ayant fait l'objet d'une surveillance intensive en mars 2006 (fourchette :

77-99%, longueur médiane du pas = 24 m) et a été considérée comme englobant la majorité de l'activité moyenne des loups à l'intérieur des segments de 2 heures.

La zone située à l'intérieur de la ligne droite de 500 m de chaque segment de 2 heures a été considérée comme un substitut du taux de recherche ( $\text{km}^2/2 \text{ h}$ ). L'exposition aux petites et grandes densités de proies a été considérée en utilisant une mesure relative de l'utilisation dérivée en trois étapes (voir Webb 2009 pour plus de détails). Tout d'abord, les groupes de crottes déposés pendant l'hiver par les wapitis, les orignaux, les chevaux et les cerfs ont été comptés comme le nombre de groupes de crottes dans des segments de 100 m sur 372 transects de 1 km sur 2 mètres. Les comptages ont été ajustés pour tenir compte de la non-détection des groupes de pelotes de réjection en se basant sur des modèles dérivés du comptage du dernier segment de transect et d'une seconde recherche très intensive du segment actuel de 100 m. Les comptages ajustés des groupes de crottes ont été interpolés dans des pixels de  $30 \times 30 \text{ m}$  sur l'ensemble de la région en utilisant une pondération inverse de la distance ( $1/d^2$ ). Les valeurs interpolées représentaient une mesure relative de l'utilisation et n'ont pas été corrigées pour les préférences d'habitat des espèces de proies.

Ensuite, la somme des valeurs interpolées des groupes de crottes spécifiques à l'espèce dans des pixels de  $30 \times 30 \text{ m}$ , a été comparée aux nombres de wapitis et d'orignaux individuels estimés par les relevés aériens hivernaux de l'Alberta Sustainable Resource Development selon la méthode de Gasaway et al. (1986) pour les mêmes zones au cours de la même saison. Plus précisément, des rapports ont été obtenus en comparant les comptages interpolés de groupes de crottes et les estimations des relevés aériens pour les orignaux dans trois unités de gestion de la faune (UGF) et pour les wapitis dans 16 UGF de la zone d'étude. Ces rapports ont été utilisés pour convertir les densités de groupes de crottes des estimations interpolées de la zone de  $30 \times 30 \text{ m}$  en densités d'orignaux et de wapitis. Puisque les relevés aériens pour les cerfs et les chevaux n'ont pas été effectués, nous avons utilisé un ratio des taux de défécation hivernale des cerfs ( $2,36\times$ ) et des chevaux ( $0,69\times$ ) par rapport aux orignaux (Tyler 1972, Joyal et Ricard 1986, Rogers 1987, Sawyer et al. 1990, Persson et al. 2000) pour convertir les équivalents orignaux dérivés comme décrit ci-dessus en densités de cerfs et de chevaux (Webb 2009). Bien que les estimations sur le terrain de la densité des proies d'ongulés aient été dérivées par espèce, ces densités hivernales ont été combinées en deux mesures distinctes des proies de grande taille (wapiti, orignal, cheval) et de petite taille (cerf) dans notre analyse afin de correspondre à la capacité des modèles prédictifs en grappes à distinguer ces types de proies (Webb et al. 2008). Les valeurs moyennes de la densité des grandes et petites proies dans chaque segment de chemin de chasse de 500 m représentent la densité des proies et l'écart type de ces pixels est considéré comme un indice de la disparité des proies, qui peut modifier la densité effective des proies (Fryxell et al. 2007, McLellan et al. 2010).

Les caractéristiques du paysage le long des segments de sentiers de chasse ont été déterminées de manière similaire en utilisant les valeurs de pixels  $30 \times 30 \text{ m}$  dans chaque segment de parcours de chasse de 500 m de tampon. Nous avons évalué deux variables spécifiques qui représentaient la proximité des zones ouvertes et qui étaient donc censées influencer la détection des proies par les loups : la distance (km) des plans d'eau gelés (Huggard 1993, MacNulty et al. 2007) et la superficie ( $\text{ha km}^2$ ) des habitats ouverts dans chaque segment tampon (Huggard 1993, Hebblewhite et al. 2005, MacNulty et al. 2007). Les habitats ouverts comprenaient les prés naturels, les prairies, les zones humides et les blocs de coupe âgés de 14 ans, tels que dérivés d'une image Landsat Thematic Mapper de 2001 (Frair et al. 2005, Visscher 2006). Nous avons également examiné trois variables

qui influencent la vulnérabilité des proies : la rugosité du terrain (relief) (Huggard 1993), la densité des lisières naturelles ( $\text{km km}^2$ ) (Bergman et al. 2006) et le couvert forestier ( $\text{ha km}^2$ ) (Hebblewhite et al. 2005). La rugosité du terrain a été mesurée comme l'écart type d'un modèle numérique d'élévation de 30 m de la région d'étude. La densité ( $\text{km km}^2$ ) des bordures naturelles comprenait les bordures de lacs et de rivières dérivées d'une carte hydrologique à l'échelle 1 : 50000 (Frair et al. 2005) et les interfaces habitat ouvert-forêt de conifères identifiées à partir de la carte de couverture du sol. La superficie ( $\text{ha km}^2$ ) de la forêt de conifères, définie comme étant des conifères à couvert ouvert ou fermé et des peuplements mixtes de feuillus et de conifères, a également été identifiée à partir de la carte de la couverture terrestre. Enfin, comme les humains sont associés aux caractéristiques anthropiques et qu'ils pourraient perturber les séquences de chasse des loups qui chassent près de ces caractéristiques, nous avons également inclus la densité ( $\text{km km}^2$ ) des caractéristiques linéaires (lignes sismiques et pipelines) et la distance aux sites de forages (km) et aux routes (km) cartographiées à partir de l'imagerie satellitaire radar indienne (Frair et al. 2005).

## Analyse statistique

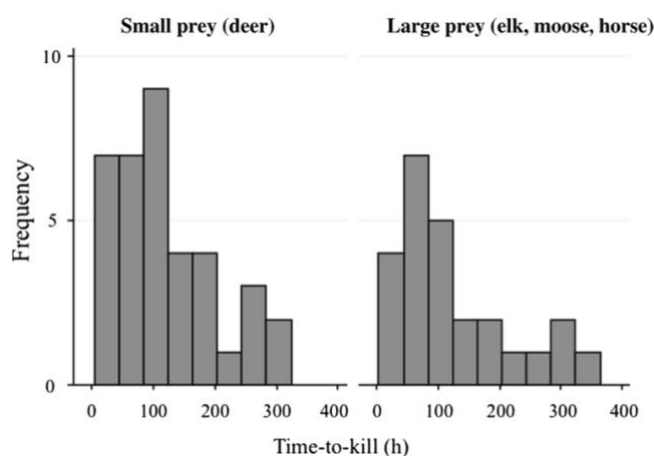
*Covariables et fragilité du modèle...*

*Hypothèses statistiques...*

*Hypothèses concurrentes...*

## RESULTATS

Nous avons analysé 64 parcours de chasse des six loups de meutes distinctes conduisant à 39 carcasses de proies de petite taille et 25 de grande taille. Parmi ceux-ci, 4 (6%) des parcours de chasse avaient un temps de capture supérieur à 360 heures (15 jours) et ont été considérés comme un artefact d'un cas de prédation manqué entre le début et la fin d'un parcours de chasse. La durée moyenne  $\pm$  SE pour tuer les petites proies était de  $117,8 \pm 13,81$  h, tandis que la durée moyenne  $\pm$  SE pour tuer les grandes proies était de  $126,2 \pm 18,46$  h (Fig. 1). Les courbes de risque pour chaque type de proie étant proportionnelles aux temps de prédation observés (analyse résiduelle de Schoenfeld :  $p = 0,24$ ), nous avons adopté un cadre de risques concurrents non stratifiés pour tous les modèles. Aucune covariable n'a semblé avoir une relation non linéaire avec le temps de prédation et toutes les variables ont satisfait à l'hypothèse de risques proportionnels sur la base d'un test résiduel de Schoenfeld ( $p > 0,05$ ).



**Figure 1.** Histogramme des temps de prédation des grandes (wapiti, orignal, cheval) et petites (cerf) proies par six loups durant l'hiver 2005-2006 dans le versant central Est des Rocheuses de l'Alberta, Canada

Le modèle incluant le taux de recherche, mesuré comme la surface couverte dans un segment de 2 heures, et les variables du paysage a eu le plus de poids (Tableau 2). Plus les loups fouillaient de surface en 2 heures, plus le risque relatif de tuer des proies de grande taille ( $HR = 1,75 \pm 0,30, p = 0,001$ ) et de petite taille ( $HR = 1,49 \pm 0,26, p = 0,02$ ) augmentait, et rien ne prouve que cette influence ait un effet plus important sur le temps nécessaire pour tuer dans les zones à faible densité de proies que dans les zones à forte densité de proies ( $HR_{\text{taux de recherche}} \times \text{densité de proies de petite taille} = 1.00 \pm 0.05, p = 0.99$  ;  $HR_{\text{taux de recherche}} \times \text{densité de proies de grande taille} = 1.00 \pm 0.005, p = 0.96$ ). En outre, sur la base d'une corrélation de Pearson, nous n'avons pas trouvé que les loups recherchaient des zones à plus grandes densité de proies qu'à de faible densité ( $r_{\text{search rate small prey density}} 0.08$  ;  $r_{\text{search rate large prey density}} 0.05$ ).

**Tableau 2.** Modèles de risques proportionnels de Cox établissant un lien entre les variables et le temps nécessaire pour que six loups tuent des proies de petite taille (cerfs) et de grande taille (wapitis, orignaux, chevaux sauvages) au cours de l'hiver 2005-2006 sur le versant central Est des montagnes Rocheuses en Alberta, au Canada. Classement des modèles basé sur le critère d'information d'Akaike (AIC), dérivé de la log-vraisemblance (LL), avec pénalisation des covariables (k) et du modèle (c) et changement de l'AIC par rapport au meilleur modèle ( $\Delta AIC$ )

Model	Variables	LL	k	c	AIC	$\Delta AIC$
H.11	Landscape <sup>1</sup> , search rate <sup>2</sup>	-224.6	8	3	471	0
H.6	Search rate	-232.3	2	3	475	4
H.2	Search rate, prey density <sup>3</sup>	-229.5	6	3	477	6
H.9	Landscape	-230.5	6	3	479	8
H.5	Search rate, prey patchiness <sup>4</sup>	-231.0	6	3	480	9
H.12	Landscape, search rate, prey density, prey patchiness	-221.5	16	3	481	10
H.7	Search rate, prey density, length $\times$ prey density	-227.5	10	3	481	10
H.13	Full	-218.0	20	3	482	11
H.4	Search rate, prey density, prey patchiness	-228.9	10	3	484	13
H.1	Null	-240.5	0	3	487	16
H.3	Prey density	-236.3	4	3	487	16
H.10	Landscape, prey density, prey patchiness	-227.5	14	3	488	17
H.8	Previous size <sup>5</sup>	-240.2	2	3	490	19

<sup>1</sup>terrain ruggedness (SD of elevation), area of open habitat (ha km<sup>-2</sup>), and distance to well sites (km).

<sup>2</sup>path length: straight-line distance traveled along 2-h hunt path segment (km/2 h).

<sup>3</sup>densities of large and small prey separately: (prey km<sup>-2</sup>).

<sup>4</sup>patchiness: SD of density of both small and large prey.

<sup>5</sup>size of previous meal: small- (deer) or large- (elk, moose, horse) bodied prey.

L'inclusion des variables du paysage a amélioré l'ajustement du modèle global par rapport au taux de recherche seul ( $\Delta AIC = 4$ ). Les variables paysagères ont influencé de manière significative le temps nécessaire pour tuer les proies de petite taille uniquement (Tableau 3). Le risque relatif de tuer une proie ongulée de petite taille à un moment donné était plus faible lorsque les loups traversaient un terrain accidenté ( $p = 0,02$ ), des zones associées à des caractéristiques anthropogéniques comme des sites de forage ( $p = 0,02$ ), mais n'était pas influencé lorsque les loups chassaient dans des zones d'habitat ouvert ( $p = 0,11$ ) (Fig. 2).

**Tableau 3.** Rapports de risque et erreurs standard du meilleur modèle prédisant le temps nécessaire pour tuer des proies de petite taille (cerf) et de grande taille (wapiti, orignal, cheval) par six loups au cours de l'hiver 2005-2006 sur le versant central Est des montagnes Rocheuses de l'Alberta, Canada

Variable	Small			Large		
	HR	SE	p	HR	SE	p
Search rate <sup>1</sup>	1.49	0.26	0.02	1.75	0.30	0.001
Terrain ruggedness <sup>2</sup>	0.96	0.02	0.02	0.99	0.01	0.34
Distance to well sites <sup>3</sup>	1.13	0.06	0.02	1.03	0.06	0.58
Open habitat <sup>4</sup>	0.84	0.10	0.11	1.08	0.10	0.37

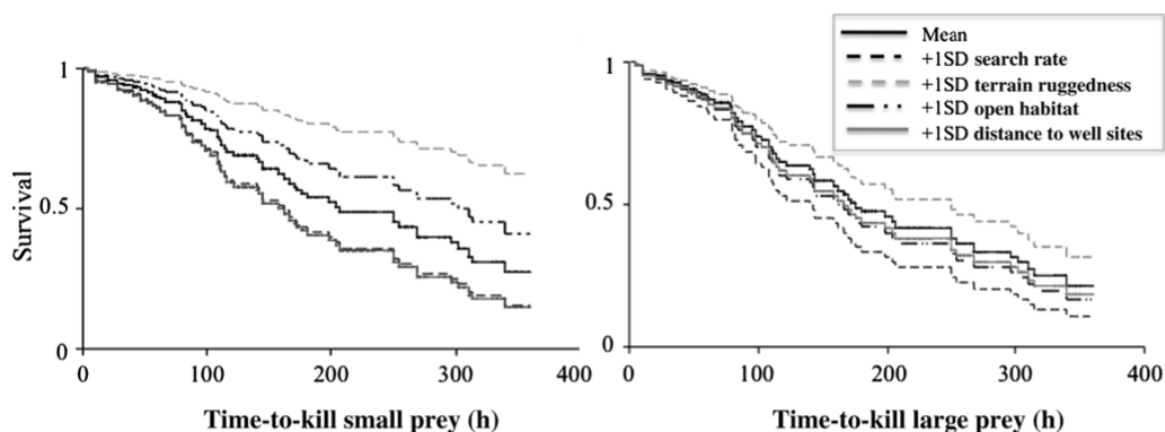
<sup>1</sup>area of 2-h hunt path segment (km<sup>2</sup>/2 h).

<sup>2</sup>SD of elevation in 500-m buffered 2-h hunt path segments.

<sup>3</sup>distance to well sites (km) in 500-m buffered 2-h hunt path segments.

<sup>4</sup>area of open habitat (cut blocks and natural meadows) (ha km<sup>-2</sup>) in 500-m buffered 2-h hunt path segments.





**Figure 2.** Proportion d'ongulés à gros et à petits corps dont on prédit qu'ils resteront (n'auront pas encore été tués) à un moment donné lorsque six loups vivant sur le versant Est des Rocheuses de l'Alberta, au Canada, chassent à un écart-type au-dessus de la valeur moyenne pour les covariables retenues dans le meilleur modèle, qui comprennent la vitesse de recherche, la superficie de l'habitat ouvert, le relief du terrain et la distance aux forages

## DISCUSSION

Nous avons démontré comment les modèles temps-événement avec risques concurrents peuvent être utilisés avec les données GPS de la trajectoire d'un prédateur pour évaluer l'influence de l'abondance des proies et des caractéristiques du paysage sur le temps de capture. Cette approche présente plusieurs avantages importants par rapport aux évaluations précédentes pour comprendre les **composantes** de la prédation. Tout d'abord, les études précédentes reliant les taux de prédation aux caractéristiques des proies et du paysage ont généralement dérivé l'exposition des prédateurs en quantifiant les conditions sur de grandes zones telles que le domaine vital, le territoire ou la zone d'étude (Patterson et Messier 2000, Mols et al. 2004, Hebblewhite et al. 2005, Kauffman et al. 2007), plutôt que sur la trajectoire discrète du déplacement. Dans les études qui ont utilisé l'exposition le long d'une trajectoire discrète, les caractéristiques ont été moyennées (Merrill et al. 2010). Par conséquent, l'influence de la variation de l'exposition tout au long d'une chasse et le fait que certaines caractéristiques, telles que les densités de proies, n'influencent le prédateur que sur des portions spécifiques de la chasse, ne peuvent être discernées. L'examen des taux de prédation des prédateurs sur de vastes zones suppose que les conditions sont spatialement **homogènes** ou que les prédateurs se déplacent de manière **aléatoire** dans la zone, ce qui est peu probable dans les environnements naturels. Par exemple, comme les loups choisissent de chasser dans les zones à forte densité de proies (McPhee 2009), les taux de rencontre réels avec les proies peuvent être sous-estimés par la valeur moyenne de l'ensemble d'un territoire. Ce décalage dans l'échelle de mesure peut conduire à des sous-estimations des taux de prédation basés sur des mesures moyennes d'abondance des proies (Mols et al. 2004), et a probablement contribué à la forte variation des courbes de réponse des fonctions dérivées empiriquement (Dale et al. 1994, Marshal et Boutin 1999, Vucetich et al. 2002).

**Deuxièmement**, en éliminant le temps passé sur les sites de prédation, les **effets confondants** des facteurs qui influencent le temps de manipulation (Hayes et al. 2000, Fryxell et al. 2007, Maletzka et al. 2008, Nilsen et al. 2009) sont supprimés, ce qui permet de concentrer l'analyse sur les effets de la distribution des proies et des caractéristiques du paysage sur le temps de capture. Même si la manipulation est généralement considérée comme mutuellement exclusive de la chasse chez les grands carnivores (Holling 1959*b*, Merrill et al. 2010), le fait d'éliminer le temps passé sur les sites de prédation ne permet pas nécessairement d'éliminer le temps consacré à d'autres activités

de manipulation, telles que la digestion, qui peut avoir lieu en dehors du site de prédation. En particulier, si le temps de digestion en dehors du lieu de prédation était important pour influencer le temps de prédation, nous aurions pu nous attendre à voir un effet du type de proie précédent (satiété) sur le temps de prédation, ce qui n'est pas le cas.

Enfin, nous démontrons une approche utilisant les risques concurrents qui permet de quantifier les caractéristiques des proies et du paysage sur le temps nécessaire pour prédater plusieurs types de proies. Une approche des risques concurrents permet d'identifier les caractéristiques spécifiques des proies ou du paysage qui peuvent influencer plus fortement un type de proie par rapport à un autre, tout en tenant compte du fait que les prédateurs sont contraints de tuer un seul type de proie à chaque fois (Lunn et McNeil 1995). Par conséquent, l'approche des **risques concurrents** permet aux études de terrain de tenir compte de plusieurs types de proies plutôt que de se concentrer sur une seule espèce (Mols et al. 2004, Merrill et al. 2010), et d'identifier les caractéristiques des proies et du paysage qui influencent différemment le temps nécessaire pour prédater chaque type de proies.

En utilisant l'approche des **risques concurrents** pour modéliser le temps nécessaire pour prédater plusieurs types de proies, nous avons trouvé peu de preuves que la densité des proies, qu'il s'agisse de grands ou de petits ongulés, influence le temps nécessaire pour prédater dans les régions montagneuses du centre-ouest de l'Alberta, ce qui contraste avec le modèle traditionnel de Holling (1959*b*), où la densité des proies et le taux de recherche déterminent le taux de prédation (H2). L'inclusion d'une mesure de la répartition des proies pour refléter l'effet potentiel de l'**agrégation des proies** sur la densité « effective » (H4, H5) (Nachman 2006, Fryxell et al. 2007, McLellan et al. 2010) n'a pas non plus amélioré l'ajustement du modèle. Bien que notre utilisation du nombre de groupes de crottes puisse ne pas refléter les rencontres réelles avec les proies le long du parcours en raison de la nature temporelle des rencontres réelles, l'obtention de rencontres réelles est problématique sans observations directes, et même dans ce cas, il peut ne pas être clair si la proie est réellement détectée. **Alternativement**, si les densités de proies dans ce **système multi-proies** sont aussi élevées que l'indiquent les comptages de pelotes de réjection (Webb 2009 :  $171 \pm 46$  kg de proies / km<sup>2</sup>), la **gamme de densités de proies** peut être suffisamment étroite pour que nous ne soyons pas en mesure de détecter une influence sur les taux de prédation (Marshall et Boutin 1999). En effet, il a été rapporté que les loups de cette région choisissent de chasser dans des zones locales où les proies sont abondantes et que, par conséquent, les densités de proies le long des voies de déplacement étaient plus élevées que dans l'ensemble de leurs territoires (McPhee 2009).

Nous avons constaté que la **vitesse** de recherche influençait le temps nécessaire pour tuer les proies, qu'elles soient de petite ou de grande taille (H6), comme l'a proposé Holling (1959*b*). La vitesse de recherche n'était pas constante tout au long du parcours de chasse, ce qui est cohérent avec la stratégie d'un prédateur coureur (Atwood et Gese 2007). Les **taux de recherche variables** peuvent indiquer que les loups **compensent** la faible densité de leurs proies, ce qui pourrait expliquer pourquoi la densité des proies n'a pas influencé le temps nécessaire pour prédater. Si les loups **compensaient** la faible densité des proies en se déplaçant plus rapidement dans une zone, nous nous serions attendus à trouver une interaction entre la densité des proies et le taux de recherche (H7), ce qui n'est pas le cas. D'autres études n'ont pas non plus rapporté de corrélation entre les taux de déplacement quotidien des loups et les densités de proies (Messier et Crête 1985, Dale et al. 1994, Hayes et al. 2000). Au contraire, la sélection par les loups de caractéristiques telles

que les routes ou les lignes sismiques qui influencent le taux de mouvement et donc le taux de recherche tout au long d'une chasse (James 1999, McKenzie 2006) sont susceptibles d'augmenter le potentiel de taux de prédation élevés.

La vitesse de recherche et les caractéristiques du paysage expliquent ensemble (H11) la plus grande variation du temps nécessaire pour prédater les proies de petite et de grande taille. Les effets des caractéristiques spécifiques du paysage se sont toutefois limités à influencer le temps nécessaire pour capturer les petits ongulés. Plus précisément, le relief augmentait le temps nécessaire pour prédater, tandis que le temps nécessaire pour prédater diminuait lorsque les loups chassaient dans des zones plus éloignées des forages. Comme la vitesse de recherche a été prise en compte dans le modèle et que le relief du terrain n'était pas fortement corrélé à la distance parcourue ( $r = -0,27$ ), l'effet du relief du terrain est plus probablement dû au fait que les proies sont plus vulnérables sur un terrain plat où il y a accumulation de neige que sur des pentes raides. Il a été démontré que l'accumulation de neige exerce une forte influence sur le taux de prédation des loups (Huggard 1993, Mech et al. 1998). L'augmentation du temps de prédation à proximité des sites de forage peut avoir reflété l'effet d'une activité humaine accrue sur les routes associées aux sites de forage, car la distance aux sites de forage était corrélée à la distance aux routes ( $r = 0,54$ ). Bien que les routes puissent faciliter la mobilité des loups et les rencontres présumées avec des proies (James et Stuart-Smith 2000, McKenzie et al. 2009), les interruptions dues à la présence humaine peuvent également diminuer l'efficacité de la chasse, en particulier lorsqu'ils sont sur le point de tuer, ou réduire la consommation de nourriture lorsqu'ils sont sur une proie (Eide et Ballard 1982, Zimmerman et al. 2007), ce qui rend les loups réticents à prédater dans ces zones. La comparaison des schémas de déplacement après la rencontre et après la capture, à proximité et loin des activités humaines, améliorerait notre compréhension de l'influence des activités humaines sur les tactiques de chasse.

Jusqu'à récemment, la compréhension de la prédation des grands carnivores tels que les loups s'est largement concentrée sur l'ajustement des modèles de taux de prédation à la densité des proies mesurée sur de larges échelles spatiales et temporelles (Messier 1995, Hayes et al. 2000) plutôt que sur les sources de variation des taux de prédation. Nos résultats sont parmi les premiers à utiliser les mouvements suivis par GPS de carnivores à grande échelle pour démontrer que le temps nécessaire pour prédater certains types de proies est influencé non seulement par les taux de recherche des animaux mais aussi par les caractéristiques du paysage. Étant donné que la vulnérabilité et la détectabilité des proies de grande taille, comme les orignaux et les wapitis, peuvent être affectées différemment par les caractéristiques du paysage que celles des proies de petite taille, comme les cerfs, si l'on ne distingue pas les influences des caractéristiques du paysage sur le temps nécessaire pour prédater différents types de proies, comme le permet l'approche des risques concurrents, on risque de négliger des caractéristiques importantes du paysage. Par extension, les caractéristiques dominantes par lesquelles les prédateurs chassent peuvent modifier la vulnérabilité relative et donc les taux de prédation de certains types de proies, contribuant potentiellement au comportement de changement de proie du prédateur (Vucetich et al. 2002). Les études GPS étant de plus en plus courantes, nous pensons que des analyses similaires peuvent fournir des perspectives sur un éventail plus large d'interactions entre les prédateurs et les types de proies, les caractéristiques du paysage, les densités de proies et les distributions de proies à l'échelle du prédateur qui chasse.

Bien que notre capacité à suivre les déplacements à petite échelle avec des colliers GPS ait ouvert la voie à une compréhension des processus de prédation pour les carnivores à grande échelle

(Merrill et al. 2010, Whittington et al. 2011), des progrès dans l'approche actuelle sont nécessaires sur plusieurs fronts. Tout d'abord, des méthodes permettant d'incorporer l'incertitude résultant des cas de prédation non détectés dans les données GPS sont nécessaires (Meier et al. 2003, Webb et al. 2008). **Deuxièmement**, le temps jusqu'à la capture reflète l'accumulation des phases de recherche, de rencontre et de capture réussie de la proie, mais ne peut pas identifier les rencontres qui mènent à des événements de prédation infructueux. **Par conséquent, il n'est pas possible de distinguer les caractéristiques clés affectant les phases de chasse et les tentatives de prédation infructueuses.** Bien que la détermination des rencontres ne soit actuellement possible que par observation directe (MacNulty et al. 2007), la capacité de discerner les tentatives de **prédation infructueuses** et de quantifier l'intervalle entre la rencontre et la capture pourrait bientôt devenir réalisable grâce à des caméras montées sur des colliers GPS. Une telle technologie permettrait de tester plus rigoureusement les hypothèses concernant les rôles spécifiques des densités de proies et des caractéristiques du paysage sur le résultat d'une attaque (Packer et Ruttan 1988, Abrams 1990) et contribuerait à un modèle encore plus mécaniste des **réponses fonctionnelles**. Néanmoins, l'utilisation de modèles de temps de prédation avec des données de mouvement des prédateurs, ce qui est maintenant possible avec la technologie GPS de télédétection, aide à quantifier les sources de variation des taux de prédation et améliorera nos évaluations des taux de prédation variables dans des environnements hétérogènes.