

Modèles saisonniers de prédation des loups gris dans le système multi-proies du parc national de Yellowstone

Journal of Animal Ecology



Journal of Animal Ecology 2012, 81, 553–563

doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01945.x

Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park

Matthew C. Metz^{1,2*}, Douglas W. Smith², John A. Vucetich¹, Daniel R. Stahler² and Rolf O. Peterson¹

¹School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, Houghton, MI 49931, USA; and ²Yellowstone Wolf Project, Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA

Résumé

1. Pour les grands prédateurs vivant dans des environnements saisonniers, les schémas de prédation sont susceptibles de varier d'une saison à l'autre en raison des changements liés à la **vulnérabilité** des proies. La variation de la vulnérabilité des proies sous-tend l'influence des prédateurs sur les populations de proies et la **réponse** des prédateurs aux variations saisonnières des taux d'acquisition de la biomasse. Malgré son importance, la **variation saisonnière** de la prédation est mal comprise.

2. Nous avons évalué la variation saisonnière de la composition des proies et du taux de prédation des loups *Canis lupus* vivant dans la Northern Range (NR) du parc national de Yellowstone. Notre évaluation s'est basée sur des données recueillies au cours de 14 hivers (1995-2009) et de cinq printemps-été entre 2004 et 2009.

3. La composition en espèces des proies tuées par les loups et la composition en âge et en sexe des wapitis *Cervus elaphus* prédatés par les loups (la principale proie des loups du NR) variaient selon les saisons.

4. Par exemple, le taux de prédation était le plus élevé en été lorsqu'il était quantifié comme le **nombre d'ongulés** acquis par loup et par jour, et le plus faible en été lorsqu'il était quantifié comme la **biomasse** acquise par loup et par jour. Ce résultat **contredit** les recherches précédentes qui suggèrent que les taux d'acquisition de biomasse pour les grands carnivores terrestres ont tendance à ne pas varier selon les saisons.

5. Les taux de prédation n'étaient pas bien corrélés entre les saisons. Par exemple, le fait de savoir que le taux de prédation au début de l'hiver est supérieur à la moyenne (par rapport à d'autres hivers précoces) ne permet pas de prévoir si les taux de prédation quelques mois plus tard, à la fin de l'hiver, seront supérieurs ou inférieurs à la moyenne (par rapport à d'autres hivers tardifs). Cette observation montre que le fait d'observer, par exemple, des taux de prédation supérieurs à la moyenne pendant une saison donnée ne permet pas de déduire de manière fiable que le taux de prédation moyen sur l'année sera supérieur à la moyenne.

6. Notre travail montre comment un grand carnivore vivant dans un **environnement saisonnier** présente des variations marquées de la prédation en raison de changements dans la **vulnérabilité** des proies. Les schémas de prédation du loup ont été influencés par l'état nutritionnel des wapitis adultes et la disponibilité de proies plus petites (c'est-à-dire les faons de wapitis, les cerfs de virginie). Nous discutons de la façon dont ces modèles affectent notre compréhension globale de la dynamique des populations de prédateurs et de proies.

INTRODUCTION

La prédation est un processus écologique fondamental qui structure les communautés, affecte la productivité des écosystèmes et influence la biodiversité (Taylor 1984). **Deux défis permanents pour comprendre la dynamique de la prédation sont de savoir si la mortalité causée par la prédation tend à être plus additive ou compensatoire pour les populations de proies** (Boyce, Sinclair & White 1999 ; Owen-Smith 2008) et de savoir comment la disponibilité des proies affecte les taux de croissance des populations de prédateurs (par exemple Vucetich & Peterson 2004 ; Millon & Bretagnolle 2008). Une grande partie de la recherche sur la prédation s'est concentrée sur la compréhension des causes et des conséquences des fluctuations interannuelles de la prédation (par exemple Korpimäki & Norrdahl 1991 ; O'Donoghue et al. 1998 ; Vucetich et al. 2011). Pourtant, notre compréhension de la prédation sera incomplète dans la mesure où les schémas de prédation tout au long de l'année restent mal documentés. Heureusement, la possibilité de documenter et d'évaluer ces schémas annuels a récemment été élargie grâce à la détection des événements de prédation, en particulier pendant les périodes sans neige, aux emplacements GPS des prédateurs (par exemple Sand et al. 2008 ; Knopff et al. 2010). **Pour les grands carnivores terrestres s'attaquant aux ongulés, des fluctuations intra-annuelles sont attendues pour deux raisons. Premièrement,** les ongulés ont tendance à être en moins bonne condition nutritionnelle pendant l'hiver ou la saison sèche (Parker, Barboza & Gillingham 2009), et, **deuxièmement,** les nouveau-nés ne sont disponibles que pendant les mois qui suivent leur naissance, ce qui tend à être plus synchrone dans les climats tempérés (Bronson 1989).

Des aspects importants de la variation saisonnière du régime alimentaire des grands carnivores terrestres sont déjà connus. Par exemple, la contribution de diverses espèces au régime alimentaire des lions africains *Panthera leo* dans le parc national de Kruger, en Afrique du Sud, diffère entre la saison sèche et la saison humide (Owen-Smith 2008). On sait également que les caractéristiques de la composition des proies varient d'une saison à l'autre pour plusieurs autres espèces, notamment les chiens sauvages africains *Lycan pictus* (Pole et al. 2004) et les loups (Peterson 1977). **Cependant, on connaît moins bien les variations saisonnières de deux autres aspects de la prédation, le taux de prédation individuel (nombre de victimes par prédateur par unité de temps) et le taux d'acquisition de biomasse individuel (kg par prédateur par unité de temps).**

Les taux de prédation des couguars *Puma concolor* dans le centre-ouest de l'Alberta étaient les plus élevés en été, lorsqu'ils s'attaquent principalement aux ongulés juvéniles (Knopff et al. 2010). À l'inverse, les taux de prédation les plus élevés ont été enregistrés en hiver chez le lynx eurasiens *Lynx lynx*, qui s'attaque aux chevreuils *Capreolus capreolus*, car les chevreuils nouveau-nés ne sont pas particulièrement vulnérables à la prédation du lynx (Nilsen et al. 2009). En Pologne, les taux de prédation des loups s'attaquant principalement aux cerfs élaphe *Cervus elaphus* étaient plus faibles au printemps-été qu'en automne-hiver, bien que la prédation des marcassins de sangliers *Sus scrofa* ait eu tendance à augmenter au printemps-été (Jedrzejewski et al. 2002). Cependant, les taux de prédation des loups s'attaquant aux élans *Alces alces* dans le centre-sud de la Scandinavie étaient environ deux fois plus élevés en été qu'en hiver (Sand et al. 2008). À l'exception de ces exemples, on sait peu de choses sur les variations saisonnières des taux de prédation. De plus, la diversité des modèles observés parmi ces espèces et sites d'étude est plus grande que notre compréhension des causes de cette diversité.

Les taux d'acquisition de la biomasse devraient varier d'une saison à l'autre en raison des changements liés à la **vulnérabilité** des proies (Mech & Peterson 2003). Cependant, les observations de loups et de couguars ont révélé des taux d'acquisition de biomasse similaires en été et en hiver (Sand et al. 2008 ; Knopff et al. 2010). Étant donné que ces observations ont été contraires à nos attentes et que le sujet n'a été que rarement évalué, une étude plus approfondie semble justifiée.

Nous avons évalué ici les **variations saisonnières** de la composition des espèces d'ongulés prédatés par les loups, de la composition par âge et par sexe des wapitis prédatés par les loups, du taux de prédation individuel (incluant uniquement les proies tuées par les loups), du taux d'acquisition de proies individuel (incluant les proies tuées par les loups et les proies charognées) et du taux d'acquisition de biomasse (kg) individuel pour les loups vivant dans la Northern Range (NR) du parc national de Yellowstone (YNP). Nous avons évalué le taux d'acquisition des proies, en plus du taux de prédation, car le taux de capture est une mauvaise indication du taux de prédation (Vucetich et al. 2011), et la principale valeur de l'évaluation de l'acquisition des proies ou du taux de prédation est donc de mieux comprendre le taux auquel les prédateurs acquièrent des proies, plutôt que de comprendre l'impact des prédateurs sur les populations de proies. Nous avons documenté ces modèles pendant quatre saisons de l'année : (i) le début de l'hiver (novembre-décembre) lorsque les nouveau-nés sont absents et que les proies sont généralement en bonne condition nutritionnelle, (ii) la fin de l'hiver (mars) lorsque les nouveau-nés sont absents et que les proies sont en moins bonne condition, (iii) le printemps (mai) lorsque les nouveau-nés deviennent disponibles et que les proies restent en mauvaise condition, et (iv) l'été (juin-juillet) lorsque les nouveau-nés sont abondants et que la condition des proies s'améliore. Nous avons également évalué les variations saisonnières de l'état nutritionnel des wapitis adultes tués par des loups grâce à des analyses de la graisse de la moelle osseuse. La caractérisation de l'état nutritionnel des proies tuées par les loups donne un aperçu de la difficulté que les loups peuvent avoir à capturer et tuer des proies adultes, ainsi que de l'impact que la prédation par les loups peut avoir sur les populations de proies. Enfin, comme on sait particulièrement peu de choses sur la dynamique de la prédation pendant l'été dans les climats tempérés, nous avons évalué comment les taux d'acquisition des proies pendant l'été étaient associés à la proportion de nouveau-nés dans le régime alimentaire des loups. Nous nous attendions à ce que les kilogrammes de proies acquises par loup et par jour diminuent avec l'augmentation du nombre de nouveau-nés, car la biomasse d'un nouveau-né est petite. Nous avons également évalué la relation entre le nombre de proies acquises par loup et par jour et les nouveau-nés. Si les loups compensent la faible biomasse des proies nouveau-nées en tuant plus fréquemment, alors nous nous attendons à ce que le nombre de proies par loup et par jour augmente avec les nouveau-nés. Comme la **vulnérabilité** des ongulés adultes tués par les loups change tout au long de l'été [c'est-à-dire que leur état nutritionnel change (voir Fig. 3)], nous nous attendions également à ce que les relations mentionnées ci-dessus diffèrent entre le début et la fin de l'été.

Bien qu'il soit important de savoir comment le taux de prédation varie au cours de l'année pour comprendre la dynamique des populations de prédateurs et de leurs proies (voir Boyce, Sinclair & White 1999), une telle connaissance est généralement rare. Cette préoccupation peut être atténuée si, par exemple, les années où les taux de prédation hivernaux sont plus élevés que la moyenne ont tendance à coïncider avec des taux de prédation plus élevés que la moyenne au cours de la saison précédente ou suivante. Nous avons également évalué cette possibilité.

MATERIEL ET METHODES

Détection des carcasses d'ongulés

La prédation par les loups dans le PNY a été étudiée dans le cadre d'un programme de recherche à long terme qui a débuté en 1995 (Smith & Bangs 2009). L'écologie de la prédation par le loup diffère considérablement entre l'hiver et l'été (par exemple, les différences dans la couverture neigeuse et la taille des proies). Ces différences suggèrent la nécessité d'utiliser des méthodes différentes pour évaluer la prédation pendant ces saisons. Les méthodes associées à la détection des carcasses d'ongulés en hiver sont décrites dans Smith et al. (2004), et celles associées à la détection des carcasses d'ongulés au printemps et en été sont décrites dans Metz et al. (2011). Nous résumons ici ces méthodes.

Environ 35-40% des loups de la NR ont été équipés de colliers radio VHF (Telonics Inc., Mesa, AZ, USA) ou GPS (Televilt, Lindesberg, Suède ; Lotek, Newmarket, ON, Canada) chaque année entre 1995 et 2009 (Smith & Bangs 2009).

Pendant l'hiver, nous avons utilisé les colliers VHF comme moyen d'observer les meutes auxquelles ces loups appartenaient à partir d'un avion léger à voilure fixe (supercub PA-18) et à partir d'emplacements au sol. Plus précisément, nous avons utilisé ces observations pour suivre trois meutes de loups pendant deux périodes d'étude de 30 jours au cours de chaque hiver entre novembre 1995 et mars 2009. Ces périodes d'étude ont eu lieu chaque début d'hiver (mi-novembre à mi-décembre) et fin d'hiver (mars). Pendant cette période de 14 ans, nous avons suivi 12 meutes différentes (Tableau 1).

Nous avons également utilisé 11 loups munis de colliers GPS comme base pour le suivi d'une ou deux meutes de loups chaque printemps (1^{er}-31 mai) et/ou été (1^{er} juin au 31 juillet) pendant cinq années différentes entre 2004 et 2009. Au total, nous avons suivi cinq meutes différentes (Tableau 1). Chaque meute suivie comprenait un ou deux loups munis de colliers GPS. La durée de nos observations pour chaque meute était limitée par la performance des colliers GPS et était en moyenne de 74,7 jours (± 12 SE) pour chaque saison printemps-été.

Tableau 1. Les saisons pendant lesquelles nous avons suivi la composition des proies et le taux de prédation pour différentes meutes étaient la fin de l'hiver (L), le printemps-été (S) et le début de l'hiver (E). Les saisons marquées d'un ¹ indiquent que nous avons recueilli uniquement des données sur la composition des proies. Pour toutes les autres saisons, nous avons recueilli à la fois la composition des proies et le taux de mortalité. Pour le printemps-été 2005, « Leopold » a été suivi uniquement pendant l'été

| Pack | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 |
|-------------|----------------|--------------------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|------|-------|------|------|
| Agate | | | | | | | | | | | | | L | | |
| Blacktail | | | | | | | | | | | | | | E | L,S |
| Crystal | E ¹ | L ¹ | | | | | | | | | | | | | |
| Druid | | E ¹ | L ¹ ,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L,E | | | L,E | L,E | L |
| Everts | | | | | | | | | | | | | | | L,S |
| Geode | | | | | | | | E | L,E | L,S,E | L | | | | |
| Hellroaring | | | | | | | | | | | E | L,E | | | |
| Leopold | | L ¹ ,E ¹ | L ¹ ,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L,S,E | L,E | L,S,E | L,S | |
| Oxbow | | | | | | | | | | | | | E | L,S | |
| Quadrant | | | | | | | | | | | | | | E | |
| Rose | E ¹ | L ¹ ,E ¹ | L ¹ ,E | L,E | L,E | L,E | L,E | L | | | | | | | |
| Slough | | | | | | | | | | | L,E | L,E | | | |

En observant les loups munis de colliers radio, nous avons détecté les carcasses des proies d'ongulés que les loups ont acquises. Pour chaque carcasse détectée, nous avons enregistré la cause de la

mort, la date de la mort, l'espèce, le sexe, l'âge et la biomasse de la proie (voir Annexe S1, Informations complémentaires pour plus de détails). Suivant Wilmers et al. (2003), nous avons estimé la biomasse comestible de chaque carcasse à 68% du poids vif. Pour les wapitis adultes qui ont été tués par des loups, nous avons également évalué leur état nutritionnel (voir l'Annexe S1, Informations complémentaires). Pendant les saisons hivernales de terrain, nous avons détecté 942 carcasses de proies tuées par les meutes surveillées et 81 carcasses supplémentaires que ces loups ont charogné. Pendant les saisons de printemps et d'été, nous avons détecté 296 carcasses de proies tuées par les loups et 14 carcasses que les loups ont charogné. Nous avons utilisé ces carcasses pour évaluer la variation saisonnière de la prédation.

Préparation des données

Nous avons estimé trois statistiques liées au taux d'acquisition de nourriture par les loups pendant chacune des périodes de suivi de 5 mois (c'est-à-dire novembre-décembre, mars, mai, juin et juillet) : (i) le taux de prédation individuel, qui correspond au nombre ou à la biomasse de proies tuées par loup et par jour, (ii) le taux d'acquisition de proies par individu, qui correspond au nombre ou à la biomasse de carcasses tuées ou récupérées par loup et par jour, et (iii) la biomasse moyenne de proies acquises par carcasse. Nous avons obtenu 90 estimations pour chacune de ces statistiques ($n_{\text{Novembre-Décembre}} = 36$, $n_{\text{Mars}} = 36$, $n_{\text{Mai}} = 6$, $n_{\text{Juin}} = 7$, $n_{\text{Juillet}} = 5$; voir Tableau 1).

Le taux de prédation et le taux d'acquisition de proies ont été calculés comme le nombre et la biomasse de proies tuées ou acquises divisés par la taille de la meute à laquelle appartenait la carcasse, puis divisés par la durée de la période d'observation, qui était généralement de 30 ou 31 jours. Cependant, deux de nos estimations de juin étaient basées sur des périodes d'observation de 11 et 21 jours en raison d'une défaillance du collier radio. **Alors que les estimations basées sur des périodes plus courtes sont parfois caractérisées par une grande variation d'échantillonnage (Hebblewhite et al. 2003 ; Knopff et al. 2009), l'inclusion de ces deux estimations n'a eu aucun effet sur les résultats globaux ou les conclusions de notre analyse.** La taille des meutes a été déterminée par des observations aériennes et terrestres. Au printemps et en été, la taille de la meute a été ajustée pour tenir compte de la mortalité observée chez les louveteaux (voir Metz et al. 2011 pour plus de détails). Pour les estimations hivernales, nous avons divisé par la taille totale de la meute (y compris les petits âgés de 7 à 11 mois), et pour le printemps et l'été, par le nombre de loups adultes équivalents dans une meute. La taille de la meute a été calculée différemment pour ces périodes d'observation car en hiver, les louveteaux et les adultes ont une taille similaire, mais au printemps et en été, les louveteaux sont beaucoup plus petits que les adultes et ont donc des besoins métaboliques très différents (voir Metz et al. 2011 pour plus de détails).

Pendant l'hiver, le nombre et la biomasse des proies ont été estimés à partir des proies observées et d'un estimateur basé sur la méthode du double comptage, qui tient compte des proies non détectées. Cette application de la méthode du double comptage a impliqué des observateurs indépendants travaillant depuis des avions légers et des sites au sol. Les détails figurent dans Smith et al. (2004) et Kamischke (2007).

Au printemps et en été, le nombre et la biomasse des proies ont également été estimés à partir des proies observées et d'un estimateur basé sur la méthode du double comptage. Cette application de la méthode du double comptage a impliqué des paires de loups munis de colliers GPS vivant dans la même meute et tient compte de la tendance des loups individuels à ne s'occuper que d'une partie des proies acquises par leur meute au printemps et en été. Les détails sont dans Metz et al. (2011).

Analyse...

RESULTATS

Nous avons identifié l'espèce pour 98% des ongulés tués par des loups que nous avons détectés. Nous avons également identifié la classe d'âge et le sexe (parmi les adultes) pour 96% des wapitis tués par les loups que nous avons détectés. Parmi ces carcasses, $\geq 96\%$ étaient composées de wapitis pendant chacune des périodes de surveillance hivernale. L'utilisation des wapitis par les loups a diminué à 89% au printemps et 85% en été (Fig. 1a). Ce déclin a été associé à une augmentation de l'utilisation des cerfs de virginie/mulet au printemps et en été ($P < 0,0001$, d.f. = 3). Plus précisément, l'utilisation des cerfs de virginie/mulet par les loups est passée de 1,5% au début et à la fin de l'hiver à 7,1% au printemps et 14,1% en été. Les bisons ont représenté une petite partie des proies tuées par les loups tout au long de l'année (1,3%) et ont atteint un pic au printemps (4,1%) lorsque les loups ont occasionnellement attaqué des bisons nouveau-nés. Si nous avions également inclus les carcasses que les loups ont charogné, les bisons auraient représenté 3% (début de l'hiver), 4% (fin de l'hiver), 7% (printemps) et $< 1\%$ (été) des carcasses dont les loups se sont nourris.

La composition par âge et par sexe des wapitis prédatés par les loups variait également de manière significative entre les saisons ($P < 0,0001$, d.f. = 9 ; Fig. 1b).

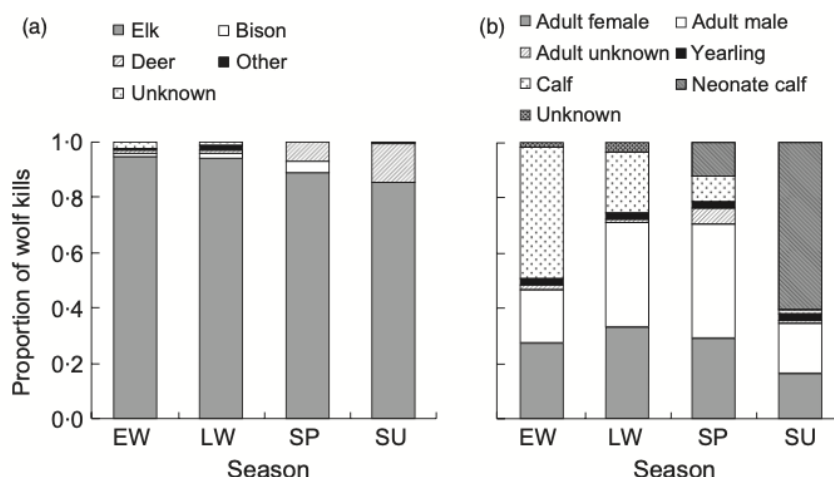


Fig. 1. Composition saisonnière des proies prédatées par les loups dans la Northern Range de Yellowstone sur une période de 14 ans (1995-2009) par (a) espèce et (b) âge et sexe de la proie wapiti. Dans (a), « Autre » représente l'orignal et le mouflon d'Amérique. La taille des échantillons était de 401 [Early Winter (EW)], 541 [Late Winter (LW)], 98 [Spring (SP)] et 198 [Summer (SU)]. Dans (b), la taille des échantillons était de 378 (EW), 509 (LW), 87 (SP) et 169 (SU)

Parmi les wapitis prédatés par les loups, les mâles adultes étaient plus fréquents à la fin de l'hiver (40%) et au printemps (41%), et moins fréquents en été (18%) et au début de l'hiver (20%). Les femelles adultes étaient plus fréquentes au début de l'hiver (28%), à la fin de l'hiver (34%) et au printemps (29%) qu'en été (16%). Les jeunes d'un an (15-26 mois) étaient rares parmi les wapitis prédatés par les loups tout au long de l'année (3%). Les wapitis âgés de 14 mois (c'est-à-dire les nouveau-nés et les faons combinés) étaient moins fréquents à la fin de l'hiver (23%) et au printemps (22%), et plus fréquents en été (62%) et au début de l'hiver (49%).

L'état nutritionnel des wapitis adultes tués par les loups a varié de façon significative tout au long de l'année, tant pour les mâles ($P < 0,0001$, d.f. = 3) que pour les femelles ($P < 0,0001$, d.f. = 3 ; Fig. 2). La fréquence des wapitis dont la moelle était appauvrie en graisse était plus élevée chez les mâles que chez les femelles au début de l'hiver ($P = 0,01$, d.f. = 1) et à la fin de l'hiver ($P = 0,01$, d.f. = 1). Cependant, la fréquence des wapitis mâles et femelles dont la moelle était appauvrie en graisse a atteint des niveaux similaires (91% pour les mâles et 83% pour les femelles ; $P = 0,47$, d.f. = 1) au printemps. **En été, une plus grande fréquence de femelles avaient une moelle appauvrie en graisse** ($P = 0,04$, d.f. = 1).

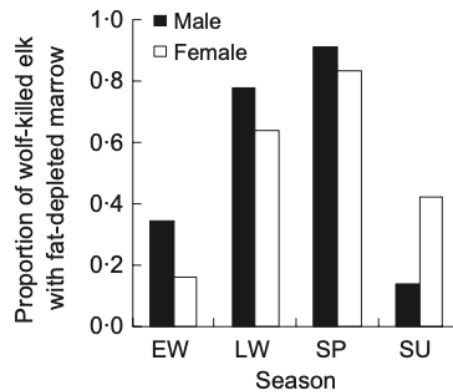


Fig. 2. Proportion de wapitis adultes tués par des loups dont la moelle osseuse est appauvrie en graisse (c'est-à-dire $\leq 70\%$). Pour les mâles, la taille des échantillons était de 61 [début de l'hiver (EW)], 152 [fin de l'hiver (LW)], 22 [printemps (SP)] et 22 [été (SU)]. Pour les femelles, la taille des échantillons était de 80 (EW), 136 (LW), 18 (SP) et 19 (SU)

Notre évaluation des facteurs influençant la teneur en graisse de la moelle osseuse des wapitis tués par un loup au printemps et en été a commencé par un modèle complet incluant JD (jour julien), l'année et le sexe comme variables prédictives. Pour ce modèle complet, JD était significatif ($P < 0,0001$), l'effet de l'année ne l'était pas (valeurs $P > 0,35$), et le sexe était marginalement significatif ($P = 0,09$). Sur la base de ces résultats, nous avons ajusté un modèle réduit qui n'incluait que le JD et le sexe. Pour ce modèle, la teneur en graisse des mâles était en moyenne légèrement supérieure à celle des femelles ($P = 0,05$), et la teneur en gras a augmenté de façon significative au cours du printemps-été ($P < 0,0001$; Fig. 3). Plus précisément, le modèle prédit une augmentation de la teneur en graisse d'environ 35% à la mi-mai à environ 70% à la mi-juin.

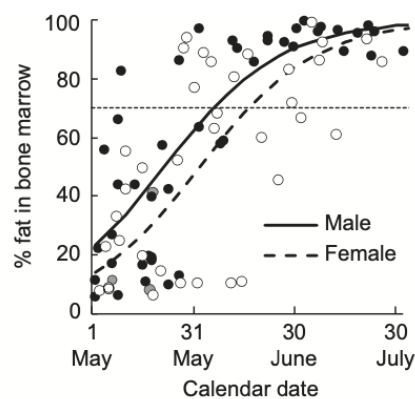


Fig. 3. Pourcentage de graisse dans la moelle osseuse des wapitis adultes prédatés par le loup au printemps et en été. Les lignes courbes représentent un modèle général de ligne (réalisé sur des données transformées en logit, puis retransformées) qui inclut l'influence du sexe et du jour julien. Les cercles remplis représentent les individus mâles, les cercles ouverts représentent les femelles, et les cercles gris représentent les individus de sexe inconnu. La ligne horizontale en pointillés est une ligne de référence et indique le % de graisse associé à une moelle appauvrie en graisse (Ransom 1965)

La fréquence des ongulés nouveau-nés dans l'alimentation des loups a augmenté de façon substantielle de la mi-mai à la mi-juin (Fig. 4), ce qui coïncide avec la période où les wapitis nouveau-nés naissent et deviennent de plus en plus abondants (Barber-Meyer, Mech & White 2008). La biomasse des nouveau-nés dans le régime alimentaire a également augmenté tout au long du mois de juin et en juillet, ce qui reflète l'augmentation rapide de la taille corporelle des nouveau-nés au cours de cette période. De juin à juillet, les nouveau-nés représentaient, en moyenne, 61% des carcasses dans l'alimentation des loups et 21% de la biomasse. Ces pourcentages ont fortement fluctué tout au long de l'été (voir Figure 4). Ces fluctuations s'expliquent en partie par le fait que lorsque les loups se nourrissent d'un grand ongulé adulte, ils passent souvent quelques jours à se nourrir principalement de cette seule carcasse.

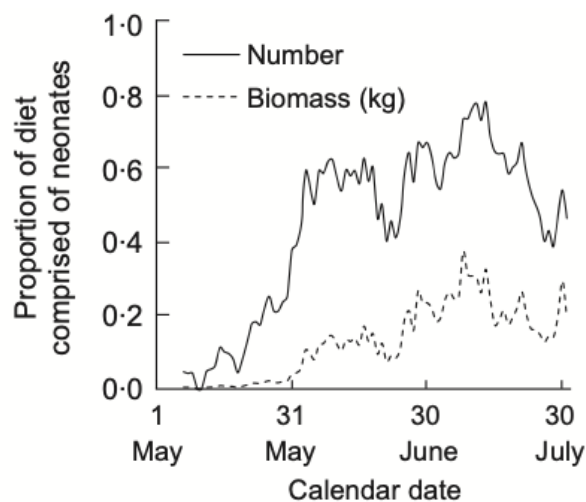


Fig. 4. Proportion estimée du régime alimentaire des loups composée d'ongulés nouveau-nés au cours du printemps et de l'été. Les courbes représentent des moyennes mobiles de 7 jours. La plupart (>90%) des nouveau-nés étaient des wapitis, et le reste des cerfs et des bisons. Le nombre (ligne pleine) correspond à la proportion du régime alimentaire composée de nouveau-nés par rapport au nombre de proies acquises. La biomasse (ligne pointillée) correspond à la proportion de l'alimentation composée de nouveau-nés par rapport à la biomasse de proies acquises

Le nombre de carcasses d'ongulés acquises (tuées ou charognées) par loup et par jour était le plus faible au début de l'hiver ($0,041 \pm 0,003$ SE ; Fig. 5a) et au mois de juin suivant, il avait augmenté d'environ 70% pour atteindre $0,070$ carcasses par loup et par jour ($\pm 0,011$). Entre juin et juillet, le taux a diminué d'environ 15% par rapport au maximum annuel pour atteindre $0,058 \pm 0,015$ (Fig. 5a). Ces taux différaient significativement entre les mois ($P < 0,01$, d.f. = 4), et un test post hoc a indiqué que la fin de l'hiver différait significativement du début de l'hiver ($P < 0,01$; voir Tableau S1, Informations complémentaires). Bien que le mois de pointe (juin) n'ait pas été significativement différent du début de l'hiver ($P = 0,16$), cela est probablement dû, du moins en partie, à la taille relativement petite de l'échantillon pour juin (c.-à-d. $n = 7$). En revanche, le taux de biomasse (kilogramme) acquise par loup et par jour était le plus faible en juillet ($4,1 \pm 0,4$), environ 40% plus élevé au début de l'hiver ($5,8 \pm 0,4$), et atteignait son maximum à la fin de l'hiver et au printemps ($8,5 \pm 0,6$ en mars et $8,4 \pm 0,9$ en mai ; Fig. 5b). Ces taux différaient significativement d'un mois à l'autre ($P < 0,0001$, d.f. = 4), et un test post hoc a indiqué que les mois de juin et juillet différaient significativement de la fin de l'hiver ($P = 0,02$ pour juin et $P = 0,03$ pour juillet ; voir Tableau S1, Informations complémentaires). Les taux de prédation, qui excluent les carcasses charognées, ont suivi un schéma saisonnier similaire pour le nombre et les kilogrammes de proies. Les taux d'acquisition de proies ne différaient significativement des taux de prédation que pour les kilogrammes de proies à la fin de l'hiver ($P = 0,03$). Pour tous les autres cas, les valeurs P étaient

>0,10, sauf pour le nombre de proies à la fin de l'hiver ($P = 0,09$) et les kilogrammes de proies en mai ($P = 0,10$). La biomasse moyenne (kilogramme) de chaque carcasse acquise par les loups était élevée au début de l'hiver ($147,6 \pm 5,2$), à la fin de l'hiver ($149,2 \pm 3,9$) et au printemps ($135,3 \pm 14,3$), et faible pendant les mois d'été ($80,6 \pm 13,0$ en juin et $96,1 \pm 30,5$ en juillet ; Fig. 5c).

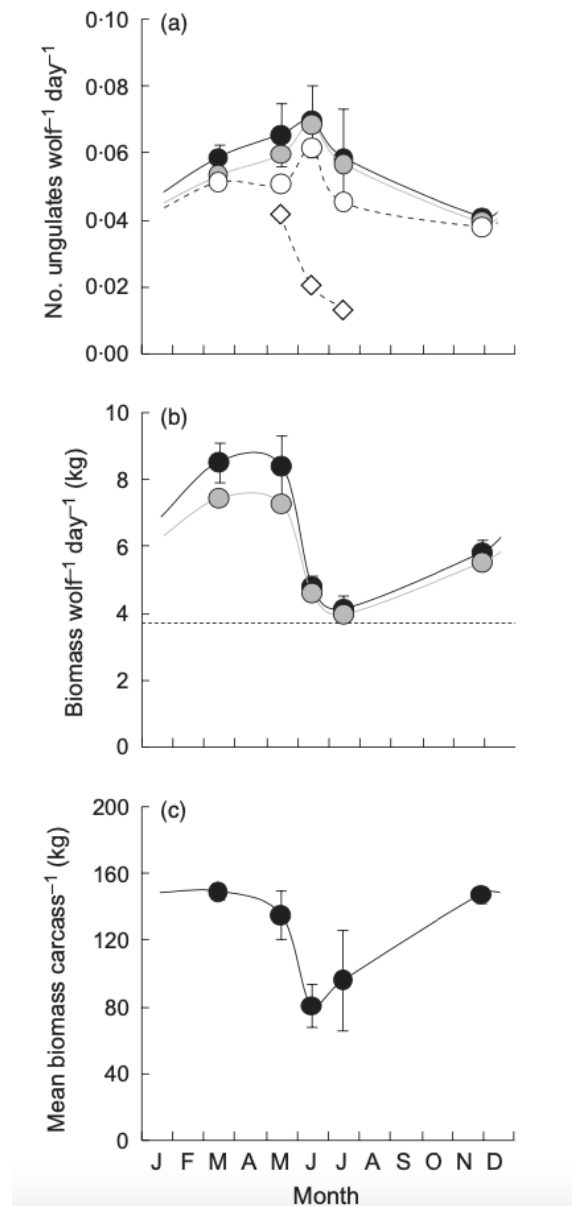


Fig. 5. Variation saisonnière de plusieurs statistiques associées à l'écologie alimentaire des loups de la Northern Range (NR) de Yellowstone. Chaque point de données représente une moyenne avec des tailles d'échantillon de 36 (novembre-décembre), 36 (mars), 6 (mai), 7 (juin) et 5 (juillet). Les cercles remplis représentent les taux d'acquisition de proies (c'est-à-dire incluant les carcasses de toutes les espèces d'ongulés), les cercles gris représentent les taux de prédation (c'est-à-dire incluant toutes les espèces d'ongulés, mais excluant les carcasses charognées), les cercles ouverts représentent les taux de prédation de wapitis, et les diamants représentent les taux de prédation de wapitis non nouveau-nés. Les diamants ne sont pas affichés pour les mois de novembre-décembre et mars car les nouveau-nés ne sont pas présents durant ces mois. Les lignes reliant les points de données adjacents mettent en évidence la tendance moyenne qui existe entre les périodes d'échantillonnage, et la ligne en pointillé du panneau (b) représente le besoin énergétique quotidien minimum estimé pour les loups NR (environ 3,7 kg par loup et par jour, voir Metz et al. 2011). Les barres verticales représentent les erreurs standard. Le panneau (a) représente le nombre d'ongulés acquis ($P < 0,01$), le nombre d'ongulés tués ($P < 0,01$), le nombre de wapitis prédatés ($P = 0,03$) ou le nombre de wapitis non nouveau-nés prédatés par loup et par jour, le panneau (b) affiche la biomasse (kilogramme) d'ongulés acquis ($P < 0,0001$) ou tués ($P < 0,001$) par loup et par jour, et le panneau (c) affiche la moyenne de kilogrammes de proies d'ongulés par carcasse acquise ($P < 0,001$). Les valeurs P représentent les tests pour l'égalité des taux entre les mois, en utilisant l'anova de Kruskal-Wallis

La dynamique de prédation différait entre le début et la fin de l'été (Fig. 6). En particulier, les nouveau-nés étaient un prédicteur significativement plus fort du nombre de proies acquises par loup par jour à la fin de l'été qu'au début de l'été ($R^2 = 0,74$ et $P < 0,0001$ pour la fin de l'été et $R^2 = 0,29$ et $P = 0,01$ pour le début de l'été ; $P = 0,06$ pour un test du Chi-carré pour l'égalité de ces deux corrélations ; Fig. 6a). De plus, la portion de l'alimentation des loups composée de nouveau-nés ($P_{\text{nouveau-nés}}$) était un prédicteur significatif des kilogrammes de proies par loup par jour au début de l'été ($R^2 = 0,30$, $P = 0,01$), mais pas à la fin de l'été ($R^2 = 0,03$, $P = 0,54$; Fig. 6b). Plus précisément, au début de l'été, les kilogrammes de proies acquises avaient tendance à être moindres lorsque les nouveau-nés étaient plus nombreux.

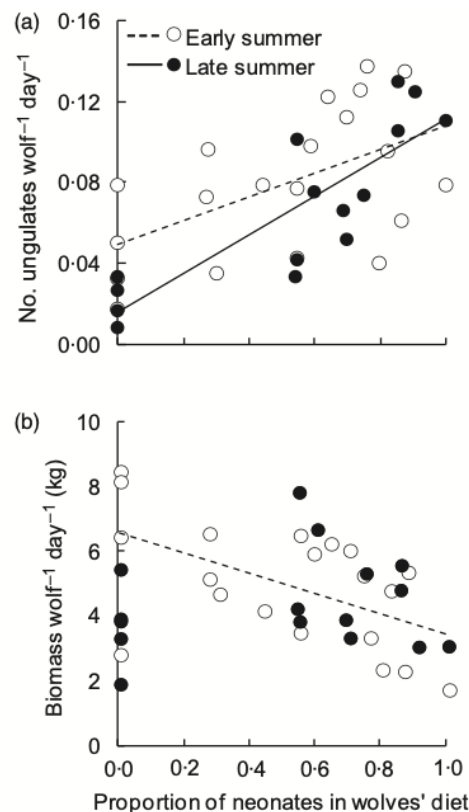


Fig. 6. Influence de la proportion estimée de nouveau-nés ($P_{\text{nouveau-nés}}$) dans le régime alimentaire des loups sur le taux d'acquisition hebdomadaire de proies au début de l'été (30 mai-3 juillet) et à la fin de l'été (4-31 juillet). Dans le panneau (a), les $P_{\text{nouveau-nés}}$ sont un meilleur prédicteur du nombre de proies acquises par loup par jour pendant la fin de l'été ($R^2 = 0,29$, $P = 0,01$ pour le début de l'été ; $R^2 = 0,74$, $P < 0,0001$ pour la fin de l'été ; $P = 0,06$ pour un test de Chi-carré pour l'égalité des coefficients de corrélation). Dans le panneau (b), les $P_{\text{nouveau-nés}}$ sont un prédicteur statistiquement significatif de la biomasse des proies acquises par loup et par jour au début de l'été ($R^2 = 0,30$, $P = 0,01$) mais pas à la fin de l'été ($R^2 = 0,03$, $P = 0,54$). Les lignes représentent la régression la mieux ajustée, qui ne sont représentées que pour les relations statistiquement significatives

Les taux de prédation au début de l'hiver (mesurés en nombre d'ongulés par loup et par jour) étaient significativement associés aux taux de prédation à la fin de l'hiver ($P < 0,01$; Fig. 7a). Cependant, les taux de prédation au début de l'hiver n'expliquent qu'une partie modeste de la variation des taux de prédation à la fin de l'hiver (c'est-à-dire $R^2 = 0,21$). Cette faible relation indique, par exemple, que l'observation d'un taux de prédation plus élevé que la moyenne au début de l'hiver n'est pas une bonne indication que les taux de prédation à la fin de l'hiver seront également plus élevés que la moyenne, par rapport aux autres hivers tardifs. Les taux de prédation au début de l'hiver sont également un mauvais indicateur des taux de prédation à la fin de l'hiver lorsqu'ils sont mesurés en kilogrammes par loup et par jour ($R^2 = 0,09$, $P = 0,09$; Figure 7c).

Les taux de prédation de la fin de l'hiver semblent avoir été de meilleurs indicateurs des taux de prédation de l'été dans le sens où les valeurs R^2 étaient relativement élevées [$R^2 = 0,47$, $P = 0,09$ pour le nombre d'ungulates/wolf/day (Fig. 7b) et $R^2 = 0,65$, $P = 0,03$ for kg per wolf per day (Fig. 7d)]. Cependant, ces relations étaient basées sur des tailles d'échantillons relativement petites (c'est-à-dire $n = 7$ contre $n = 32$ pour la comparaison hiver précoce/hiver tardif). De plus, nous avons observé une signification statistique uniquement pour la relation impliquant les kilogrammes par loup et par jour. Les relations décrites ici sont similaires à celles impliquant d'autres saisons (par exemple entre la fin de l'hiver et le printemps) ou des mesures du taux de prédation (par exemple en incluant uniquement les wapitis ; voir le Tableau S2, Informations complémentaires).

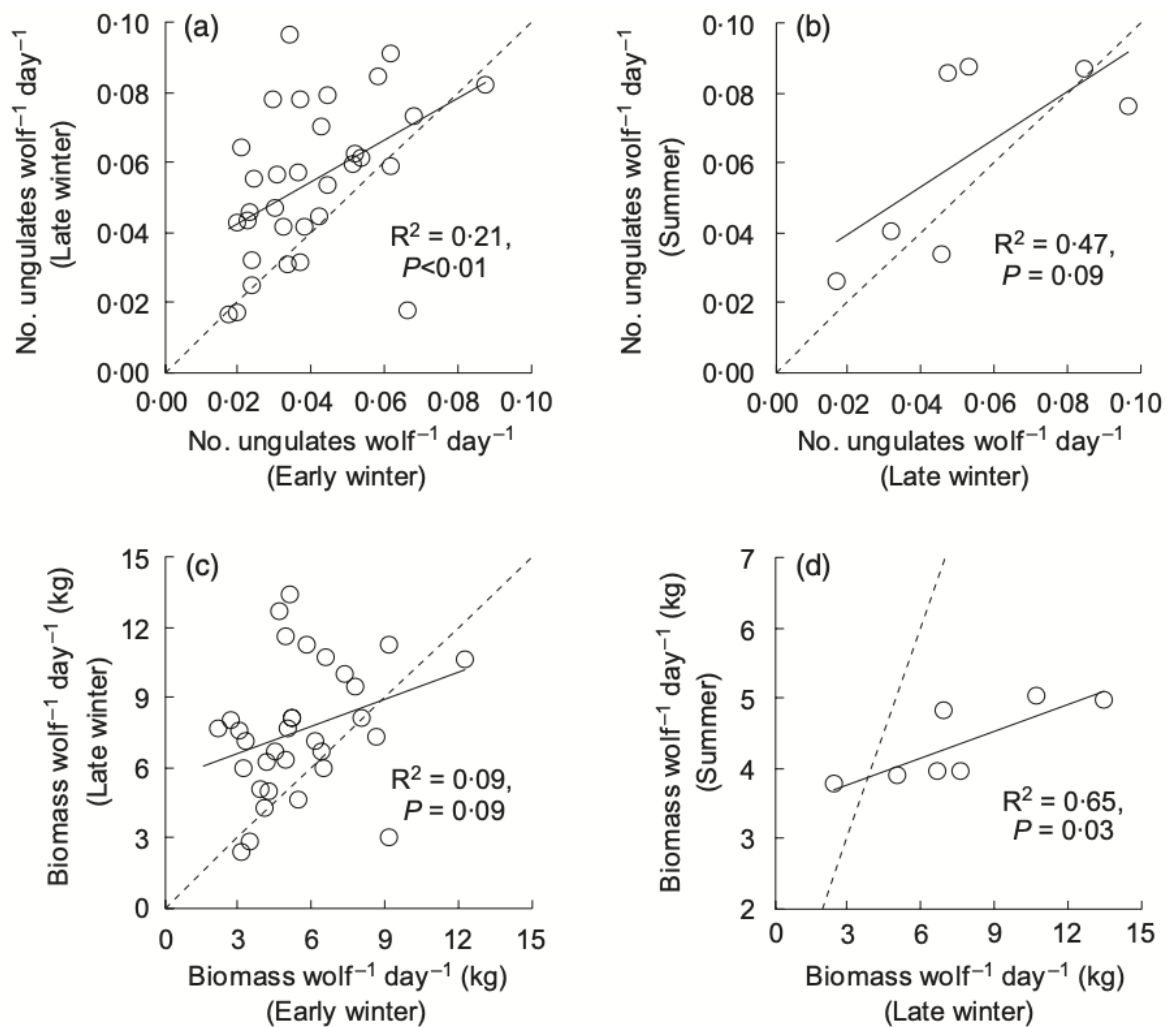


Fig. 7. Corrélations entre les taux de prédation estimés au cours de différentes saisons. Chaque observation représente soit le nombre de proies prédatées par loup par jour, soit la biomasse (kilogramme) de proies prédatées par loup par jour pour une meute pour une paire de saisons ultérieures. Les données des panneaux (a) et (c) représentent 32 observations appariées de huit meutes différentes observées entre 1997 et 2009. Les données des panneaux (b) et (d) représentent sept observations appariées de cinq meutes différentes observées entre 2004 et 2009. Les lignes pleines représentent une ligne de régression linéaire simple. Les lignes pointillées servent de référence ; elles passent par l'origine et ont une pente de un

DISCUSSION

Chaque aspect de la prédation que nous avons mesuré a varié tout au long de l'année pour les loups de la NR. Cette variation saisonnière est due à des changements dans la **disponibilité** et la **vulnérabilité des proies** (Fig. 2 ; Houston 1982 ; Coughenour & Singer 1996 ; Barber-Meyer, Mech

& White 2008). En comparaison avec des travaux antérieurs (Sand et al. 2008 ; Knopff et al. 2010), notre travail montre que les schémas de prédation saisonniers des grands carnivores terrestres peuvent présenter des différences significatives entre les espèces et entre les populations d'une même espèce. **Alors que des travaux antérieurs ont montré que les taux d'acquisition de biomasse étaient similaires entre l'été et l'hiver, notre travail montre que la biomasse acquise par loup et par jour était deux fois plus importante lors de son pic à la fin de l'hiver et au printemps que lors de son point bas en été** (Fig. 5b). De plus, notre travail indique également que l'impression que l'on a de la variation du taux de prédation entre les saisons peut être très différente selon que le taux de prédation est exprimé en termes de nombre ou de biomasse de proies (comparer les Fig. 5a, b). Enfin, notre étude montre que les estimations du taux de prédation d'une saison peuvent ne pas être particulièrement informatives sur le taux de prédation de la saison suivante (Fig. 7).

La dynamique de prédation peut être influencée de manière importante par les relations de taille prédateur-proie (Owen-Smith & Mills 2008), et la NR est caractérisé par la présence de trois espèces de proies de tailles différentes. Des travaux antérieurs ont montré que les loups de la NR préféraient le wapiti (de taille moyenne) au bison (de grande taille) (Smith et al. 2004). Nos travaux montrent que le wapiti est également la proie principale au printemps et en été (Fig. 1a), malgré une augmentation de la disponibilité des cerfs de virginie (petit) sur la partie de la NR située dans le YNP (Houston 1982). En plus d'être le plus abondant, le wapiti est probablement une proie optimale pour les loups car sa taille le rend moins dangereux que le bison mais aussi **plus lent** que le cerf de virginie, surtout pendant les périodes sans neige. Néanmoins, la prédation des loups sur les cerfs a augmenté au printemps et en été, et la biomasse acquise par les cerfs peut être importante pour que les loups de la NR couvrent leurs besoins énergétiques pendant l'été (voir Fig. 5b).

Nos observations indiquent que la variation saisonnière de l'âge des wapitis tués par les loups est déterminée par la variation saisonnière de la vulnérabilité des proies. Plus précisément, les loups s'attaquent plus fréquemment aux wapitis adultes de grande taille à la fin de l'hiver et au printemps, lorsque les wapitis tués par les loups sont dans leur état nutritionnel le plus faible (comparer les Figures 1b et 2). De même, les loups s'attaquent le plus souvent aux faons nouveau-nés (0-3 mois) pendant l'été et aux faons (5-14 mois) au début de l'hiver, lorsqu'ils sont les plus abondants (Coughenour & Singer 1996 ; Barber-Meyer, Mech & White 2008) et que les wapitis adultes tués par les loups sont en bonne condition nutritionnelle (Fig. 2). **Il est intéressant de noter que les loups ont rarement attaqué des jeunes d'un an (15-26 mois), quelle que soit la saison, ce qui suggère que cette classe d'âge n'est pas particulièrement vulnérable à la prédation par les loups.** Bien que notre observation selon laquelle les faons nouveau-nés représentent environ deux tiers des wapitis prédatés par les loups de la NR pendant l'été (Fig. 1b) ne soit pas surprenante, elle diffère des observations faites dans le centre-sud de la Scandinavie où environ 90% des élans tués par les loups étaient des nouveau-nés (Sand et al. 2008). Cette différence peut être attribuée au fait que les originaux adultes, avec leur plus grande taille, sont plus dangereux à chasser que les wapitis adultes. La différence peut également être attribuable au fait que les meutes sont plus grandes sur la NR. En d'autres termes, pour les grandes meutes, la maximisation de l'apport énergétique net peut nécessiter de chasser plus fréquemment des proies adultes, car la grande quantité de biomasse acquise par chaque proie adulte offre à tous les membres de la meute une occasion importante de se nourrir.

Nos observations et d'autres résultats récents indiquent que le nombre de proies tuées par prédateur et par jour atteint son maximum en été (Fig. 5a ; voir aussi Sand et al. 2008 ; Knopff et al. 2010), la

période où les proies nouveau-nées sont disponibles dans les climats tempérés. Cependant, étant donné que la prédation des wapitis nouveau-nés par les loups semble **compensatoire** pour les systèmes avec des communautés de prédateurs riches (Griffin et al. 2011), l'évaluation la plus importante du taux de prédation pendant le printemps et l'été pour comprendre la nature de la prédation par les loups peut être celle du taux auquel les proies recrutées (c'est-à-dire les proies qui survivent jusqu'à ≥ 6 mois) sont tuées. Pour les loups de la NR, les taux de prédation des proies recrutées en mai ne sont que légèrement inférieurs à ceux observés en hiver, et les taux de prédation des proies recrutées en juin et juillet ne représentent qu'environ la moitié de ceux observés en hiver (Figure 5a ; voir également Vucetich et al. 2011). Étant donné que les saisons où les taux de prédation des proies recrutées sont les plus élevés tendent également à être des saisons pendant lesquelles les proies tuées par les loups sont en mauvaise condition nutritionnelle (comparez les Figs 2 et 5a), **notre travail souligne comment la variation saisonnière des caractéristiques de la prédation par les loups suggère que la prédation par les loups pourrait souvent être compensatoire par nature.**

Notre travail est également important car il montre que la variation saisonnière du nombre de proies acquises par prédateur et par jour ne coïncide pas avec la variation saisonnière des kilogrammes de proies acquises par prédateur et par jour. Plus précisément, le nombre de proies acquises est le plus élevé en juin lorsque la biomasse acquise par les loups de la NR est proche de son minimum annuel (comparer Fig. 5a, b). Ces schémas saisonniers sont **découplés** car en été, chaque carcasse fournit en moyenne moins de biomasse (Fig. 5c). Les schémas observés avec les loups de la NR contrastent avec les observations faites pour les couguars en Alberta (Knopff et al. 2010) et les loups en Scandinavie (Sand et al. 2008), où ces prédateurs ont acquis des quantités similaires de biomasse en hiver et en été.

Cette différence entre les loups de la NR et de Scandinavie n'est pas facile à expliquer, bien qu'elle puisse également être liée à la façon dont ces populations de loups diffèrent en termes de taille moyenne de meute (voir ci-dessus). Les différences entre les loups de la NR et les couguars peuvent être attribuées à des différences de comportement de chasse. **Les couguars sont des prédateurs qui s'assoient et attendent et, par rapport aux loups, ont tendance à capturer des proies en meilleure condition nutritionnelle** (Husseman et al. 2003). En tant que prédateurs coureurs, les taux de prédation des loups sont probablement plus influencés par cet aspect de la **vulnérabilité** des proies. Par conséquent, les loups de la NR ont obtenu moins de biomasse durant les périodes où les grands ongulés tués par les loups sont en meilleure condition nutritive (comparer les Figs 2 et 5b). **Il est à noter que les loups ont également tendance à avoir moins de biomasse disponible à travers les proies charognées pendant ces périodes (c'est-à-dire l'été et le début de l'hiver).** Néanmoins, comme les taux de prédation sont très utiles pour comprendre le rythme auquel les prédateurs acquièrent des proies (Vucetich et al. 2011), il est important d'inclure également les carcasses dont les loups se nourrissent. On ne sait toujours pas si l'utilisation des carcasses par les loups diffère grandement entre les proies tuées et les proies charognées, et si ces différences varient selon les saisons.

Sand et al. (2008) ont montré que le taux de prédation en été était influencé par le type de proie (c'est-à-dire petites proies ou orignaux) et par la JD. En dehors de cela, on sait peu de choses sur ce qui fait varier le taux de prédation pendant l'été. Pour les loups de la NR, le nombre de proies acquises par loup et par jour augmentait avec la part du régime alimentaire des loups constituée de nouveau-nés ($P_{\text{nouveau-nés}}$) (Fig. 6a). **Ce schéma suggère que les loups compensent la petite taille des**

nouveau-nés en tuant plus fréquemment. Cependant, la relation pour la fin de l'été est plus forte que pour le début de l'été. Ces relations diffèrent parce que, lorsque la taille des $P_{\text{nouveau-nés}}$ est faible, le nombre de proies acquises est plus élevé au début de l'été qu'à la fin de l'été (comparer les symboles ouverts et remplis sur le côté gauche de la Figure 6a). Le processus qui sous-tend probablement ce schéma est que lorsque les loups se reposent entièrement sur les adultes au début de l'été (c'est-à-dire lorsque les loups ne tuent pas de nouveau-nés), leurs taux d'acquisition de proies sont plus élevés (c'est-à-dire plus élevés que lorsque les loups se reposent entièrement sur les adultes à la fin de l'été). Ces taux sont plus élevés au début de l'été car les wapitis adultes tués par les loups ont tendance à être en moins bonne condition nutritionnelle (Fig. 3) et sont donc plus faciles à tuer qu'à la fin de l'été.

Nous nous attendions à ce que les kilogrammes par loup et par jour diminuent avec l'augmentation des $P_{\text{nouveau-nés}}$ car les nouveau-nés sont beaucoup plus petits que les adultes. Nous avons observé cette relation attendue au début de l'été (Fig. 6b). Cependant, la relation entre les kilogrammes par loup et par jour et les $P_{\text{nouveau-nés}}$ n'est pas significative pour la fin de l'été. Ces relations diffèrent car, lorsque les $P_{\text{nouveau-nés}}$ sont faibles, les kilogrammes par loup et par jour sont plus faibles à la fin de l'été qu'au début de l'été (comparer les symboles ouverts et fermés sur le côté gauche de la Fig. 6b.). Le processus qui sous-tend ce schéma est probablement que lorsque les loups ne tuent que des adultes à la fin de l'été (c'est-à-dire lorsque les loups ne tuent pas de nouveau-nés), leur taux de prédation est plus faible car ces adultes sont en meilleure condition nutritionnelle à la fin de l'été (Fig. 3) et sont donc plus difficiles à capturer. Une observation importante à tirer de la Fig. 6 est que la dynamique de prédation diffère de façon importante entre le début et la fin de l'été.

Pendant des décennies, on a eu tendance à penser que la variation saisonnière de la prédation était mieux caractérisée en distinguant les mois d'hiver et les mois non hivernaux (par exemple Messier 1994). Cependant, nos résultats permettent l'émergence d'un aspect sous-estimé de la prédation saisonnière. En effet, la prédation saisonnière dans les climats tempérés est mieux caractérisée en distinguant au moins quatre saisons : le début de l'hiver, la fin de l'hiver, le printemps et l'été. Puisque nos travaux démontrent que la composition des proies et le taux de prédation diffèrent de manière importante d'une saison à l'autre, la prise en compte de cette variation améliorerait notre compréhension de l'influence d'un prédateur sur la dynamique des populations d'ongulés (Boyce, Sinclair & White 1999 ; Owen-Smith 2008).

Pour comprendre la dynamique des populations de tout organisme, il est important de savoir quelle période de l'année est limitante (par exemple Parker, Barboza & Gillingham 2009). Pour les loups de Yellowstone, l'été semble être cette période limitante (Fig. 5b). Si ce schéma se vérifie pour de nombreuses populations de loups, cela serait frustrant car la plupart de ce que nous savons sur les loups est basé sur leur étude en hiver. Par exemple, les taux de prédation hivernaux des loups de l'Isle Royale n'expliquent qu'environ 20% de la variation du taux de croissance annuel de leur population (Vucetich & Peterson 2004). Peut-être que cette faible relation entre le taux de prédation et le taux de croissance est due au fait que l'été, et non l'hiver, est la saison qui compte le plus. De plus, la Figure 5b montre également comment l'histoire de vie des loups est adaptée aux changements saisonniers dans l'acquisition de nourriture (Visser, Holleman & Gienapp 2006). En d'autres termes, le pic annuel du taux d'acquisition de biomasse (fin de l'hiver et printemps) coïncide avec une période de demande énergétique maximale pour les loups femelles en phase de reproduction (c'est-à-dire gestation, lactation), et la biomasse individuelle acquise devient significativement plus faible lorsque les petits sont sevrés au début du mois de juin. Compte tenu

de ces considérations, la connaissance des variations interannuelles dans l'acquisition saisonnière de la biomasse permettrait probablement de mieux comprendre la dynamique des populations de prédateurs.

Cependant, étant donné que les estimations des taux de prédation tout au long de l'année sont rares, il serait utile pour notre compréhension de la prédation qu'un taux de prédation collecté au cours d'une saison soit un indicateur fiable du taux de prédation au cours d'une saison ultérieure. Pour les loups de la NR, le taux de prédation au début de l'hiver était un mauvais indicateur du taux de prédation à la fin de l'hiver (Fig. 7a, c). Cela est dû au fait que les conditions (i.e. la **sévérité** de l'hiver et **l'état nutritionnel** des proies) durant la fin de l'hiver varient beaucoup d'une année à l'autre, et que le taux de prédation est sensible à la variation de ces conditions (Post et al. 1999 ; Mech et al. 2001 ; Nilsen et al. 2009). **En revanche, ces conditions présentent moins de variations interannuelles au début de l'hiver.**

Les taux de prédation de la fin de l'hiver pourraient être de meilleurs indicateurs du taux de prédation de l'été (Fig. 7b, d). Cette spéculation est similaire à celle selon laquelle les conditions hivernales peuvent influencer les taux de prédation des lynx s'attaquant aux chevreuils au cours de l'été suivant (Nilsen et al. 2009). En fin de compte, étant donné que de nombreuses relations écologiques sont **non stationnaires** et ont tendance à révéler plus de variation et de covariation à mesure que la taille de l'échantillon augmente (Arino & Pimm 1995 ; Vucetich, Peterson & Nelson 2010), nous disposons de trop peu de données pour savoir si les taux de prédation à la fin de l'hiver sont de bons indicateurs des taux de prédation en été. Cependant, la question est suffisamment importante pour mériter une attention particulière. Si les taux de prédation hivernaux sont de mauvais indicateurs du taux de prédation estival, et si pour comprendre la prédation, il faut comprendre comment les populations de prédateurs et de proies sont affectées par la prédation sur les nouveau-nés ou les adultes pendant l'été (voir Boyce, Sinclair & White 1999), alors une compréhension adéquate de la variation interannuelle du taux de prédation peut nécessiter l'estimation du taux de prédation au moins trois fois par an : au début de l'hiver, à la fin de l'hiver ou au printemps, et en été (Figs 5 et 7).