

Taux de prédation en été et schéma de prédation dans un système loup-élan : peut-on se fier aux estimations hivernales ?

Oecologia

DOI 10.1007/s00442-008-0969-2

POPULATION ECOLOGY - ORIGINAL PAPER

Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates?

Håkan Sand · Petter Wabakken · Barbara Zimmermann ·
Örjan Johansson · Hans C. Pedersen · Olof Liberg

Résumé

Jusqu'à présent, la grande majorité des études sur la prédation par les grands carnivores, y compris les taux de prédation et de consommation, ont été basées sur des études hivernales. Comme les grands carnivores qui se nourrissent d'ongulés montrent souvent une préférence pour les jeunes, les taux de prédation peuvent être à la fois plus élevés et plus variables pendant la saison estivale que pendant le reste de l'année, ce qui conduit à de graves sous-estimations du taux de prédation annuel total. Cette étude est la première à présenter des données empiriques détaillées sur les taux de prédation et de sélection des proies dans un système loup-élan pendant l'été (juin-septembre), obtenues par l'application de techniques modernes de collier à système de positionnement global sur des loups individuels (*Canis lupus*) en Scandinavie. L'élan (*Alces alces*) était l'espèce proie dominante à la fois en nombre (74,4 %) et en biomasse (95,6 %) ; 89,9 % de tous les élans tués étaient des juvéniles, représentant 76,0 % de la biomasse consommée par les loups. Le taux de prédation en termes de kilogramme de biomasse/kilogramme de loup par jour était en moyenne de 0,20 (fourchette : 0,07-0,32) parmi les territoires de loups et était supérieur, ou bien supérieur, aux besoins alimentaires minimums quotidiens dans la plupart des territoires. Le nombre moyen de jours entre les prédateurs d'élans dans l'ensemble des territoires de loups et des périodes d'étude était de 1,71 jour, mais augmentait avec le temps et la taille des faons d'élans en croissance pendant l'été. Pendant tout l'été (juin-septembre, 122 jours), un groupe (de deux à neuf) de loups a tué un total de 66 (intervalle de confiance 95 % ; 56-81) élans. L'incorporation des fonctions de croissance corporelle des faons et des yearlings d'élans et des louveteaux au cours de la période estivale a montré que les loups ont ajusté leur taux de prédation sur les élans, de sorte que la quantité de biomasse/kilogramme de loup était relativement constante ou augmentait. Le taux de prédation était beaucoup plus élevé (94-116 %) que les estimations de la période hivernale. Par conséquent, la projection des taux de prédation hivernaux pour obtenir des estimations annuelles de la prédation dans des systèmes prédateur-proie similaires peut entraîner une sous-estimation significative du nombre total de proies tuées.

INTRODUCTION

L'estimation des taux de prédation des prédateurs est importante pour mieux comprendre la dynamique et la gestion des relations prédateur-proie. Les effets de la prédation ont été étudiés dans le cadre des concepts de **réponse numérique** et **fonctionnelle** du prédateur, c'est-à-dire les changements de la densité et du taux de prédation du prédateur en fonction de la densité des proies (Solomon 1949). Les modèles dépendants des proies ont été reconnus par la suite comme étant limités avec la notion que des facteurs supplémentaires, tels que le comportement des prédateurs et des proies, sont généralement des déterminants importants du taux de prédation par habitant (Holling 1959 ; Taylor 1984).

Le fait que le taux de mortalité par habitant soit affecté par un certain nombre de facteurs en plus de la densité des proies est confirmé par des études empiriques sur les systèmes loups-ongulés, où une grande variation des taux de prédation par habitant est constatée à la fois au sein des populations de loups (Hayes et al. 2000 ; Vucetich et al. 2002) et entre elles (Messier 1994 ; Eberhardt et al. 2003). Les facteurs qui se sont avérés importants pour le taux de prédation des loups comprennent le type d'espèce de proie, la densité des proies et des prédateurs, le ratio proies/prédateurs (Vucetich et al. 2002), la taille des groupes de loups (Schmidt et Mech 1997), la répartition par âge de la population de proies (Peterson et al. 1998), la **vulnérabilité** des proies (Peterson et Allen 1974), la **disponibilité de proies alternatives** (Dale et al. 1994), le taux de charognage (Promberger 1992 ; Hayes et al. 2000), la période de l'hiver (Mech 1977 ; Fritts et Mech 1981), la couverture neigeuse (Huggard 1993 ; Jedrzejewski et al. 2002), l'hétérogénéité de l'habitat (Kunkel et Pletscher 2000) et le type de méthodes utilisées pour étudier le taux de prédation (Hebblewhite et al. 2003 ; Sand et al. 2005). Cependant, la plupart des variations dans les taux de prédation des loups restent encore inexplicables (Messier 1994 ; Dale et al. 1995 ; Hayes et al. 2000 ; Vucetich et al. 2002).

Jusqu'à présent, la grande majorité des études sur la prédation des carnivores de grande et moyenne taille, y compris les taux de prédation et la consommation, dans les régions tempérées ont été basées sur des études hivernales, parfois également projetées sur des estimations annuelles du taux de prédation (Mech 1966, 1971 ; Kolenosky 1972 ; Fuller 1989 ; Ballard et al. 1997). En raison des difficultés à trouver et identifier les proies tuées en été (Ballard et al. 1987), les schémas de prédation des loups durant cette période de l'année ont été estimés principalement par des analyses d'excréments (Peterson et Ciucci 2003), mais voir Jedrzejewski et al. (2002) pour une **approche alternative**. Cependant, les analyses d'excréments ne fournissent pas de données sur les taux de prédation en termes de nombre d'individus proies tués (Mech et Peterson 2003), et les estimations des taux de prédation estivaux peuvent être particulièrement importantes dans les régions tempérées car les loups montrent souvent une préférence pour les juvéniles durant cette saison (Mech 1966, 1988 ; Peterson 1977 ; Mech et al. 1998 ; Jedrzejewski et al. 2002).

Les ongulés juvéniles tués en été plutôt qu'en hiver offrent une quantité relativement faible de biomasse par proie, et la taille du corps augmente rapidement pendant la période de croissance végétative, ce qui entraîne une augmentation de la quantité de biomasse par proie. Par conséquent, les taux de prédation mesurés en termes de nombre de proies individuelles tuées pendant l'été peuvent être à la fois plus élevés et plus variables que pendant le reste de l'année, et peuvent donc conduire à de graves sous-estimations du taux de prédation annuel total. En particulier, si la prédation pendant l'été se concentre sur le segment juvénile de leur proie principale, il peut être particulièrement difficile d'obtenir des estimations précises des taux de prédation car les proies individuelles peuvent être presque entièrement consommées. Afin d'obtenir des estimations correctes du nombre et du type de proies tuées pendant la période sans neige de l'année, les techniques du système de positionnement global (GPS), récemment appliquées dans les études sur l'écologie de la faune, peuvent offrir des données d'une résolution spatiale et temporelle suffisamment élevée pour étudier le comportement prédateur des grands carnivores, y compris les taux de prédation (Anderson et Lindzey 2003 ; Sand et al. 2005 ; Zimmermann et al. 2007).

Nous avons utilisé des analyses détaillées des mouvements de loups équipés de GPS pour examiner les taux de prédation et la sélection des proies pendant l'été dans un système loup-ongulé dans le centre-sud de la Scandinavie où l'élan constitue la principale espèce proie en hiver (Olsson et al.

1997 ; Sand et al. 2005). A partir de la vaste littérature générale sur l'écologie alimentaire des loups, nous avons prédit que, pendant l'été :

1. Les loups montreront une préférence pour les élan juvéniles par rapport aux adultes ;
2. Les taux de prédation des loups devraient être négativement corrélés avec la taille de leur principale proie ;
3. L'intervalle entre les prédatons de loups augmentera au cours de l'été et doit être adapté aux changements de taille de leur principale proie (élan juvéniles) et aux besoins alimentaires croissants d'un groupe de loups qui se reproduit ;
4. En raison de la sélection des proies en fonction de l'âge et de la taille, les taux de prédation des loups, en termes de nombre de proies tuées par unité de temps, devraient être plus élevés qu'en hiver.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

La Suède et la Norvège constituent ensemble la péninsule Scandinave, ci-après dénommée Scandinavie (55-72°N, 5-25°E). La forêt boréale de conifères et les zones alpines couvrent plus de 75 % de la péninsule.

...

Loups étudiés

Les loups ont été immobilisés depuis l'air selon les procédures standard présentées dans Arnemo, Ahlqvist et Segerström (2004) et décrites en détail dans Sand et al. (2006a). Les loups étaient équipés de colliers GPS (GPS-Simplex ; TVP International, Suède ou GPS-plus ; Vectronic Aerospace, Allemagne). De 2002 à 2005, nous avons étudié le schéma de la prédation estivale (1^{er} juin-30 septembre ; 122 jours) au cours de dix études intensives de neuf territoires de loups pour un total de 322 jours (S1). L'étude totale comprenait 15 périodes d'étude, allant de 9 à 44 jours, au cours desquelles les déplacements des loups ont été enregistrés de manière intensive avec une date médiane d'étude du 14 juillet. Les données ont été recueillies auprès de 15 loups munis de colliers GPS, dont sept couples de loups adultes reproducteurs, deux couples de loups adultes non reproducteurs et un loup solitaire de 2 ans. Un couple de loups reproducteurs (Gråfjell) a été étudié pendant deux étés consécutifs et traité comme deux observations distinctes dans notre ensemble de données. La taille du groupe de loups, l'état de la reproduction et le nombre de petits pendant l'été ont été estimés à partir de l'examen de données combinées provenant : (1) de la surveillance intensive sur la neige avant et après la reproduction, (2) des schémas de déplacement des loups adultes munis d'un collier GPS pendant la période de parturition, (3) du travail sur le terrain en été par le personnel de recherche formé au projet, et (4) des données sur la dispersion par âge (Wabakken et al. 2001, 2006, données non publiées).

Technologie GPS

Au moins un des loups adultes reproducteurs, et dans quatre des dix études intensives, les deux loups adultes reproducteurs, étaient équipés d'un collier GPS (S1). L'un ou les deux colliers GPS des loups de chaque groupe/territoire ont été programmés pour un positionnement à intervalles de 30 minutes tout au long des périodes d'étude (S1), sauf pour le territoire de Gråfjell où un intervalle de 60 minutes a été utilisé les deux années. Les données étaient enregistrées dans la mémoire interne et comprenaient la latitude et la longitude (WGS 84), la date, l'heure et deux estimations de la qualité de chaque position prise (valeur de dilution de la précision et nombre de

satellites utilisés pour le positionnement : 2D/3D). Tout au long des périodes d'étude, les données ont été téléchargées à distance chaque semaine ou toutes les deux semaines depuis le sol à l'aide d'un enregistreur de données à récepteur VHF (RX-900 ; Televilt International) et d'une antenne portative. Les données de positionnement des colliers Vectronic ont été automatiquement reçues sous forme de messages électroniques (Short Message Service) via le réseau de communication Global System for Mobile vers un ordinateur et automatiquement stockées dans une base de données.

Groupes de positions GPS et recherche de proies tuées par des loups

Toutes les positions GPS ont été reportées dans un système de grille métrique en utilisant ArcView 3.2 (Environmental Systems Research Institute). Chaque position a été tamponnée avec un rayon fixe de 50 ou 100 m et les tampons se chevauchant ont été unifiés et définis comme des **clusters** (c'est-à-dire un minimum de deux positions) avec un numéro de cluster unique et une distance maximale entre les positions de 200 m (Sand et al. 2005). Cette procédure a été utilisée pour rechercher les proies tuées par les loups et était basée sur l'hypothèse que les loups passent 1 h à proximité des proies tuées. Cette procédure a été répétée avec les nouvelles données accumulées pendant la période d'étude, et tous les nouveaux **clusters**, ainsi que les **clusters** élargis avec de nouvelles positions, ont ensuite été intensivement recherchés sur le terrain pour les carcasses dans un rayon de 50 m autour des positions à l'aide d'un GPS portable (Zimmermann et al. 2001). En outre, une moyenne de 54 % de toutes les positions individuelles dans les territoires ont été sélectionnées au hasard et recherchées sur le terrain. Le temps moyen écoulé entre les positions GPS et la recherche de carcasses sur le terrain aux mêmes positions était de 8,3 jours et variait de 1 à 53 jours (percentiles de 90 % ; 2-24, $n = 199$). Aucun **cluster** n'a été recherché lorsque les loups se trouvaient à moins de 2 km. La plupart du temps ([90 %]), l'équipe de recherche a utilisé un seul chien entraîné pour faciliter la détection des restes de carcasses. Les groupes et les positions individuelles ont été minutieusement fouillés pour trouver des parties de corps, des traces, du sang, des excréments de loup et d'autres restes qui pourraient aider à déterminer le sexe, l'âge, la condition de la proie, l'heure de la mort et si la carcasse résulte réellement d'une mise à mort par le loup. Les espèces des carcasses d'ongulés trouvées ont été identifiées à partir des poils et des restes du squelette, tandis que le sexe a été déterminé par une inspection visuelle des organes reproducteurs ou par la présence de pédicules de bois. L'âge des ongulés était classé en juvénile (<1 an) ou adulte (C1 an) sur le terrain et les mandibules des élan adultes étaient collectées et utilisées pour la détermination de l'âge en comptant les anneaux de ciment dans la première molaire (Markgren 1969).

L'âge (c'est-à-dire la durée depuis la mise à mort) des carcasses (c'est-à-dire l'heure de la mort) a été grossièrement estimé sur le terrain sur la base de la proportion de la biomasse comestible consommée, de l'état de décomposition de la carcasse par rapport au site (ensoleillé ou ombragé) et des conditions météorologiques précédentes, et a ensuite été comparé aux emplacements exacts des loups marqués au GPS. Pour les carcasses évaluées comme tuées pendant la période d'étude, la date et l'heure exactes de la mort ont été fixées à l'heure de la première position GPS à moins de 200 m de l'emplacement de la carcasse qui correspondait aux estimations de l'heure de la mort faites sur le terrain.

Toutes les carcasses ont été classées en trois catégories différentes : (1) proies tuées par un loup ; (2) proies probablement tuées par un loup ; et (3) autres carcasses (autres causes de mort connues ou tuées par un loup avant la période d'étude). Pour 140 élan et neuf chevreuils trouvés lors des

travaux de terrain, les signes de sang frais, le type de consommation de la carcasse, la dispersion des restes de proies et l'heure estimée de la mort par rapport à la présence du loup selon les positions GPS étaient des critères qui, combinés, ont été utilisés pour classer les proies comme étant tuées par un loup. Pour huit des élans nouveau-nés et la plupart des proies plus petites que les ongulés, il ne restait que de petits fragments de carcasse lorsqu'ils ont été trouvés, ce qui rendait difficile les décisions sur la cause de la mort. Ces carcasses ont été classées comme probablement tuées par un loup si l'état de la carcasse, et donc le moment estimé de la mort, se situait dans la période d'étude, et correspondait temporellement et spatialement aux positions GPS des loups adultes munis de colliers GPS. En outre, les carcasses de 50 autres élans, de six chevreuils et de 20 proies plus petites ont été trouvées pendant le travail sur le terrain, mais on ne pensait pas qu'elles avaient été tuées par des loups pendant la période d'étude. On ne pense pas non plus que ces carcasses aient offert une biomasse alimentaire importante pour les loups pendant la période d'étude, car la date estimée de la mort était généralement antérieure de plusieurs mois à la date de détection, et pendant l'été la décomposition est rapide, laissant des restes de carcasses constitués d'os de squelette et de poils de fourrure séchés.

Calcul de la biomasse des prédateurs et des proies

Pour estimer la quantité de biomasse disponible à partir des proies tuées par kilo de loup pour chaque groupe de loups, nous avons calculé la croissance corporelle des louveteaux à partir de la date de naissance supposée selon l'équation de croissance suivante : $y = -0,0098x^3 + 2,38935x^2 + 6,8725x + 600$, où y est le poids corporel calculé en grammes au jour x et le poids moyen à la naissance est de 600 g avec une date de naissance moyenne du 5 mai pour les louveteaux (Alfredsen 2006). Cette équation a été dérivée de l'ajustement d'une courbe de croissance polynomiale du troisième ordre aux estimations de poids ($n = 320$) de louveteaux élevés en captivité ($n = 7$) au sein de leur groupe pendant les 150 premiers jours après la naissance, et a montré une bonne adéquation ($r^2 = 0,996$) pour estimer la croissance des loups captifs (M. Amundin, données non publiées). Pour les loups adultes, nous avons utilisé le poids corporel individuel mesuré lors de la capture en hiver, tandis que le poids corporel estival des loups d'un an a été supposé être de 40 kg. La biomasse totale des loups pour chaque groupe à n'importe quel moment de l'été a été calculée comme la somme du poids corporel des adultes, des jeunes d'un an et des petits.

La disponibilité de la nourriture était basée sur le nombre et la taille (âge) des proies tuées par les loups pendant les périodes d'étude. La masse corporelle des élans a été estimée comme une croissance linéaire des jeunes selon : $y = 1,123x + 13$, où y est le poids estimé en kilogrammes au jour x , en supposant un poids de naissance de 13 kg le 1^{er} juin et un poids final de 150 kg le 1^{er} octobre (Markgren 1969). De même, nous avons supposé une croissance linéaire des élans d'un an : $y = 0,6863x + 135$, avec un poids initial de 135 kg le 1^{er} mai et un poids final de 240 kg le 1^{er} octobre (Markgren 1969 ; Cederlund et Sand 1991 ; Sand 1996). Pour les autres espèces proies, nous avons supposé un poids corporel moyen de 25 et 10 kg pour les chevreuils adultes et juvéniles respectivement, 18 kg pour le castor, 11 kg pour le blaireau, 2 kg pour les oiseaux, 4 kg pour le lièvre, tandis que pour un veau de bovin domestique (*Bos taurus*) tué pendant la période d'étude, nous avons estimé que 5 kg de biomasse ont été consommés. Pour les élans de l'année, nous avons supposé que la quantité de biomasse comestible était égale à 65 % du poids corporel total, alors que pour les faons d'élan, les chevreuils adultes et juvéniles, 75 % ont été utilisés. Pour toutes les autres espèces de proies, la quantité de biomasse comestible a été fixée à 90 %. La proportion de la biomasse comestible consommée au moment de la détection de la proie a été estimée visuellement sur le terrain à 5 % près des parties comestibles de la carcasse. Pour les proies plus

petites que les faons d'élan, on a supposé que toute la biomasse comestible était consommée par les loups.

Estimations du taux de prédation des loups

Nous avons estimé les taux de prédation des loups pendant la période d'étude comme suit : (1) le nombre total de proies tuées par groupe de loups par jour, (2) le nombre de proies tuées par loup par jour, (3) la biomasse totale en kilogrammes par groupe de loups par jour, (4) la biomasse totale en kilogrammes par loup par jour, et (5) la biomasse totale en kilogrammes par kilogramme de loup par jour. Pour le calcul de la biomasse en kilogrammes disponible à partir des proies tuées pendant les périodes d'étude, nous avons utilisé des estimations de la biomasse des proies (élaus) spécifiques au temps (date) et la biomasse totale des loups estimée par groupe de loups pendant la date médiane de la période d'étude (S2). Nous avons également calculé la biomasse totale consommée par les loups en incorporant la proportion estimée de biomasse retirée de chaque carcasse d'élan le jour de la détection. La consommation de biomasse par les loups par jour a été calculée comme suit : (1) par groupe, (2) par loup individuel, et (3) par loup en kilogramme. Enfin, les taux de prédation et leur variance ont également été calculés comme l'intervalle de temps moyen estimé en jours entre des prédatons consécutives, à la fois pour le nombre total de prédatons et pour les élaus seulement.

Analyses...

RESULTATS

L'étude totale comprenait 322 jours d'étude, dont 15 périodes d'étude d'une durée moyenne de 21,5 jours (fourchette : 9-44) et réparties sur dix territoires de loups (S1). La taille moyenne des groupes de loups était de 5,0 et variait d'un à neuf individus, soit un total de 50 loups, la reproduction ayant eu lieu dans sept des dix territoires. Le nombre de positions GPS reçues par jour pendant les périodes d'étude était en moyenne de 36,2 (plage : 19,3-66,7) entre les territoires, dont 92 % ont été utilisées pour la recherche de proies tuées sur le terrain (S1).

Composition des proies

Au total, les restes de 275 proies ont été trouvés pendant les travaux de terrain. Parmi eux, 199 ont été évalués comme ayant été tués par des loups pendant la période d'étude de 322 jours, dont 148 élaus (74,4 %), neuf chevreuils (4,5 %), cinq castors (2,5 %), dix blaireaux (5,0 %), six lièvres (3,0 %), 20 oiseaux (10,1 %) et un veau (0,5 %) de bétail domestique (S2). Parmi les oiseaux tués par le loup, le grand tétaras et le tétaras lyre étaient les espèces dominantes (81 %), mais un canard (*Anas* spp) et une grue (*Grus grus*) étaient également inclus.

En termes de biomasse des proies, l'élan constituait 95,6 % de la biomasse totale de toutes les proies tuées pendant la période d'étude, tandis que le chevreuil y contribuait pour 1,6 % et les petites proies pour 2,8 %, respectivement. Les jeunes élaus constituaient 89,9 % de tous les individus tués pendant la période d'étude et représentaient 76,0 % de la biomasse des élaus. Puisqu'aucun élan de plus d'un an n'a été tué pendant la période d'étude, les jeunes d'un an représentaient les 10,1 % restants de tous les élaus tués et 24,0 % de la biomasse d'élaus.

Les petits groupes ont tué une plus grande proportion de petites espèces de proies que les grands groupes ($r^2 = 0,34$, $P = 0,046$) et cette relation était significative, même après avoir retiré les données

du territoire avec un seul loup ($r^2 = 0,58, P = 0,017$). En revanche, il n'y avait pas de relation significative entre la proportion d'élans d'un an tués (sur l'ensemble des élans) et la taille du groupe ($r^2 = 0,04, P = 0,55$). Il n'y a pas non plus de changement significatif dans la proportion d'élans d'un an tués par les loups en fonction de la progression de la saison (nombre de jours à partir du 1^{er} juin), quelle que soit la taille de la meute (régression logistique : $df = 146, \chi^2 = 0,147, P = 0,70$). Cependant, la proportion d'élans parmi les individus proies a diminué significativement avec le temps durant la période d'étude, et cette relation est également restée négative lorsqu'on a tenu compte de la taille de la meute (régression logistique : $df = 198, \chi^2 = 13,59, P = 0,001$). Sur l'ensemble des territoires, la proportion de proies autres que l'élan pendant les 4 mois de juin à septembre était de 12,6, 34,0, 35,8 et 44,4 %, respectivement.

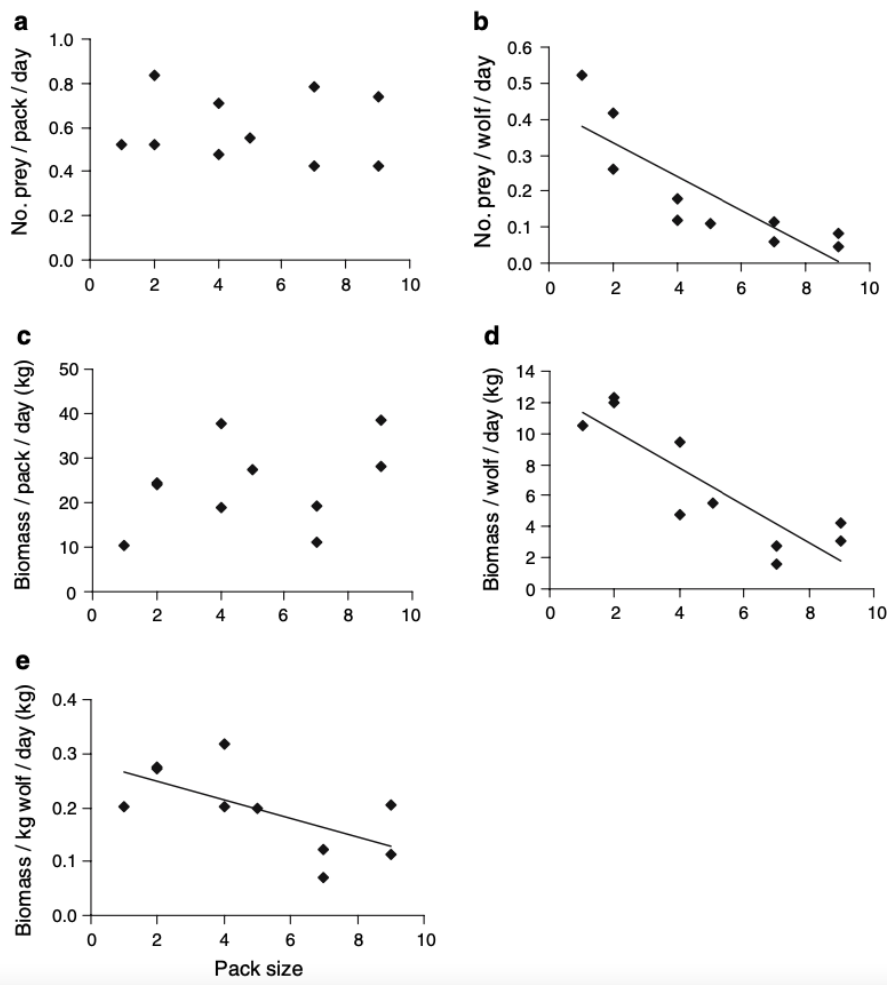


Fig.1 Taux de prédation estimé en nombre de proies tuées (a, b), et 0,6 en kilogramme de biomasse (c-e) par groupe de loups (meute), par loup individuel et par kilogramme de loup, en fonction de la taille du groupe de loups (Taille de la meute) parmi les dix territoires de loups étudiés en Scandinavie au cours de la période 2002-2005

Taux de prédation (Kill rate)

Sur l'ensemble des territoires, les loups ont tué, en moyenne, 0,60 proie/groupe par jour (1 SE 0,05, gamme : 0,43-0,83) ou 0,19 proie/loup par jour (1 SE 0,05, gamme : 0,05-0,52, S2). Cela correspondait à une moyenne de 24,0 kg de biomasse de proie/groupe par jour (1 SE 3,03, fourchette : 10,4-38,4) ou 6,6 kg de biomasse de proie/loup par jour (1 SE 1,28, fourchette : 1,6-12,3) ou 0,20 kg de biomasse de proie/kg de loup par jour (1 SE 0,02, fourchette : 0,07-0,32) parmi les territoires. En supposant que toute la biomasse estimée comme consommée pour chaque proie lorsqu'elle est trouvée (et supposée être tuée par les loups) a été obtenue par les loups, ceux-ci ont

consommé en moyenne 5,6 kg de biomasse de proie/loup par jour (1 SE 1,11, fourchette : 1,5-10,4), ce qui équivaut à 0,16 kg/kg de loup par jour (1 SE 0,02, fourchette : 0,07-0,25).

Le **taux de prédation**, en termes de nombre de proies tuées par loup et par jour dans les groupes, était fortement lié de façon négative à la taille du groupe ($r^2 = 0,71$, $P = 0,002$; Fig. 1b), aux kilogrammes de biomasse par loup et par jour ($r^2 = 0,74$, $P = 0,001$; Fig. 1d), et aux kilogrammes de biomasse par kilogramme de loup et par jour ($r^2 = 0,4$, $P = 0,045$; Fig. 1e). **En revanche, la taille du groupe n'était pas liée au nombre de proies tuées/groupe par jour** ($r^2 = 0,004$, $P = 0,86$; Fig. 1a) ou au kilogramme de biomasse/groupe par jour ($r^2 = 0,10$, $P = 0,36$; Fig. 1c). **Ainsi, les loups en petits groupes ont tué approximativement le même nombre de proies/jour que les groupes plus importants, mais la biomasse par individu/jour n'était que de 1,6 à 4,3 kg (environ 35%) dans les grands groupes (supérieurs ou égaux à sept) contre 4,7 à 12,0 kg dans les petits groupes (inférieurs ou égaux à cinq).**

Facteurs affectant l'intervalle de temps entre les prédatons

Nous avons examiné les facteurs affectant les taux de prédation, en utilisant l'intervalle de temps (en jours) entre des kills consécutifs sur l'ensemble des territoires et des périodes d'étude. L'intervalle de temps moyen entre deux kills consécutifs sur l'ensemble des territoires et des périodes d'étude était de 1,35 jour [intervalle de confiance (IC) de 95 % : 1,12-1,61, plage : 0,0-6,1, $n = 184$]. **L'intervalle de temps entre les kills consécutifs était significativement lié au type de proie précédemment tuée** (modèle de régression linéaire mixte : $F_{2,171} = 6,46$, $P = 0,007$). Ainsi, l'intervalle moyen jusqu'à la prochaine mise à mort après avoir tué une petite proie était de 0,86 jours (IC 95 % ; 0,59-1,18, $n = 45$), tandis que la mise à mort de faons d'élan et de jeunes d'un an entraînait un intervalle moyen de 1,48 jours (IC 95% ; 1,26-1,73, $n = 124$) et de 1,42 jours (IC 95 % ; 0,87-2,11, $n = 15$), respectivement. L'intervalle de temps entre deux kills consécutifs était, en plus du type de proie, également lié de manière positive et significative à la date du kill mesuré en nombre de jours à partir du 1^{er} juin (modèle mixte de régression linéaire : $F_{1,171} = 14,2$, $P = 0,0002$, estimation \pm SE = $0,0055 \pm 0,0015$). Ni la taille des groupes de loups ($F_{1,171} = 1,73$, $P = 0,19$) ni le statut reproductif parmi les groupes de loups ($F_{1,171} = 0,2$, $P = 0,65$) n'ont pu expliquer de manière significative la variation de l'intervalle de temps entre les proies tuées. L'inclusion du terme d'interaction entre le type de proie et la date du kill n'a pas amélioré le modèle de manière significative ($F_{2,169} = 2,21$, $P = 0,11$). Le territoire du loup n'a pas expliqué de façon significative toute variation supplémentaire dans l'intervalle de jours entre les kills d'élan lorsqu'il a été inclus comme effet fixe dans le modèle ($F_{9,171} = 1,20$, $P = 0,30$) en plus du temps (date) pendant l'été et du type de proie. **Cela signifie que les taux de prédation ne diffèrent pas de manière significative entre les territoires de loups et que l'effet de l'heure (date) durant l'été sur le taux de prédation est également apparent au niveau intra-territorial** ($F_{1,171} = 6,38$, $P = 0,01$), **c'est-à-dire que les taux de prédation changent au sein des territoires de loups au cours de l'été.**

Le degré estimé de **consommation** de la partie comestible des carcasses tuées par les loups à la date de détection n'était pas lié à la période de l'été (régression logistique à modèle mixte : $F_{1,166} = 1,27$, $P = 0,26$) mais différait significativement entre les petites proies (95 %), les faons d'élan (91 %) et les élan d'un an (69%) ($F_{2,166} = 6,87$, $P = 0,0014$).

L'élan étant la principale proie des loups pendant l'été, tant en termes de nombre que de biomasse, nous avons examiné de plus près les facteurs affectant les taux de prédation estivale des élan. L'intervalle moyen entre les captures d'élan sur l'ensemble des territoires et des périodes d'étude

était de 1,71 jour (IC 95 % : 1,36-2,10, plage : 0,0-6,0, $n = 133$). L'intervalle de temps entre les kills d'élans était significativement lié positivement à la période de l'été (régression linéaire du modèle mixte : $F_{1,122} = 18,99$, $P < 0,001$), mesurée en nombre de jours à partir du 1^{er} juin [intervalle = $(0,0068 \times \text{jours à partir du 1^{er} juin} + 1,009)^2$]. L'inclusion de la taille du groupe de loups ($F_{1,122} = 0,54$, $P = 0,46$), de l'âge du dernier kilo d'élan ($F_{1,121} = 0,16$, $P = 0,69$) ou du statut reproducteur du groupe ($F_{1,122} = 0,12$, $P = 0,73$) n'a pas amélioré l'ajustement du modèle. Aucun terme d'interaction pour toute combinaison de l'intervalle de temps entre les kills d'élans et les trois autres variables explicatives n'a amélioré l'ajustement du modèle.

Par conséquent, la période de l'été était la seule variable expliquant de façon significative la variation du taux de prédation des élans dans et entre les groupes et cette variable représentait 12,7 % (r^2 ajusté) de la variation totale de l'intervalle de temps entre les kills d'élans (Fig. 2). Le 1^{er} juin, l'intervalle moyen entre les kills d'élans était de 1,02 jour (IC 95% ; 0,75-1,33) et augmentait au fur et à mesure que la saison estivale progressait, de sorte que l'intervalle moyen entre les kills d'élans au 30 septembre (122^{ème} jour à partir du 1^{er} juin) était de 3,39 jours (IC 95% ; 2,45- 4,48). Sur l'ensemble de la période estivale (1^{er} juin-30 septembre = 122 jours), on a estimé qu'un groupe de loups (c'est-à-dire de deux à neuf individus) a tué un total de 66 élans (IC 95% ; 56-81).

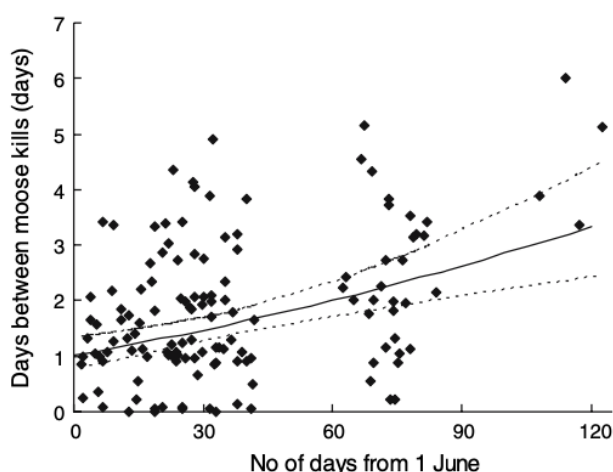


Fig. 2 Taux de prédation moyen, estimé comme l'intervalle de temps (en jours) entre des kills consécutifs d'élan, par rapport au temps pendant l'été (nombre de jours à partir du 1^{er} juin). Intervalle de jours entre les kills d'élan = $(0,0068 \times \text{jours à partir du 1^{er} juin} + 1,009)^2$. Les données sont regroupées à partir de dix différents territoires de loups en Scandinavie, 2002-2005. Les lignes en pointillés indiquent un intervalle de confiance de 95%

Biomasse des élans

Les estimations des paramètres du modèle concernant les intervalles de temps entre les kills d'élans ont été combinées avec les fonctions de croissance corporelle des jeunes élans et des élans d'un an, afin de calculer la quantité de biomasse disponible provenant des kills d'élans pendant la période estivale et d'examiner comment la baisse du taux de prédation des loups a équilibré la croissance de la masse corporelle des élans. La biomasse d'élans tués par individu a augmenté de juin à septembre et, comme cette relation n'était pas affectée par la taille du groupe, cela a donné des estimations absolues plus élevées et une augmentation plus prononcée pour les petits groupes que pour les grands (Fig. 3a). Pour un groupe de neuf loups (deux adultes, un jeune d'un an et six louveteaux), la biomasse d'élans par individu et par jour a augmenté progressivement de 2,2 à 3,8 kg au cours de la période de 4 mois, alors que les mêmes estimations pour un couple de loups adultes étaient de 9,7 et 17,3 kg.

Pour tenir compte de la taille corporelle plus petite des louveteaux pendant l'été, nous avons également intégré une fonction de croissance corporelle pour les louveteaux dans le calcul de la quantité de biomasse d'élans par individu/kilogramme de loup. Pour les groupes de cinq et neuf loups, la quantité de biomasse d'élan par individu/kilogramme de loup était relativement constante (0,21-0,27 et 0,13-0,17 respectivement) tout au long de l'été, avec un petit pic fin juin/début juillet (Fig. 3b). Pour un couple de loups adultes, la biomasse élan/kilogramme loup a augmenté de 0,22 à 0,39 kg durant la même période. **En résumé, les loups ont continuellement ajusté leur taux de prédation d'élan en fonction de la croissance corporelle de leurs propres petits et de leurs principales proies, de sorte que la quantité de biomasse d'élan par kilogramme de loup était élevée et relativement constante pendant toute la période estivale.**

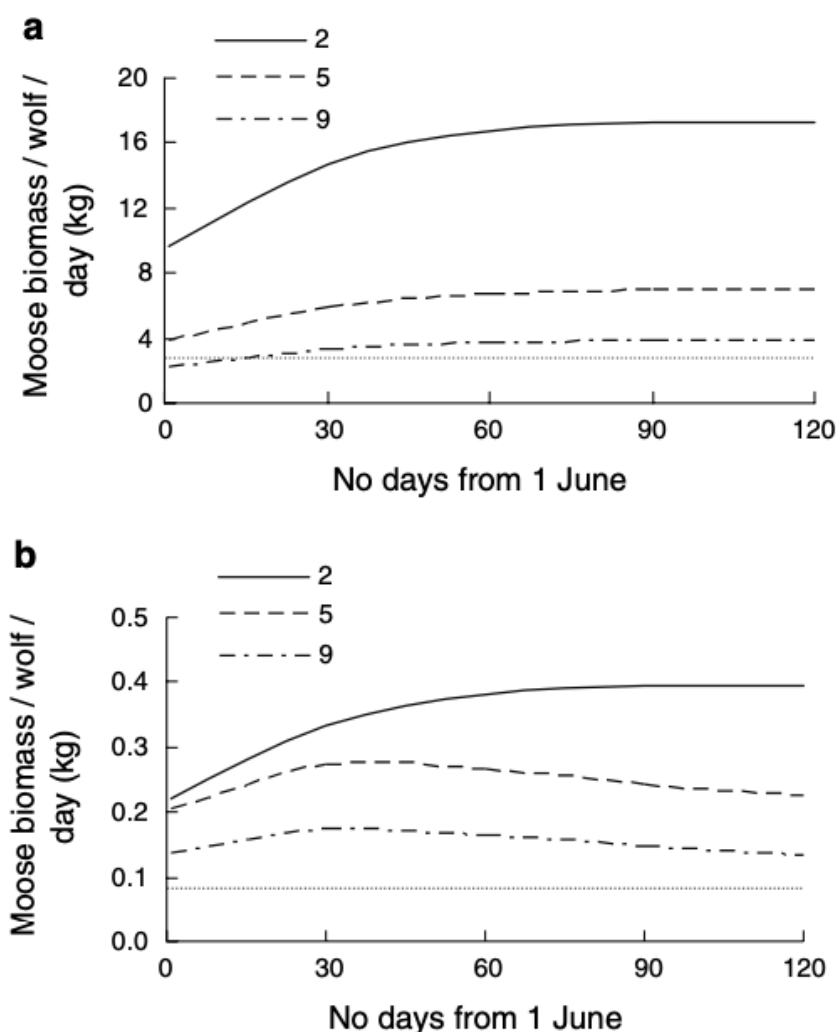


Fig. 3 Biomasse d'élan (kg) obtenue/individu par jour (a) et par kilo de loup par jour (b) pour des groupes de loups composés de deux (adultes), cinq (deux adultes et trois petits) et neuf (deux adultes, un jeune d'un an et six petits) entre le 1^{er} juin et le 30 septembre en Scandinavie. Les estimations de la biomasse en kilogrammes obtenues tiennent compte de l'intervalle variable entre les kills d'élans, de la croissance de la masse corporelle des jeunes élans et des élans d'un an pendant l'été, et de la croissance corporelle des louveteaux pendant l'été. La ligne en pointillés indique les besoins alimentaires quotidiens minimums estimés pour les loups sauvages

DISCUSSION

La majorité des études sur la prédation par les loups se sont exclusivement concentrées sur la situation en hiver, principalement en raison de problèmes méthodologiques pour trouver et identifier les proies tuées pendant la période sans neige de l'année (Mech et Peterson 2003). Dans

la présente étude, en utilisant des données GPS intensives sur les loups adultes, nous avons été en mesure de surmonter une grande partie de la difficulté à trouver des proies pendant l'été, et de fournir des estimations détaillées sur la prédation des loups en termes de choix de proies, et des estimations du taux de prédation par proie. Nos résultats ont confirmé nos quatre prédictions, bien que la deuxième prédiction (2) n'ait été que partiellement confirmée :

1. Les loups ont montré une forte préférence pour les élan juvéniles par rapport aux adultes ;
2. L'intervalle de temps entre les kills était plus long après que les loups aient tué un élan par rapport aux petites proies, mais il n'y avait pas de différence en ce qui concerne les élan juvéniles et adultes ;
3. Les taux de prédation ont changé au cours de l'été et ont été ajustés au développement ontogénétique de la proie principale et des louveteaux ;
4. Les taux de prédation, mesurés en nombre d'élan tués par unité de temps, étaient de 94 à 116 % plus élevés que ceux observés en hiver (Sand et al. 2005).

Exactitude des résultats

Bien que certaines des proies trouvées, et supposées avoir été tuées par des loups, aient pu être le résultat d'un charognage plutôt que d'une prédation, nous sommes convaincus que la méthode utilisée pour trouver des proies tuées par des loups dans cette étude n'a pas surestimé les véritables taux de prédation. La survie des élan juvéniles pendant l'été est élevée ([95 %]) dans les zones de densité faible ou nulle de grands prédateurs dans le centre-sud de la Scandinavie (Saether et al. 1996 ; Solberg et al. 2003 ; H. Sand, données non publiées). Par conséquent, le charognage par les loups des faons d'élan morts d'autres causes n'est pas susceptible de se produire fréquemment, et la mortalité des faons d'élan due à la prédation par les loups pendant l'été est susceptible d'être principalement **additive** aux autres sources de mortalité, y compris la prédation au début du mois de juin, lorsque les faons sont nouveau-nés. De plus, notre zone d'étude se situe principalement en dehors de l'aire de répartition du seul autre prédateur de l'élan, l'ours brun (*Ursus arctos*) (Swenson et al. 1998), et la plupart (92%) de la prédation par les ours bruns sur les faons d'élan est connue pour se produire jusqu'à l'âge de 1 mois (Swenson et al. 2006). Par conséquent, il est peu probable que la prédation par d'autres grands carnivores et le charognage concomitant par les loups se produisent fréquemment.

Il est plus probable que nos estimations des taux de prédation des élan et des petites proies étaient sous-estimées (P. Wabakken et al., données non publiées). Cela s'explique par les raisons suivantes :

1. **Dans la plupart des groupes, un seul des loups adultes reproducteurs était muni d'un collier radio et, dans les territoires où les deux loups reproducteurs étaient munis d'un collier, ils chassaient occasionnellement l'élan séparément ;**
2. Nous n'avons pas cherché toutes les positions GPS individuelles et certaines proies (20 % des petites proies et 4 % des élan) ont été trouvées à des positions individuelles ou à proximité, ce qui indique que deux ou trois élan et quatre ou cinq petites proies supplémentaires auraient dû être trouvés si toutes les positions individuelles avaient été cherchées, une tendance également observée en hiver (Sand et al. 2005) ;
3. Nous n'avons pas toujours utilisé des chiens pendant les travaux sur le terrain au cours des premières années de l'étude et certains élan et petites proies trouvés n'auraient probablement pas été trouvés sans l'utilisation de chiens cherchant en amont au-dessus de la zone de regroupement.
4. Pour les proies plus petites que les élan, il est peu probable que tous les animaux tués aient été trouvés, en raison de la consommation totale des proies individuelles.

L'analyse des excréments de loups ($n = 794$) collectés pendant l'été (mai-septembre) dans dix territoires de loups (dont certains sont les mêmes que dans cette étude) de cette population, ont montré que la biomasse d'élan constituait 88,9 à 93,0 % de la biomasse mammalienne totale consommée (Müller 2006 ; Knappwost 2006), selon le modèle utilisé pour convertir les excréments en biomasse (par exemple Floyd et al. 1978 ; Weaver 1993 ; Rùhe et al. 2003). Dans notre étude, l'élan constituait 95,6 % de la biomasse mammalienne totale consommée. En supposant que les analyses des excréments (Müller 2006 ; Knappwost 2006) représentent la proportion réelle de la biomasse totale des petites proies tuées (et disponibles) pour les loups, le nombre réel de petites proies tuées aurait été 1,6 à 2,5 fois plus élevé que celui trouvé dans cette étude (en supposant une proportion similaire parmi les espèces de petites proies).

Taux de prédation en été et en hiver

Dans la plupart des études précédentes sur les interactions loup-proie et le taux de prédation, il n'a pas été possible d'estimer le prélèvement annuel total par les loups en raison de l'absence de données sur les taux de prédation en dehors de la période hivernale (Mech et Peterson 2003). Ballard et al. (1987), en utilisant la localisation aérienne de loups munis de colliers émetteurs et de leurs proies tuées pendant l'été, ont conclu que les taux de prédation étaient comparables aux estimations hivernales mais que certaines mises à mort n'étaient sans doute pas détectées, et que les taux de prédation estivaux réels étaient donc **sous-estimés**. Peterson et al. (1984) ont soutenu que la plupart des élan adultes présents dans les excréments d'été des loups résultaient de la récupération d'élan tués au cours de l'hiver précédent, car ils ont rarement observé des loups se nourrissant d'élan adultes fraîchement tués en été.

Les taux de prédation annuels ont parfois été estimés en projetant les données de la période hivernale pour représenter le reste de l'année (Mech 1966, 1971 ; Kolenosky 1972 ; Fuller 1989 ; Ballard et al. 1997). Cependant, il a été suggéré que cette approche produit des surestimations parce que les ongulés sont généralement en moins bonne condition et donc plus faciles à tuer en hiver (Mech et Peterson 2003). Cette hypothèse a été soutenue par les résultats d'études qui ont fait des comparaisons mensuelles au cours de la période hivernale (Mech 1977 ; Fritts et Mech 1981 ; Dale et al. 1995 ; Jedrzejewski et al. 2002 ; Smith et al. 2004), **qui ont montré que les taux de prédation atteignent généralement un pic en février et mars**. Bien que les taux de prédation puissent être les plus élevés à la fin de l'hiver en termes de kilogrammes de biomasse disponible (et consommée), les résultats de cette étude montrent que les estimations des taux de prédation estivaux peuvent être beaucoup plus élevées que celles de l'hiver en termes de nombre de proies individuelles tuées. En projetant les taux de prédation hivernaux de notre région (Sand et al. 2005) sur la période estivale (122 jours), l'estimation du nombre total d'élan tués aurait été inférieure de 48 à 54 %. Par conséquent, la prédation annuelle totale d'élan aurait été sous-estimée de 24-28 % si nous avions projeté les taux de prédation hivernale sur le reste de l'année. Du point de vue de la gestion, nos résultats peuvent conduire à des quotas de récolte annuels plus élevés que le rendement durable réel, entraînant une croissance négative de la population locale d'élan.

Ainsi, pour les grands systèmes carnivores-ongulés des régions tempérées où la **synchronisation** des naissances chez les ongulés est élevée et où la croissance corporelle des juvéniles (et des adultes) est limitée à la saison estivale, le développement ontogénétique des proies juvéniles peut être le facteur immédiat qui régit les taux de prédation spécifiques à la saison. Ce résultat est partiellement soutenu par une étude d'un autre système loup-ongulés en Pologne, où les taux de prédation de sangliers par les loups étaient plus élevés au printemps-été (140 %), lorsque des marcassins étaient

présents, qu'en automne-hiver, bien que le schéma inverse soit vrai pour la principale espèce proie, le cerf rouge (Jedrzejewski et al. 2002).

Besoins énergétiques quotidiens

Dans sept des dix groupes, la quantité de biomasse par loup était supérieure, ou bien supérieure, aux besoins alimentaires quotidiens minimaux (3,25 kg/loup par jour ou 0,09 kg/kg de loup, soit $5 \times$ le métabolisme de base) estimés pour les loups sauvages (Peterson et Ciucci 2003). Pour 18 études menées en Amérique du Nord, la consommation alimentaire quotidienne moyenne estimée (disponible) en hiver était de 5,4 kg/loup par jour (minimum 2,0 kg, maximum 11,4 kg) (Peterson et Ciucci 2003), ce qui était similaire à une estimation de la consommation alimentaire dans l'Est de la Pologne de 5,6 kg/loup par jour (Jedrzejewski et al. 2002). Ainsi, notre estimation de la nourriture disponible (6,6 kg) ou consommée (5,6 kg) par les loups durant l'été correspondait bien aux estimations de la consommation des loups durant l'hiver provenant d'autres systèmes loup-ongulés, ainsi qu'aux estimations préliminaires des taux de prédation hivernal en Scandinavie (Sand et al. 2005 ; H. Sand et al., données non publiées).

Taux de prédation, taille du groupe et type de proie

Chez les loups, les taux de prédation en termes de nombre de proies tuées par groupe de loups et par jour montrent généralement une relation positive avec la taille du groupe (Messier et Crete 1985 ; Ballard et al. 1987 ; Dale et al. 1995 ; Hayes et al. 2000 ; Jedrzejewski et al. 2002) alors que le taux de prédation par individu, en termes de biomasse en kilogrammes, est généralement lié négativement à la taille du groupe dans un large éventail d'études (Thurber et Peterson 1993 ; Dale et al. 1995 ; Schmidt et Mech 1997 ; Hayes et al. 2000). Nos résultats n'étaient pas en accord avec la première tendance, mais ils soutenaient la seconde, c'est-à-dire un taux de prédation par individu réduit avec l'augmentation de la taille du groupe. Il en résulte un **surplus** de nourriture disponible pour les petits groupes de loups, alors que les groupes plus importants étaient plus proches des besoins alimentaires quotidiens minimums. A une échelle temporelle plus fine, cette étude a également montré que les taux de prédation des élan pendant l'été étaient ajustés à la croissance de la taille corporelle des jeunes élan et des jeunes loups. La biomasse des proies tuées au cours des premières semaines de l'été était bien supérieure aux besoins alimentaires, et l'approvisionnement en nourriture a ensuite soit augmenté progressivement avec le temps (couples), soit été relativement constant tout au long de l'été (groupes).

Bien que les différents types de proies offrent diverses quantités de biomasse aux loups, l'intervalle de temps entre les kills était largement variable et ne dépendait pas uniquement de la taille des proies, surtout au début de l'été. Ainsi, bien que les loups semblent être capables d'ajuster l'intervalle entre les kills d'élan en fonction de la croissance des faons tout au long de la période estivale, et du type de proie (petit vs orignal), une variation instantanée de la taille des élan tués (par exemple juvénile vs adulte) n'a pas automatiquement entraîné un comportement de recherche de nourriture prédictif, c'est-à-dire un intervalle de temps plus important jusqu'à la prochaine prédation. Ce résultat est surprenant, car nous estimons qu'un élan d'un an peut en moyenne fournir une biomasse brute (120 kg) pendant une semaine, et il diffère des études sur les **systèmes multi-proies** où le temps jusqu'à la prochaine mise à mort augmente nettement avec la taille de la dernière proie tuée (Jedrzejewski et al. 2002 ; Dale et al. 2005).

Sélection pour les juvéniles

Une forte sélection pour les ongulés juvéniles est généralement typique des loups, tant en été (Nelson et Mech 1981 ; Mech 1988 ; Kunkel et Mech 1994 ; Mech et al. 1998 ; Tremblay et al. 2001 ; Peterson et Ciucci 2003 ; Wam et Hjeljord 2003) qu'en hiver (Mech 1966 ; Peterson 1977 ; Peterson et al. 1984 ; Nelson et Mech 1986 ; Huggard 1993 ; Olsson et al. 1997 ; Mech et al. 1998 ; Hayes et al. 2000 ; Smith et al. 2004 ; Sand et al. 2005). **Cependant, la proportion de faons d'élan tués en Scandinavie semble constituer un extrême par rapport à la plupart des autres études sur les systèmes loup-élan** (Mech 1966 ; 36 % ; Peterson et al. 1984 ; 47 % ; Ballard et al. 1987 ; 40 % ; Mech et al. 1998 ; 36 % ; Hayes et al. 2000 ; 31 %). Ceci est vrai pour la saison hivernale (68 % ; Sand et al. 2005), mais surtout pour l'été. Dans cette étude, les faons représentaient 89,9 % du nombre total d'élans tués en été, alors que leur proportion dans la population estivale est estimée entre 25 et 30 % (Solberg et al. 2003, 2005).

Nous suggérons que la forte proportion d'élans juvéniles tués par les loups en Scandinavie, et l'absence de relation entre la taille des élan tués et l'intervalle de temps jusqu'à la prochaine mise à mort, sont liées et un effet combiné d'au moins deux facteurs. **Premièrement**, une forte abondance de jeunes élan due à une densité de population, une productivité et un ratio élan/loup élevés (par rapport à d'autres études) dans les territoires des loups (Solberg et al. 2003, 2005), entraîne un temps de recherche court pour ce type de proie. On estime que l'abondance relative des faons d'élan pendant l'été est supérieure de [50 %] au nombre de jeunes de l'année (Solberg et al. 2005). **Deuxièmement**, la mauvaise défense de la progéniture juvénile par les femelles d'élan est probablement le cas en Scandinavie, comme l'indique le taux de réussite significativement plus élevé (4-5 fois) pour les loups dans la chasse à l'élan, comparé aux populations d'Amérique du Nord, et est finalement susceptible de résulter d'un comportement anti-prédateur détendu chez les élan Scandinaves, en raison de l'absence à long terme ([120 ans] de grands prédateurs (Sand et al. 2006b). Par conséquent, la sélection des jeunes élan plutôt que des jeunes de l'année, et le fait de tuer de nouveaux élan plutôt que de visiter à nouveau des élan déjà tués (c'est-à-dire des jeunes de l'année), pourrait être une stratégie optimale de recherche de nourriture dans la population actuelle de loups Scandinaves.