

Les mouvements journaliers influencent la variation quotidienne du taux de prédation des loups sur les orignaux

Functional Ecology



Functional Ecology 2016, 30, 1568–1573

doi: 10.1111/1365-2435.12642

Diel movement patterns influence daily variation in wolf kill rates on moose

Lucas M. Vander Vennen^{*†,1}, Brent R. Patterson², Arthur R. Rodgers³, Scott Moffatt^{†,1}, Morgan L. Anderson^{§,1} and John M. Fryxell¹

¹Department of Integrative Biology, University of Guelph, Guelph, ON N1G 2W1, Canada; ²Wildlife Research and Monitoring Section, Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, 2140 East Bank Drive, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada; and ³Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Ontario Ministry of Natural Resources, 955 Oliver Road, Thunder Bay, ON P7B 5E1, Canada

Résumé

1. La variation de la prédation peut avoir des conséquences importantes pour les prédateurs et les proies, mais les mécanismes associés sont peu connus. Les interactions journalières entre les prédateurs et les proies sont généralement supposées être influencées par les vitesses de déplacement des prédateurs et des proies, au sens du modèle du gaz idéal, mais les facteurs influençant la dynamique de la prédation journalière n'ont pas encore été examinés empiriquement.
2. Dans cette étude, nous appliquons les principes du modèle du gaz idéal pour prédire la variation journalière de la fréquence de prédation des orignaux (*Alces alces*) par les loups (*Canis lupus*) dans le nord de l'Ontario, au Canada, en nous basant sur les données de radio-télémetrie GPS combinées à la vérification des cas de prédation sur le terrain.
3. Nous avons utilisé les données de télémetrie GPS des loups et des orignaux combinées à un ensemble unique de données sur le schéma journalier des prédateurs de loups pour vérifier si la vitesse de déplacement des prédateurs, la vitesse de déplacement des proies et les conditions de lumière ambiante influencent la variation journalière des taux de prédation des loups sur les orignaux.
4. Nos résultats indiquent que le taux de prédation entre les loups et les orignaux était principalement lié au taux de mouvement effectif des prédateurs et des proies, comme le prédit le modèle du gaz idéal. Nous avons trouvé peu de preuves que les conditions de lumière avaient un effet sur les taux de prédation, mais plutôt que la majorité de la variation du taux de prédation correspondait au taux de mouvement des loups, qui était plus d'un ordre de magnitude plus élevé que celui des orignaux.

INTRODUCTION

La variabilité du risque de prédation a des conséquences importantes et variées pour les prédateurs et les proies, allant de la probabilité de survie (Preisser, Bolnick & Benard 2005 ; Preisser, Orrock & Schmitz 2007) aux schémas d'utilisation de l'espace (Brown, Laundre & Gurung 1999 ; Sih, Ziemba & Harding 2000 ; Sih 2005) et aux schémas d'activité quotidienne (Fenn & MacDonald 1995 ; Sih, Ziemba & Harding 2000 ; Griffin et al. 2005 ; Railsback et al. 2005). Par conséquent, notre compréhension des facteurs influençant la variation spatiale du risque de prédation s'accroît (par exemple, Kauffman et al. 2007 ; DeCesare 2012 ; Courbin et al. 2013), tout comme notre compréhension des effets qui en résultent sur les interactions prédateur-proie (Berger-Tal et al. 2010 ; Kotler et al. 2010 ; Courbin et al. 2013 ; Latombe, Fortin & Parrott 2013).

On suppose généralement que le risque de prédation est à la fois un moteur et une conséquence des schémas d'activité quotidienne des animaux (Eriksen et al. 2011, Ross et al. 2013 ; Fenn & MacDonald 1995 ; Arias-Del Razo et al. 2011), les animaux ajustant leurs schémas journaliers en fonction des pressions de prédation. Bien que ces principes soient couramment invoqués dans les discussions sur les schémas quotidiens, notre compréhension de cette dynamique est entravée par un examen empirique limité des pressions de prédation journalière (Eriksen et al. 2011), et de la façon dont elles sont influencées par les comportements des prédateurs et des proies. L'approfondissement de notre compréhension mécaniste de ces interactions temporelles à fine échelle est une étape nécessaire pour améliorer notre compréhension de ces comportements quotidiens complexes.

On pense généralement que les schémas de prédation sur un cycle de 24 heures suivent les fondements mécanistes du modèle du gaz idéal. Ce modèle applique les principes des lois de l'action de masse pour prédire les taux de rencontre entre les objets mobiles. Dérivé des mouvements linéaires des molécules de gaz, ce modèle prédit que les taux de rencontre (φ) entre les objets mobiles sont déterminés par leur vitesse effective (v), leur densité (N) et la probabilité que les particules s'affectent mutuellement (δ) qui, dans les systèmes purement physiques, serait uniquement déterminée par la distance entre les particules, mais dans les systèmes biologiques, dépend également de la **délectabilité** des proies (Hutchinson & Waser 2007 ; Avgar, Kuefler & Fryxell 2011) :

$$\varphi \sim v\delta N,$$

where

$$v = \sqrt{v_{predator}^2 + v_{prey}^2}$$

Bien que les mouvements des animaux soient clairement plus complexes que les mouvements linéaires des molécules de gaz, on pense que les principes généraux de ce modèle s'appliquent largement aux interactions écologiques (Sih 1984 ; Hutchinson & Waser 2007 ; Avgar, Kuefler & Fryxell 2011 ; Guarie & Ovaskainen 2013). En effet, ces principes sont à la base de nombreuses théories écologiques, et ce cadre est largement utilisé comme base d'investigation pour une variété de phénomènes (Hutchinson & Waser 2007). Il existe de multiples cadres analytiques dans lesquels ces principes sont étudiés, tels que le temps de premier passage et la modélisation du temps jusqu'à l'événement, mais ces approches sont fondamentalement basées sur les principes du modèle du gaz idéal, de sorte que les taux de prédation sont influencés par les taux de déplacement des animaux, les densités et la distance à laquelle une rencontre a lieu (Hutchinson & Waser 2007 ; Guarie & Ovaskainen 2013). De nombreuses discussions sur les interactions quotidiennes entre prédateurs et proies sont implicitement basées sur ces principes, mais leur influence relative sur la dynamique de la prédation quotidienne n'a pas encore été examinée.

Ici, nous utilisons la logique sous-jacente au modèle du gaz idéal pour étudier les facteurs influençant la variation quotidienne des taux de prédation des loups (*Canis lupus*) sur les orignaux (*Alces alces*) dans la forêt boréale du nord de l'Ontario. En suivant le modèle du gaz idéal, nous examinons l'influence du comportement de déplacement des animaux et des conditions environnementales sur les taux de prédation. En particulier, nous vérifions si la variation journalière du taux de prédation des loups sur les orignaux varie en fonction du taux de rencontre et/ou de la détectabilité des proies, et nous examinons l'échelle d'une relation potentielle entre le taux de

prédation et le taux de déplacement des loups. Si la variation quotidienne du taux de prédation est principalement influencée par le taux de rencontre, alors nous prédisons que le taux de prédation devrait être positivement lié à la vitesse de déplacement effective des loups et des orignaux. Nous avons également examiné si les taux de déplacement des loups ou des orignaux avaient une influence sur les taux de prédation qui n'était pas expliquée par leur contribution à la vitesse effective. En outre, nous examinons l'échelle d'une éventuelle relation entre les taux de prédation et v , car certains travaux suggèrent que la linéarité du mouvement des prédateurs peut modifier l'échelle d'une éventuelle relation avec le taux de prédation (Guarie & Ovaskainen 2013). Nous supposons que les densités d'orignaux et de loups n'ont pas varié de manière significative au cours de la période de 3 ans pour laquelle nous disposons de données sur les cas de prédatons.

Les taux de prédation peuvent également être influencés par les conditions qui affectent la capacité des prédateurs à détecter les proies, en ajustant efficacement δ . **Il a été suggéré que les loups ont une meilleure vue dans la lumière crépusculaire par rapport à d'autres moments de la journée (Bekoff 1978 ; Theuerkauf et al. 2003), et ces conditions peuvent augmenter leur succès de chasse comme l'ont postulé Theuerkauf et al. (2003).** Bien qu'il soit généralement admis que les loups se fient principalement à l'odeur pour détecter leurs proies (Mech 1966), il est concevable qu'ils puissent également bénéficier d'une détection visuelle accrue des orignaux dans des conditions de lumière crépusculaire.

MATERIEL ET METHODES

Cette étude a utilisé les données de télémétrie GPS des loups et des orignaux pour estimer le taux de prédation et les paramètres de déplacement. Toutes les données ont été recueillies dans la forêt boréale du nord de l'Ontario, qui se caractérise par une topographie vallonnée, d'abondants lacs et zones humides et une mosaïque de types de peuplements forestiers de conifères, de feuillus et de forêts mixtes. Les peuplements forestiers des hautes terres étaient caractérisés par l'épinette blanche (*Picea glauca*), le sapin baumier (*Abies balsamea*), le pin gris (*Pinus banksiana*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) et le peuplier baumier (*Populus balsamifera*), tandis que les zones de basses terres étaient principalement constituées d'épinette noire (*Picea mariana*) et de mélèze laricin (*Larix laricina*). Les zones d'étude englobaient une gamme d'activités forestières allant de paysages vierges à des paysages fortement gérés. Les loups sont les principaux prédateurs des orignaux dans la forêt boréale et les orignaux sont les principales proies des loups, en particulier pendant les mois d'hiver. Les caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) étaient peu nombreux et les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) n'étaient pas présents dans nos zones d'étude. Les castors (*Castor canadensis*) étaient communs et répandus dans tous les sites d'étude, bien que leur contribution au régime alimentaire hivernal des loups soit largement inconnue dans ce système.

Les données sur les taux de déplacement des orignaux proviennent de 26 032 positions télémétriques GPS 3D de 122 orignaux munis d'un collier dans le nord-ouest de l'Ontario, Canada (49° N, 92° O) pendant la période d'échantillonnage hivernale (7 novembre au 26 mars) de 1997 à 2001. Ces données avaient un intervalle d'une heure et ont été utilisées pour estimer les taux de mouvement au niveau de la population tout au long du cycle quotidien.

Le comportement de chasse des loups a été examiné pour 65 individus munis de colliers GPS provenant de 37 meutes de loups dans trois zones d'étude de 2010 à 2013 : Pickle Lake (centre de

la zone d'étude à 51,6° N, 90,9° W), Auden (50,4° N, 87,5° W) et Cochrane (49,9° N, 80,6° W). Les taux de déplacement des loups ont été calculés en utilisant des intervalles fixes de 2,5 heures, et les données n'ont été incluses qu'à partir des loups ayant tué au moins une proie, sans tenir compte des données < 150 m des prédatons et < 1 km des sites de décharge, ce qui a donné 23 558 relocalisations à partir de 39 individus munis de colliers. Ces critères de sélection ont été utilisés pour s'assurer que les loups étaient réellement à la recherche de nouvelles proies, plutôt que de manipuler des proies tuées ou de fouiller dans une décharge (DeCesare 2012 ; McPhee, Webb & Merrill 2012).

Les taux de déplacement (km/h) ont été calculés pour les prédateurs et les proies. Les taux de déplacement ont été calculés comme la distance entre des emplacements successifs divisée par la longueur de l'intervalle fixe, et ont été regroupés par le point médian de l'intervalle fixe en 16 tranches de temps de 90 minutes afin d'assurer un cadre temporel commun pour l'analyse. Le taux de déplacement moyen de chaque tranche de temps a été calculé afin de produire des taux de déplacement au niveau de la population pour les loups et les orignaux au cours du cycle quotidien de 24 heures (voir Fig.S1, Informations complémentaires pour les histogrammes des taux de déplacement dans chaque tranche de temps et les trajectoires des échantillons de loups sélectionnés au hasard). Suivant le modèle du gaz idéal (Hutchinson & Waser 2007 ; Avgar, Kuefler & Fryxell 2011), ces données ont été utilisées pour calculer le taux de déplacement effectif v des loups et des orignaux pendant chaque intervalle de 90 minutes.

Les prédatons d'orignaux ont été identifiées en étudiant les grappes d'emplacements de télémétrie des loups (Webb, Hebblewhite & Merrill 2008) qui se sont produits entre le 7 novembre et le 26 mars de chaque année. Tous les événements de prédation inclus ont été confirmés sur le terrain comme étant des cas de prédatons, plutôt que des incidences de charognage, **sur la base de signes de lutte, de la séparation du contenu de la panse du tapis de poils ou de la carcasse, et de la désarticulation des membres** (Webb, Hebblewhite & Merrill 2008). L'heure de chaque mise à mort a été attribuée au point médian du premier repère de loup à moins de 150 m du site de mise à mort, et a été placée dans la case horaire correspondante. Bien que cette hypothèse ait pu représenter occasionnellement le moment où les loups ont affronté l'original pour la première fois sans que l'animal ne meure immédiatement (par exemple Messier & Crête 1985), elle représente effectivement le moment où les loups ont maîtrisé leur proie. Dans quatre récits de première main de la **séquence** complète de rencontre et de mise à mort, chaque original est mort là où les loups l'ont d'abord maîtrisé (Mech 1966), ce qui appuie notre interprétation. Les cas de prédatons n'ont pas été pris en compte lorsqu'un loup muni d'un collier ne se trouvait pas à moins de 150 m du site de la carcasse lors du prochain repérage, ou si l'heure de la première arrivée était ambiguë pour d'autres raisons. Quarante-deux cas de prédatons d'orignaux ont été catégorisés avec une précision temporelle de 2,5 heures et regroupés selon la même procédure que celle décrite précédemment pour le taux de déplacement, ce qui a permis d'obtenir 16 estimations du taux de prédation (c.-à-d. kill/90 minutes) réparties sur l'ensemble du cycle quotidien.

Pour tester l'influence des conditions de lumière sur les taux de prédation, une mesure brute de la disponibilité de la lumière a été obtenue en produisant un modèle de disponibilité relative de la lumière sur le cycle journalier pour chaque jour de la période d'étude. On a supposé une **période crépusculaire** d'une heure avec des heures quotidiennes de lever et de coucher du soleil provenant de l'Observatoire naval des États-Unis (Département des applications astronomiques). La

disponibilité de la lumière crépusculaire (μ) a été calculée comme la proportion moyenne d'une période crépusculaire qui s'est produite dans chaque tranche de 90 minutes de chaque jour, puis la moyenne dans chaque tranche sur toute la période d'étude. La disponibilité de la lumière du jour (L) a été calculée de la même manière sur la période d'étude, L prenant la valeur de 1 pour le jour, de 0 pour la nuit et de 0,5 pendant le crépuscule, et la moyenne a été calculée pour chaque case sur toute la période d'étude.

L'uniformité temporelle des taux de prédation a été testée à l'aide d'un test de chi carré, et des modèles de régression linéaire ont été utilisés pour tester l'influence du taux de déplacement effectif et des conditions de lumière sur le taux de prédation. Toutes les variables ont été transformées en logarithme pour tenir compte de la nature multiplicative des prédicteurs du modèle de gaz idéal, après avoir ajouté une valeur de un (1) à toutes les mesures des conditions de lumière et du taux de mortalité pour permettre la transformation en logarithme. Nous avons également testé la performance des modèles sans la transformation logarithmique. L'hypothèse du taux de rencontre a été examinée en modélisant le taux de prédation en fonction du taux de mouvement effectif :

$$\varphi \sim v.$$

L'hypothèse de la **délectabilité** des proies a été testée en ajoutant les variables suivantes au modèle de gaz idéal : disponibilité de la lumière crépusculaire μ , et disponibilité de la lumière du jour L , telles que :

$$\varphi \sim v + \mu + L.$$

Un rapport de vraisemblance a été utilisé pour tester si l'inclusion de variables supplémentaires améliorerait significativement la performance du modèle. Nous avons également examiné l'échelle d'une relation potentielle entre le taux de prédation et le taux de déplacement en comparant l'ajustement d'un modèle linéaire et d'un modèle quadratique à l'aide d'un test de rapport de vraisemblance. Le programme statistique R (version 30, R Core Team 2013) a été utilisé pour toutes les analyses.

RESULTATS

Le taux de prédation des loups sur les orignaux n'était pas constant au cours de la journée ($\chi^2_{15} = 45,51, P < 0001$). La période où le taux de prédation était le plus élevé se situait en **début de soirée** (16h30-18h00) et était le plus bas en début de matinée (06h00-07h30).

Les modèles ont donné des résultats similaires avec et sans transformation logarithmique (Tableau 1). Nous rendons donc compte de la performance des variables transformées en logarithme, conformément à la nature multiplicative du modèle de gaz idéal.

Le taux de mouvement effectif était un **prédicteur significatif du taux de prédation** ($F_{1,14} = 33,7, P < 0,001, R^2 = 0,71, \text{Fig. 2}$). Le taux de déplacement des loups était environ 13 fois supérieur à celui des orignaux, donc le taux de déplacement effectif (qui détermine le taux de rencontre) était fortement influencé par le déplacement des loups (Fig. 1). En moyenne, le taux de déplacement des orignaux contribuait pour moins de 1% à la vitesse effective. Le taux de déplacement des loups a donc largement dicté la vitesse effective, avec une influence minimale du taux de déplacement

des orignaux. Un test de rapport de vraisemblance a indiqué qu'un modèle quadratique n'était pas plus performant qu'un modèle linéaire ($\chi^2_1 = 0,001$, $P > 0,05$).

Ni la disponibilité totale de la lumière ni la disponibilité crépusculaire de la lumière n'ont eu un effet significatif lorsqu'elles ont été ajoutées au modèle de gaz idéal, indépendamment ou de concert (Tableau 1). Par conséquent, selon la logique du modèle de gaz idéal, la variation quotidienne du taux de prédation des loups sur les orignaux était principalement influencée par le taux de mouvement effectif, qui était lui-même principalement influencé par le taux de mouvement des loups.

Tableau 1. Coefficients du modèle pour la relation entre le taux de déplacement des loups, le taux de déplacement des orignaux, les conditions de lumière et le taux de prédation résultant entre les loups et les orignaux dans le nord de l'Ontario

	Intercept	Effective velocity	Crepuscular light	Total light	R^2	Degrees of freedom	χ^2	P
Model 1	3.63	1.92	–	–	0.71			
Model 2	3.82	2.02	–0.86	–	0.74	13,1	0.29	0.18
Model 3	3.71	1.97	–	–0.11	0.71	13,1	0.01	0.78
Model 4	3.86	2.05	–0.85	–0.06	0.74	12,2	0.30	0.44
Model 5*	–5.43	29.25	–	–	0.70			
Model 6*	–5.56	30.23	–1.99	–	0.71	13,1	2.39	0.51
Model 7*	–5.58	30.03	–	–0.48	0.71	13,1	0.61	0.74
Model 8*	–5.66	30.93	–1.95	–0.44	0.72	12,2	2.90	0.78

Bolded values represent statistically significant parameters ($P < 0.05$).

* indicates model variables were not log-transformed.

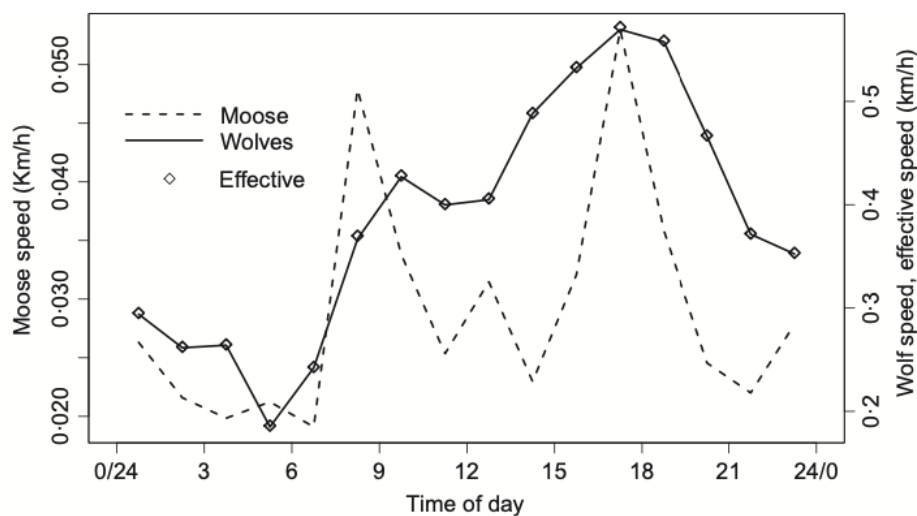


Fig. 1. Modèles de taux de déplacement quotidien des loups, des orignaux et de leur vitesse de déplacement effective dans le nord de l'Ontario du 7 novembre au 28 mars

DISCUSSION

Il est communément admis que les **taux de recherche** des prédateurs influencent les taux de prédation (Avgar, Kuefler & Fryxell 2011 ; McPhee, Webb & Merrill 2012 ; mais voir DeCesare 2012), et des travaux antérieurs ont suggéré que les niveaux d'activité des animaux (souvent utilisés comme substitut des taux de mouvement) influencent les modèles diurnes des taux de prédation (Theuerkauf et al. 2003). La variation du taux de prédation au cours du cycle diurne peut également être influencé par les taux de déplacement des proies et les conditions environnementales affectant la **délectabilité** des proies.

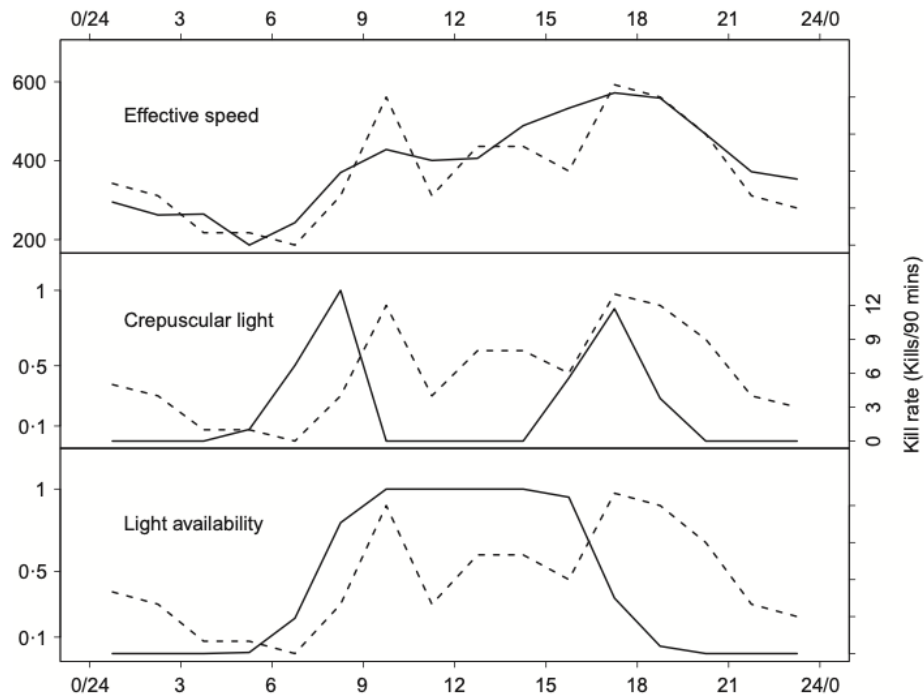


Fig. 2. Modèle temporel du taux de prédation au cours du cycle quotidien (- -) en fonction de la vitesse de déplacement effective (mètres/heure), la disponibilité de la lumière crépusculaire, et la disponibilité totale de la lumière

Bien que ces facteurs soient souvent pris en compte dans les discussions sur les interactions quotidienne entre prédateurs et proies, l'examen empirique a été jusqu'à présent limité. **Nous avons montré ici que le taux de déplacement effectif est un facteur prédictif important de la variation du taux de prédation, la grande majorité de l'effet dans ce système étant attribuable au prédateur.**

La disparité des taux de déplacement entre les loups et les orignaux a des implications importantes pour leurs interactions quotidiennes. On suppose généralement que les schémas d'activité quotidienne des prédateurs et des proies sont influencés par une course à la réponse comportementale (Lima & Dill 1990 ; Railsback et al. 2005 ; Kotler et al. 2010 ; Arias-Del Razo et al. 2011 ; Eriksen et al. 2011 ; Ross et al. 2013), de sorte qu'ils ajustent leurs schémas d'activité en fonction des pressions de prédation. On suppose souvent que les proies évitent d'être actives pendant les périodes d'activité des prédateurs afin de réduire leur risque de prédation (Lima & Dill 1990 ; Fenn & MacDonald 1995 ; Railsback et al. 2005), tandis que les prédateurs font le contraire (Theuerkauf et al. 2003 ; Eriksen et al. 2011 ; Ross et al. 2013). **Ce faisant, de nombreuses études s'appuient implicitement sur l'hypothèse que les périodes d'activité des proies sont des périodes à risque, mais nos résultats indiquent que ce n'est peut-être pas le cas dans ce système.** Avec une telle disparité dans les taux de déplacement, le taux de déplacement des orignaux n'a pas eu d'effet discernable sur les taux de prédation, ils étaient donc effectivement immobiles par rapport à leurs prédateurs et semblent largement incapables d'influencer le modèle de prédation quotidien qu'ils subissent. **Le résultat d'une course à la réponse comportementale quotidienne dans ce système serait donc largement déterminé par le prédateur, avec peu d'apport pour la proie.** Cependant, il est important de noter que notre approche analytique est intrinsèquement une simplification de l'ensemble des processus qui influencent les taux de prédation. Les orignaux peuvent avoir une influence sur les taux de prédation par le biais de mécanismes comportementaux qui n'apparaissent pas dans leurs taux de déplacement et qui ne sont donc pas pris en compte dans notre analyse. Les

proies dans ce système peuvent adopter un comportement anti-prédateur dépendant du temps en utilisant des tactiques telles que la vigilance ou la recherche de peuplements forestiers denses comme couverture protectrice (Kunkel et Pletscher 2000). Ces processus ne seraient pas pris en compte dans notre approche analytique si les orignaux utilisent ces types d'ajustements comportementaux d'une manière qui n'est pas reflétée par leurs taux de déplacement. **En fin de compte, cependant, nos résultats suggèrent que le taux de déplacement des loups est un prédicteur primaire du modèle de prédation quotidien.**

On a supposé que les changements dans la capacité d'un prédateur à détecter ses proies influencent la prédation (Griffin et al. 2005 ; Railsback et al. 2005 ; Theuerkauf 2009 ; Kotler et al. 2010 ; Arias-Del Razo et al. 2011). Il a également été suggéré que la variation des conditions de lumière ambiante peut influencer le risque de prédation par son effet sur la détectabilité des proies (Griffin et al. 2005 ; Getz 2009 ; Theuerkauf 2009 ; Kotler et al. 2010). Cependant, pour comprendre l'importance de ces processus sur la prédation, il faut disposer d'informations sur les taux de déplacement des prédateurs et des proies, les conditions de lumière ambiante et le taux de prédation qui en résulte. **Ici, nous montrons que la détectabilité des proies, mesurée par la disponibilité de la lumière ou la disponibilité de la lumière crépusculaire, a peu contribué au taux auquel les loups tuent les orignaux au cours du cycle journalier** (Fig. 2). Le taux de prédation semble donc ne pas être affecté par les conditions de lumière ambiante et est plutôt principalement déterminé par la vitesse de déplacement des loups.

Dans une revue des processus de taux de rencontre, Guarie & Ovaskainen (2013) fournissent une taxonomie des processus de rencontre entre les prédateurs et les proies stationnaires, applicable ici en raison de la disparité de taux de mouvement entre les loups et les orignaux. Leurs résultats suggèrent que l'échelle d'une relation entre le taux de mouvement et le taux de rencontre peut être influencée par la linéarité de la trajectoire du chercheur, une relation quadratique étant indicative d'un modèle de mouvement plus diffus. **Les prédateurs ayant une plus grande persistance directionnelle passent moins de temps à visiter des zones déjà explorées, ce qui améliore l'efficacité de la recherche de proies faiblement distribuées** (Hutchinson & Waser 2007). Les mouvements à petite échelle des loups dans cette étude ont montré une forte persistance directionnelle et ont rarement revisité des zones récemment explorées (voir Fig. S2). En effet, nos résultats indiquent qu'un modèle quadratique n'est pas un meilleur prédicteur des taux de prédation qu'un modèle linéaire, la relation entre les taux de prédation et les taux de déplacement étant mieux décrite par une relation linéaire positive. Les loups de ce système semblent se déplacer avec une persistance directionnelle suffisamment forte pour maintenir une relation linéaire entre le taux de recherche et le taux de prédation.

Les principes du modèle du gaz idéal sont à la base de nombreuses théories des interactions écologiques (Hutchinson & Waser 2007). Ces principes se manifestent dans une variété de cadres de modélisation utilisés pour examiner la dynamique des prédateurs/proies et il existe plusieurs cadres analytiques qui ont été utilisés pour étudier les covariables qui influencent les taux de prédation. McKenzie et al. (2012) ont utilisé la modélisation en temps de premier passage pour examiner l'influence des caractéristiques linéaires du paysage sur les taux de rencontre des loups, et ont montré que l'augmentation des taux de déplacement des loups sur les lignes sismiques entraînait une augmentation des taux de rencontre avec les proies, un résultat similaire à celui de Guarie & Ovaskainen (2013) dans un cadre de modélisation plus général. De même, McPhee, Webb & Merrill (2012) ont utilisé la modélisation du temps jusqu'à l'événement pour démontrer que les taux de

mouvement des loups expliquaient une plus grande quantité de variation dans le temps jusqu'à la capture que les densités de proies. Le principe d'une relation entre le taux de mouvement et le taux de prédation a été fréquemment établi (voir Hutchinson & Waser 2007 et Guarie & Ovaskainen 2013 pour des revues), mais les implications pour les interactions quotidiennes entre prédateurs/proies avaient jusqu'à présent manqué d'investigations. Notre analyse étend ces résultats aux interactions temporelles des loups et de leurs proies en ajoutant la prise en compte du mouvement des proies et des conditions de lumière ambiante. Il est cependant intéressant de noter qu'aucun de ces facteurs n'a été un prédictif significatif du taux de prédation des orignaux par les loups. Parmi les facteurs examinés ici, le taux de déplacement des loups représentait le seul facteur prédictif du taux de prédation, ce qui va à l'encontre de l'attente commune d'influences simultanées des prédateurs et des proies.

Les données sur les orignaux et les loups ont été recueillies dans des systèmes boréaux similaires, mais à des moments et des endroits différents. Bien que cela représente une limite évidente, nous croyons néanmoins que notre interprétation est valide. Les orignaux munis de colliers émetteurs GPS dans cette étude étaient sujets à la prédation par les loups, se trouvaient dans un paysage présentant des caractéristiques d'habitat et de climat similaires à celles de nos zones d'étude du loup, et présentaient des densités comparables d'orignaux et de loups. De plus, nos trois sites d'étude des loups présentaient des conditions environnementales assez similaires à celles de la zone d'étude des orignaux. Il n'y a donc aucune raison évidente de s'attendre à des différences dans le comportement journalier des orignaux dans des paysages écologiques similaires. La validité de nos hypothèses est corroborée par Lowe, Patterson & Schaefer (2010), qui ont démontré des modèles très similaires de taux de mouvement quotidiens pour les orignaux dans le centre de l'Ontario à ceux décrits ici (voir Lowe, Patterson & Schaefer 2010 ; Fig. 7). Enfin, le taux de déplacement des orignaux n'a pas eu d'impact appréciable sur le taux de déplacement effectif, et donc pas d'effet appréciable sur les taux de prédation. Il y aurait donc un impact limité sur les conclusions de cette analyse même si les orignaux de notre zone d'étude du loup présentaient des schémas journaliers diamétralement opposés à ceux de nos orignaux munis de colliers, sans doute un scénario extrême étant donné la cohérence des schémas journaliers des orignaux rapportés dans la littérature (par ex. Cederlund 1989 ; Cederlund, Bergström & Sandegren 1989 ; Cederlund 1989 ; Cederlund, Bergström & Sandegren 1989 ; Lowe, Patterson & Schaefer 2010 ; Eriksen et al. 2011).

Fig. S1. Distributions des taux de déplacement du loup et de l'original dans chacune des 16 tranches de temps du cycle quotidien

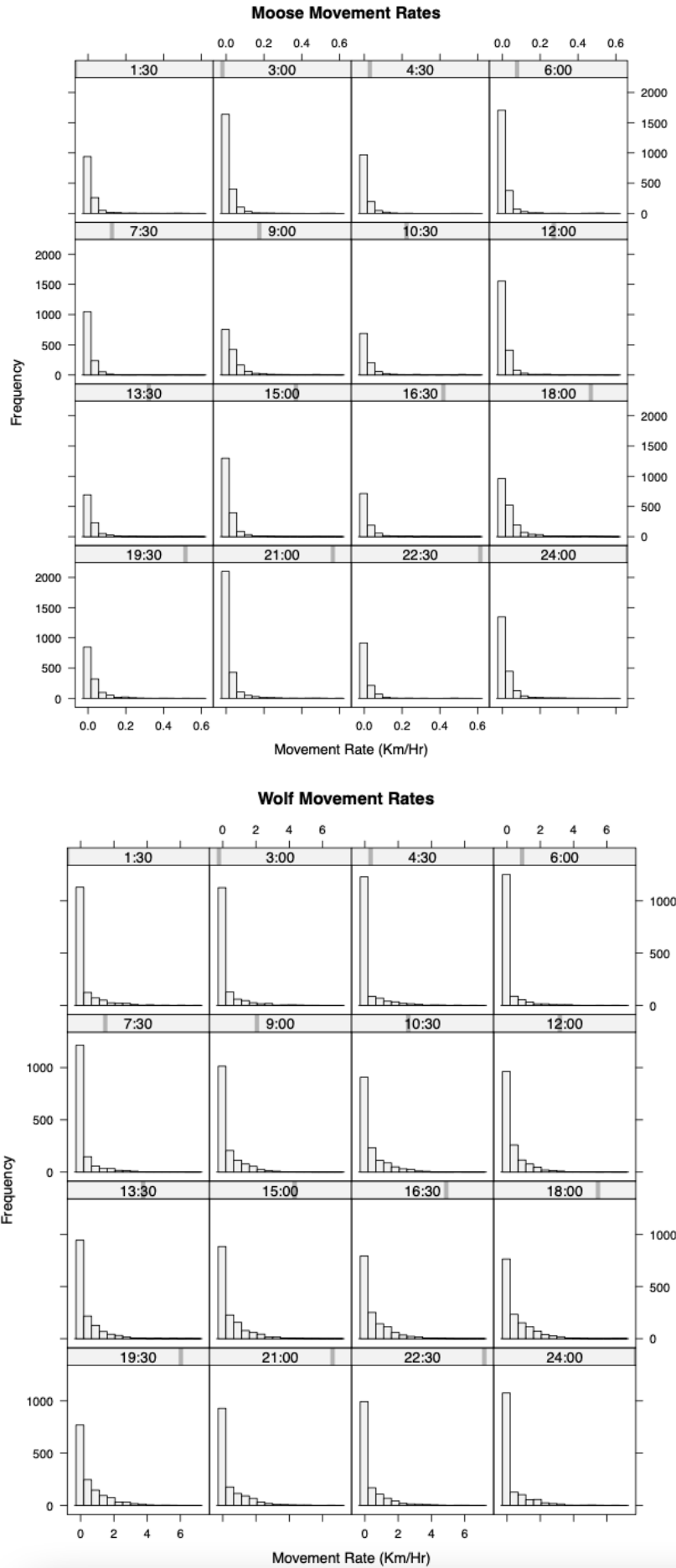


Fig. S2. Cartes des trajectoires des déplacements des loups de l'échantillon sur une période de 24 heures

