


Le comportement spatial des loups favorise la rencontre et capture de proies abondantes

Oecologia
<https://doi.org/10.1007/s00442-022-05218-4>

HIGHLIGHTED STUDENT RESEARCH

Wolf spatial behavior promotes encounters and kills of abundant prey

Sana Zabihi-Seissan¹ · Christina M. Prokopenko¹  · Eric Vander Wal¹

Received: 27 July 2021 / Accepted: 30 June 2022
© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2022

Résumé

Les prédateurs utilisent différentes **tactiques spatiales** pour suivre leurs proies dans le paysage. **Trois** hypothèses décrivent les tactiques spatiales : l'abondance des proies pour les proies agrégées dans l'espace, l'habitat des proies pour les proies uniformément réparties et la facilité d'attraper les proies pour les proies difficiles à attraper et à tuer. Le loup gris (*Canis lupus*) est un prédateur généraliste qui emploie probablement plus d'une **tactique de chasse spatiale** pour correspondre à ses diverses proies dont la distribution et le comportement sont distincts. Nous avons mené une étude sur 17 loups munis de colliers GPS dans 6 meutes du parc national du Mont-Riding, au Manitoba, au Canada, où les loups chassent l'orignal (*Alces alces*) et le cerf wapiti (*Cervus canadensis*). Nous avons évalué la sélection des loups en fonction de la densité des proies, de la sélection de l'habitat et de la possibilité de capture dans le paysage par le biais d'une **analyse de la sélection de l'habitat** à l'intérieur d'un territoire. Nous avons constaté que les hypothèses relatives à l'habitat et à la **capturabilité** des proies étaient étayées. Pour l'orignal, leur proie **principale**, les loups ont utilisé une **tactique mixte** d'habitat et de **capturabilité**. Les loups ont utilisé des espaces décrits par l'intersection de l'habitat de l'orignal et de la capturabilité de l'orignal. Les loups ont sélectionné la capturabilité des wapitis, leur proie **secondaire**, mais pas l'habitat des wapitis. Contrairement à nos prévisions, les loups ont évité les zones de densité de wapitis et d'originaux, ce qui met probablement en évidence la course à l'espace entre prédateurs et proies. Nous montrons que, parmi les trois hypothèses, le principal **moteur** était la capturabilité des proies, l'interaction entre l'habitat des proies et la capturabilité aboutissant au comportement spatial des prédateurs dans un **système multi-proies**.

INTRODUCTION

La structure de l'habitat et la distribution des ressources façonnent l'utilisation de l'espace par les animaux (Johnson et al. 2002 ; Bjørneraas et al. 2011 ; Fagan et al. 2013). Dans le contexte d'un consommateur mobile s'attaquant à une ressource fixe, le consommateur sélectionne les zones associées à une disponibilité accrue des ressources (Jung et al. 2009 ; Street et al. 2015). Dans les cas où les consommateurs mobiles s'attaquent à des ressources mobiles, les deux affectent l'utilisation de l'espace de l'autre. Par exemple, les prédateurs peuvent utiliser l'espace de manière à maximiser leur accès aux proies (Kittle et al. 2017), tandis que les proies peuvent adapter leur comportement pour éviter la prédation (Mitchell et Lima 2002 ; Creel et al. 2005 ; Kittle et al. 2008). Diverses hypothèses ont été proposées pour expliquer

comment les prédateurs suivent leurs proies, les rencontrent et les tuent. Les prédateurs peuvent exploiter la relation entre les taux de rencontre et la densité des proies (Holling 1959, 1966) en sélectionnant des zones où les proies sont plus abondantes et plus agrégées, c'est-à-dire **l'hypothèse de l'abondance des proies** (Weckel et al. 2006). Inversement, lorsque les proies sont plus uniformément réparties dans le paysage, une tactique appropriée consiste à rechercher l'habitat des proies afin d'augmenter la probabilité de rencontre, c'est-à-dire **l'hypothèse de l'habitat des proies** (Williams et Flaxman 2012 ; Latham et al. 2013). Les prédateurs peuvent encore augmenter leur taux de réussite en rencontrant et en poursuivant leurs proies dans des zones qui facilitent la mise à mort (Hebblewhite et al. 2005 ; Petrunenko et al. 2016), c'est-à-dire **l'hypothèse de la capturabilité des proies** (Davidson et al. 2012). Chaque hypothèse peut décrire les processus d'un système multi-proies puisque les prédateurs peuvent utiliser une ou plusieurs des tactiques résultantes de concert (Kittle et al. 2017).

La relation entre l'abondance et la distribution des proies et le comportement des prédateurs devient de plus en plus complexe dans les systèmes à proies multiples. Dans les systèmes à proies multiples, l'abondance des espèces individuelles peut fluctuer. Des changements dans les proies les plus abondantes peuvent également précipiter des changements dans le régime alimentaire des prédateurs (Sillero-Zubiri et Gottelli 1995 ; Weckel et al. 2006 ; Garrott et al. 2007). L'abondance des proies est une composante essentielle de la **réponse fonctionnelle**, qui décrit une augmentation du nombre de proies disponibles conduisant à des taux de prédation plus élevés (Dale et al. 1994 ; Zimmermann et al. 2015), probablement par le biais des taux de rencontre. Cependant, l'influence de l'abondance des proies sur la dynamique prédateur-proie est souvent évaluée dans des systèmes à une seule proie, malgré l'omniprésence de prédateurs généralistes consommant plusieurs proies. Dans **les systèmes à plusieurs proies**, les prédateurs ont généralement une relation non linéaire avec l'abondance des proies. Les prédateurs choisissent des zones où l'abondance des proies est élevée lorsqu'elle atteint un seuil où les rencontres avec les proies sont plus régulières (Kittle et al. 2017). Ce seuil d'abondance peut être influencé par le degré d'agrégation des proies (Huggard 1993). Par conséquent, lorsque les proies ne sont ni agrégées ni abondantes, les prédateurs peuvent utiliser d'autres stratégies d'utilisation de l'espace pour rencontrer les proies.

En l'absence de grands groupes de proies, les prédateurs ont besoin de **tactiques alternatives** pour suivre des groupes de proies plus petits et moins faciles à détecter. **L'hypothèse de l'habitat des proies** stipule que les prédateurs sélectionnent l'habitat préféré des proies au lieu de sélectionner l'abondance des proies. L'adhésion à l'hypothèse de l'habitat des proies devrait augmenter la probabilité que les prédateurs rencontrent des proies lorsque leur abondance est faible. Il existe des preuves à l'appui de l'hypothèse de l'habitat des proies chez les grands mammifères prédateurs qui sélectionnent les types d'habitats préférés de leurs proies. Par exemple, les loups ont sélectionné des types de forêts considérés comme des habitats de haute qualité pour les orignaux (Lesmerises et al. 2012). La sélection d'un habitat de haute qualité pour les proies peut être le résultat de la mémorisation des endroits où les espèces de proies ont été rencontrées précédemment (Janson 1998 ; Regular et al. 2013). Par conséquent, il peut être avantageux pour les prédateurs de suivre les proies en utilisant la tactique de l'habitat de la proie lorsque les proies sont moins abondantes localement et agrégées dans l'espace.

Dans le contexte d'un **système multi-proies**, le suivi des ressources par l'abondance des proies et la qualité de l'habitat des proies peut être adopté simultanément par les prédateurs en réponse aux différences dans les populations de proies. Les espèces qui se regroupent dans l'espace (Hammond et al. 2007) peuvent susciter la tactique de l'abondance des proies, mais les espèces qui sont uniformément réparties dans l'espace peuvent conduire les prédateurs à adopter la tactique de l'habitat des proies afin de maximiser les taux de rencontre. A cet effet, peu d'études empiriques ont testé si des tactiques multiples sont employées simultanément par un prédateur dans un système multi-proies pour augmenter les taux de rencontre avec différentes espèces de proies (mais voir Kittle et al. 2017).

La présence de proies dans le paysage n'est pas nécessairement équivalente à l'**accessibilité des proies pour les prédateurs**. Les espèces proies peuvent sélectionner des habitats qui réduisent leur risque de prédation (Stein et Magnuson 1976 ; Rachlow et Bowyer 1998 ; Thaker et al. 2011), créant ainsi un paysage où la capturabilité des proies dépend des caractéristiques de l'habitat sous-jacent. **L'hypothèse de la capturabilité des proies** postule que les prédateurs choisiront des habitats où les proies sont plus faciles à tuer (Davidson et al. 2012). Les habitats où les proies sont moins accessibles aux prédateurs peuvent être caractérisés par une visibilité réduite des proies (Balme et al. 2007) ou par davantage d'opportunités pour les proies d'échapper aux prédateurs (Creel et al. 2005 ; Hebblewhite et al. 2005 ; Mao et al. 2005). La chasse dans de tels habitats est énergétiquement plus coûteuse en raison des efforts accrus pour attraper les proies et, par conséquent, de la diminution du nombre de victimes (Andruskiw et al. 2008). L'importance de l'utilisation de la tactique de capture des proies peut être amplifiée lorsqu'il y a un risque accru de blessure ou de mort pour le prédateur lors d'une rencontre prédateur-proie (Mukherjee et Heithaus 2013). Par conséquent, les zones fréquemment utilisées par les proies peuvent avoir moins de valeur pour les prédateurs si les proies sont dangereuses. L'hypothèse de la capturabilité des proies peut donc également expliquer l'utilisation de l'espace par les prédateurs en fonction de la capturabilité des proies dans le paysage (Hopcraft et al. 2005).

Les loups gris (*Canis lupus*) sont des grands prédateurs généralistes qui emploient une série de tactiques pour chasser dans des systèmes multi-proies, systèmes qui comprennent souvent des espèces proies allant des grands ongulés aux petits rongeurs (Paquet 1992 ; Mech et Boitani 2003). **Bien que les loups s'attaquent à de multiples espèces au sein d'un système, ils ont généralement une proie principale qui peut changer en fonction de différents facteurs.** On pense généralement que le changement de proie est déterminé par le nombre de proies (Sand et al. 2016 ; Tallian et al. 2017), ce qui met en évidence l'influence directe de l'abondance des proies sur les tactiques de chasse des loups dans les systèmes multi-proies. Cependant, les tactiques adoptées peuvent dépendre de l'abondance, de la qualité de l'habitat ou de la possibilité d'attraper des proies à des échelles spatiales plus fines. Bien que les loups puissent avoir des espèces de proies primaires qui constituent la plus grande partie de leur régime alimentaire dans un système, ils tuent encore fréquemment des espèces de proies alternatives (Huggard 1993 ; Metz et al. 2012). La consommation de proies multiples et différentes suggère que les prédateurs peuvent utiliser des tactiques simultanées, c'est-à-dire les hypothèses de l'abondance des proies, de l'habitat des proies et de la capturabilité des proies, ce qui représente un **compromis** dans les systèmes multi-proies.

Nous testons les trois hypothèses de recherche de nourriture des prédateurs sur les deux proies dominantes dans un système multi-proies : l'abondance des proies, l'habitat des proies et la possibilité d'attraper les proies. Les loups s'attaquent aux wapitis (*Cervus canadensis*) et aux orignaux (*Alces alces*) dans le parc national du Mont-Riding, au Manitoba. Les wapitis sont plus sociaux que les orignaux et sont regroupés en groupes plus importants (Altmann 1959 ; Vander Wal et al. 2013). Les loups devraient donc ajuster l'utilisation de l'espace pour maximiser les taux de rencontre avec les deux espèces d'ongulés en se basant sur l'abondance à petite échelle des orignaux et des wapitis. **Rencontrer une proie en suivant son abondance ou en sélectionnant son habitat préféré est la première phase de la prédation, tandis que le succès de la capture est au cœur de l'hypothèse de la capturabilité.** Le wapiti et l'orignal ont des réactions en vol et une taille corporelle différentes qui influencent la facilité de mise à mort (Paquet 1992 ; Wikenros et al. 2009). Comme les loups dépendent de deux espèces de proies primaires, et que ces espèces varient dans leur distribution et leur attrapabilité, nous prédisons que les loups utiliseront des tactiques de chasse synergiques pour les deux proies :

- 1. hypothèse de l'abondance des proies** : nous prédisons que les loups sélectionneront des zones de haute densité (animaux par zone) d'espèces de proies qui vivent en groupes plus agrégés dans le paysage, c'est-à-dire les wapitis.
- 2. hypothèse de l'habitat des proies** : les loups choisiront des zones de haute densité (animaux par zone) d'espèces de proies qui vivent en groupes plus agrégés dans le paysage, c'est-à-dire les wapitis. Hypothèse de l'habitat des proies : les loups sélectionneront les zones où la qualité de l'habitat est élevée pour les espèces de proies qui sont relativement moins denses mais plus uniformément réparties dans le paysage, c'est-à-dire l'orignal (Fig. 1).
- 3 Hypothèse de la capturabilité des proies** : nous prédisons que les loups sélectionneront plus fortement les zones où les proies sont plus faciles à tuer dans le paysage pour les espèces de proies qui sont plus dangereuses, c'est-à-dire l'orignal.

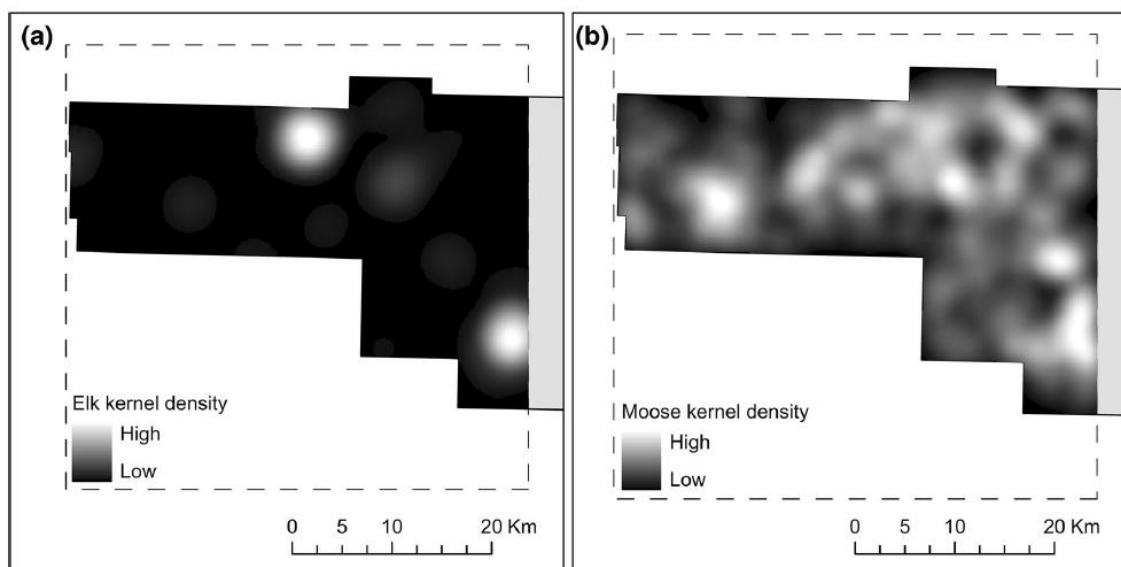


Fig. 1. Estimations de la densité de noyau pour (a) l'abondance des wapitis et (b) des orignaux d'après un relevé aérien effectué par Parcs Canada en février 2016 dans le parc national du Mont-Riding, au Manitoba. La densité de noyau a été calculée à l'aide de l'outil Kernel Density dans ArcGIS 10.3.1 (ESRI 2016)

METHODES D'ETUDE

Site d'étude et espèces

Le parc national du Mont-Riding est une zone protégée insulaire entourée d'agriculture (3000 km²; 50°51'50"N100°02'10"W). Le Mont-Riding est principalement composé de forêts-parcs et de forêts boréales, dominées par des espèces d'arbres telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), l'épicéa blanc (*Picea glauca*), l'épicéa noir (*Picea mariana*) et le pin gris (*Pinus banksiana*). La population de loups a été estimée à 72 individus en 2016 et à 70 en 2017 (0,024 loups par km²; Sallows 2016). La population de loups possède un taux de renouvellement élevé et est géographiquement isolée en raison des perturbations humaines (Stronen et al. 2012). Les espèces proies des loups ont été historiquement abondantes dans le Mont-Riding (Carbyn 1980); ces espèces comprennent les wapitis, les orignaux, les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et les castors (*Castor canadensis*). Les wapitis et les orignaux ont toujours été, et sont toujours, les deux principales espèces proies des loups dans le parc (Sallows 2007). La taille des populations de wapitis et d'orignaux est estimée en moyenne à 1200 et 2300 individus respectivement (0,4 wapiti par km² et 0,77 orignal par km²; 2016 et 2017) grâce à des enquêtes hivernales annuelles (Vander Wal et al. 2013; van Beest et al. 2014). Pour cette analyse au niveau de la population, nous avons omis les cerfs de Virginie car ils sont moins abondants dans le parc et dans nos observations des sites de prédations. L'abondance du cerf de Virginie est inférieure à celle des deux autres espèces d'ongulés dans le parc; sa population est estimée à environ 750 individus (0,25 cerf par km²) et sa répartition est concentrée près du développement humain dans le parc, par les terrains de camping, les lotissements urbains et les limites du parc (Sallows 2016; Sallows et al. 2017). Le cerf de Virginie a été principalement consommé par une seule meute en 2017 (Fichier supplémentaire 1, Tableau S1 et Figure S6) qui se trouvait à l'extérieur de la principale zone d'étude des ongulés (couverture à 100%). Ainsi, nous nous sommes concentrés sur les deux principales proies des ongulés pendant l'hiver pour cette analyse.

Données

Données sur les loups

Les loups ont été capturés à l'aide de fusils à filet à partir d'un hélicoptère (Memorial University AUP 16-02-EV). Les loups de la partie ouest du Mont-Riding ont été équipés de colliers GPS dans trois meutes et un loup solitaire en janvier-février 2016 ($n = 13$), et dans six meutes en janvier-février 2017 ($n = 14$), ce qui représente 60% des meutes du parc et une couverture de 100% des meutes de la zone « centrale » de l'ouest. Les territoires stables des loups au Mont-Riding varient de 51,1 km² à 266,4 km² (Tableau 1). Les meutes ayant des incursions extraterritoriales ont des territoires d'un ordre de grandeur plus grand 2179,2 km² et 3377,2 km² et ont été omises de l'analyse de sélection de l'habitat. L'analyse a été réalisée sur un total de $n = 9$ loups de trois meutes en 2016 et $n = 8$ loups de trois meutes en 2017. Dans une population de 70 loups avec un taux de renouvellement élevé, cela représente 11% de la population incluse dans notre analyse. Une carte des territoires des meutes se trouve dans le Fichier supplémentaire 1, Figure S1. Toutes les localisations GPS ont été raréfiées à un taux de fixation de 2 h afin d'échantillonner tous les loups de manière égale (Fieberg et al. 2021; Northrup et al. 2021).

Tableau 1. Résumés de la taille du territoire de la meute et de la densité des proies associées à trois (2016) et cinq (2017) meutes munies d'un collier dans le parc national du Mont-Riding, au Manitoba, en janvier-février 2016 et 2017. La moyenne, l'étendue et l'écart-type des densités indiquées correspondent aux cellules de relevé (400 m × 400 m) où l'on a observé au moins un orignal ou un wapiti, respectivement, pendant les relevés aériens de 2015 à 2017 pour 2016 et de 2016 à 2018 pour 2017

Pack	Year	Pack territory size (km ²)	Moose density (individuals/km ²)			Elk density (individuals/km ²)		
			Mean	Range	Std. dev	Mean	Range	Std. dev
Baldy	2016	128.4	3.9	2.1–25	2.6	4.1	2.1–16.7	3.4
Baldy	2017	2179.2	4.2	2.1–27.1	2.6	7.3	2.1–66.7	9.3
Gunn Lake	2016	253.5	4.2	2.1–14.6	2.5	3.8	2.1–10.4	2.6
Whitewater	2016	194.6	4.8	2.1–18.8	3.4	8.6	2.1–56.3	8.7
Birdtail	2017	255.4	4.1	2.1–27.1	2.6	6.6	2.1–66.7	10.2
Block	2017	94.0	4.4	2.1–18.8	3.1	8.9	2.1–14.6	4.5
Lake Audy	2017	51.1	–	–	–	–	–	–
Ranch Creek	2017	266.4	4.2	2.1–18.8	2.7	3.4	2.1–8.3	1.9
Spruce Lake	2017	3377.2	4.3	2.1–12.5	2.4	13.3	2.1–47.9	12.5

Données des relevés aériens sur les ongulés

L'abondance des proies et l'habitat ont été évalués à l'aide d'observations visuelles enregistrées pendant le relevé annuel des ongulés effectué par Parcs Canada sur une période de deux ou trois jours en hiver (janvier ou février) lorsque la visibilité des animaux est la plus grande (Vander Wal et al. 2011). Parcs Canada effectue un relevé annuel des ongulés à l'aide d'un hélicoptère (Sallows 2016) où des observateurs de chaque côté de l'appareil ont compté les orignaux et les wapitis dans un rayon de 200 m de l'appareil et ont enregistré la répartition spatiale des individus observés ainsi que la taille des groupes. Les transects de l'étude sont survolés du nord au sud à des intervalles d'environ 400 m de résolution et l'étendue couvre les territoires des loups à collier (ouest du Mont Riding, Fichier supplémentaire 1, Figure S2).

Analyse

Nous avons testé l'influence de trois mesures différentes concernant les proies : la densité, la sélection de l'habitat et les sites de prédateurs sur la sélection de l'habitat des loups en utilisant une analyse de sélection de l'habitat à l'intérieur d'un territoire (troisième ordre ; Johnson 1980) (voir Fig. 2 pour une vue d'ensemble). L'analyse de sélection de l'habitat détermine l'intensité de l'utilisation de l'espace mesurée au niveau des individus, des populations ou des espèces en comparant les unités d'habitat utilisées par rapport aux unités d'habitat disponibles telles qu'elles varient dans l'espace géographique (Manly et al. 2007 ; Northrup et al. 2021).

Hypothèse d'abondance des proies

Pour tester l'hypothèse de l'abondance des proies, nous avons utilisé la densité en calculant le nombre local d'animaux dans la zone échantillonnée. Nous avons converti les observations visuelles de l'enquête par sondage à couverture totale en densité quantifiable en divisant la zone couverte par l'enquête en une grille de 400 m × 400 m à l'aide de l'outil Create Fishnet d'Arc GIS 10.3.1, ESRI 2016. La densité thématique pour chaque cellule a été calculée en faisant la moyenne des valeurs de 2015 à 2017 pour les modèles de loups de 2016 et de 2016 à 2018 pour les modèles de loups de 2017. Bien que ces données soient un instantané de la distribution des densités de wapitis et d'orignaux, les valeurs sont représentatives de la distribution générale des densités hivernales d'élan et d'orignaux dans le Mont-Riding (Vander Wal et al. 2011 ; van Beest et al. 2014).

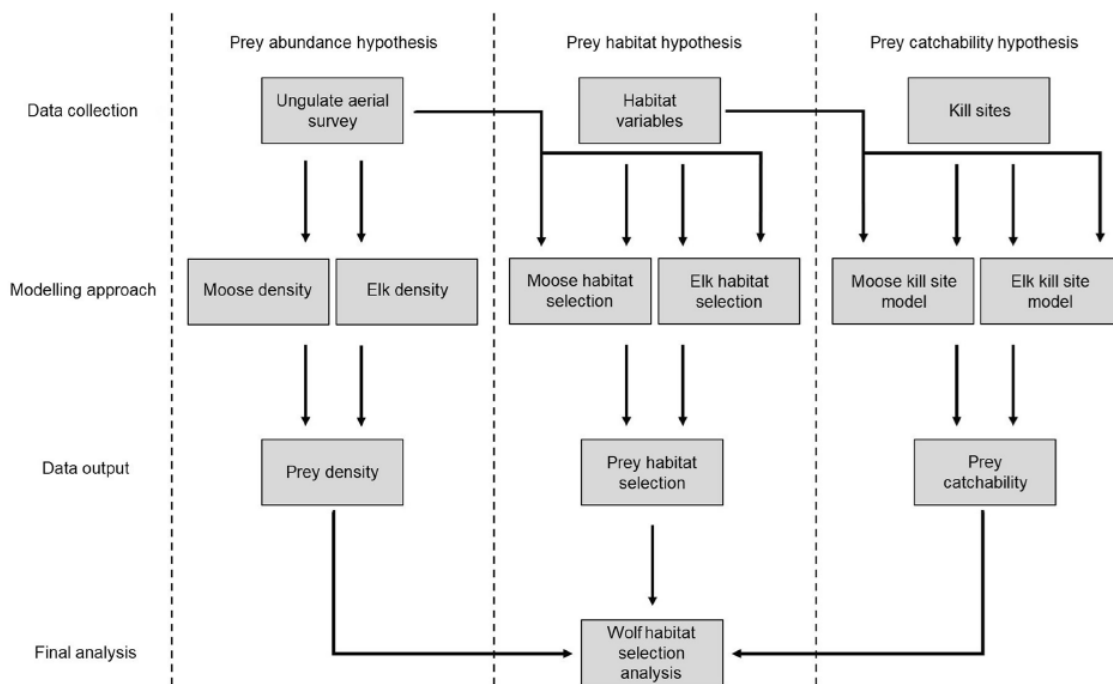


Fig. 2. Organigramme des méthodes utilisées pour générer les trois différentes métriques de distribution des proies pour tester l'utilisation des tactiques d'abondance des proies, d'habitat des proies et de capturabilité des proies par les loups ($n = 17$) dans six meutes de loups dans le parc national du Mont-Riding, Manitoba, de janvier-février 2016 et 2017. Les colonnes à l'intérieur des lignes pointillées représentent les étapes de génération de mesures de distribution des proies pour chacune des trois hypothèses régissant les tactiques (c.-à-d. l'hypothèse de l'abondance des proies, l'hypothèse de l'habitat des proies et l'hypothèse de la capturabilité des proies)

Hypothèse sur l'habitat des proies

Nous avons utilisé les données de l'enquête hivernale pour construire des modèles de sélection de l'habitat de l'orignal et du wapiti dans le paysage en utilisant les classes de couverture végétale et les distances par rapport aux caractéristiques comme variables explicatives dans les modèles (Fichier supplémentaire 1, Tableau S4).

Nous avons utilisé les observations visuelles géoréférencées de l'enquête sur les ongulés à 100% (Fichier supplémentaire 1-Figure S2) menée par Parcs Canada en 2016 et 2017 pour recueillir des emplacements pour les analyses de sélection de l'habitat de l'orignal et du wapiti. La validation des données des relevés aériens avec les données GPS a été réalisée pour le wapiti au Mont-Riding, où les estimations des coefficients sont similaires dans la direction et l'ampleur de l'effet (sept des dix intervalles de confiance se chevauchent : Fichier supplémentaire 1, Figure S8). Un exercice similaire a été réalisé dans une étude précédente pour les wapitis du Mont-Riding (Fig. 2 dans van Beest et al. 2014). Nous avons classé chaque observation d'orignal ou de wapiti comme un point utilisé dans les modèles de sélection de l'habitat (van Beest et al. 2014 ; Street et al. 2015). Une distribution uniforme de points a été générée tous les 600 m pour chaque espèce et chaque année le long des lignes de transect afin de modéliser les points disponibles pour les modèles de sélection de l'habitat (Street et al. 2015).

Nous avons construit un modèle de sélection de l'habitat a priori pour l'orignal et le wapiti, respectivement. Les covariables incluses dans le modèle pour les deux espèces proies étaient : la proportion du type de couverture terrestre (Manitoba Remote Sensing Centre 2004) dans

un rayon de 200 m (c.-à-d. forêt de conifères/ tourbière, marais/prairie, forêt mixte et forêt claire de feuillus), la distance à l'eau, la distance aux routes, la distance aux sentiers entretenus et non entretenus, et le relief. Les distances ont été incluses dans le modèle en tant que distance transformée par le logarithme naturel + 1 pour tenir compte de la décroissance de la réponse des animaux à la proximité des caractéristiques (Prokopenko et al. 2017). La rugosité du terrain a été calculée à l'aide de la fonction Terrain du paquetage R « raster » (Hijmans et al. 2017). L'année a été incluse dans les modèles en tant que covariable d'interaction avec toutes les autres covariables pour permettre la variation de l'effet des caractéristiques de l'habitat sur la distribution des espèces entre les années. Nous avons vérifié la corrélation potentielle entre les covariables dans les modèles (Fichier supplémentaire 1, Figure S7).

Hypothèse de capturabilité des proies

Pour modéliser la captation des proies dans le paysage, nous avons complété l'analyse de la sélection de l'habitat par des enquêtes sur les sites de prédations menées dans les meutes équipées de colliers GPS au cours des hivers 2016 et 2017 (janvier-avril). Les emplacements GPS regroupés ont été visités sur le terrain pour confirmer la présence d'un site de prédation (Webb et al. 2008). Les paramètres utilisés pour déterminer une grappe consistaient en un maximum de 300 m entre deux emplacements dans un délai de 96 h (l'algorithme peut être fourni sur demande ; Warren 2008). Les grappes ont été visitées selon une procédure d'échantillonnage stratifiée aléatoire où nous avons essayé de visiter le même nombre de grandes et de petites grappes. La plupart des grappes étaient accessibles en motoneige, mais un hélicoptère a été utilisé à plusieurs reprises pour les sites qui n'étaient pas accessibles à pied ou en motoneige. Lorsque des grappes ont été visitées, que des observations ont été enregistrées et que des échantillons ont été collectés, nous avons appelé ces zones « sites » (Fichier supplémentaire 1, Figure S4) en leur attribuant des catégories de comportement (p. ex. repos, prédation). Sur les 104 sites de prédation étudiés en janvier-avril 2016 et 2017, 57% étaient des orignaux et 21% des wapitis, les autres proies au cours de cette période étaient des cerfs de Virginie et une seule mise à mort de castor (Fichier supplémentaire 1, Tableau S1, Figure S5 et Figure S6).

Les sites de prédations étaient des emplacements « utilisés » dans le paysage et des territoires déterminés pour les meutes de loups correspondantes en générant des polygones convexes minimaux à 100% à l'aide de Home Range Tools for Arc GIS (Rodgers et Carr 2015) pour créer des modèles de sélection de l'habitat des sites de prédation. Trois meutes ont été retirées de l'analyse des sites de prédation des wapitis et des élans parce qu'elles n'avaient pas suffisamment d'animaux tués pour renseigner les modèles ou parce qu'elles avaient fait des incursions extraterritoriales d'individus munis de colliers (Tableau 1, Fichier supplémentaire 1, Tableau S1). La distance de poursuite des loups est de 70 à 160 m en moyenne (Paquet 1992 ; Wikenros et al. 2009) et le rayon moyen des groupes sur les sites de prédation est de 206 m. La zone tampon pour l'habitat inclus dans la couche était un rayon de 200 m, tramé en pixels de 30 m. Nous avons utilisé des MCP à 100% pour déterminer le niveau de prédation de l'habitat. Nous avons utilisé des MCP à 100% pour déterminer l'étendue de l'habitat disponible dans le paysage en générant des grilles uniformes d'emplacements (600 m × 600 m) pour simuler les emplacements disponibles dans le territoire de chaque meute. Cette méthode d'échantillonnage uniforme est une alternative à l'échantillonnage aléatoire et

s'est avérée réduire les biais (Warton et Shepherd 2010 ; Aarts et al. 2012 ; Renner et al. 2015 ; Prokopenko et al. 2017).

Les covariables des modèles décrivant la capturabilité des orignaux et des wapitis étaient la proportion du type de couverture terrestre (Manitoba Remote Sensing Centre 2004) dans un rayon de 200 m : forêt de conifères/ tourbière, marais/prairies, forêt mixte et forêt ouverte de feuillus. Nous avons utilisé la distance par rapport à l'eau, la distance par rapport aux routes, la distance par rapport aux sentiers entretenus et non entretenus, la distance par rapport à la lisière dure et la rugosité du terrain. La lisière dure se compose de zones de transition entre les habitats à couvert ouvert et à couvert fermé et il a été prouvé qu'elle influence la possibilité de pré-capture dans le paysage (Bergman et al. 2006). L'année a été incluse dans les modèles comme covariable d'interaction avec toutes les autres covariables pour permettre la variation de l'effet des caractéristiques de l'habitat sur la capturabilité des espèces entre les années (voir Dossier complémentaire 1 Figure S9 pour la fluctuation annuelle de l'épaisseur de la neige).

Analyse de la sélection de l'habitat du loup

Les emplacements utilisés pour les modèles provenaient de 17 loups à collier en janvier et février, ce qui donne un total de $n = 4157$ après avoir enlevé les emplacements à l'extérieur du parc et à l'extérieur de la zone couverte par l'enquête sur les ongulés à 100% (Fichier supplémentaire 1, Figure S1) ont été exclus de l'analyse. Les meutes correspondantes à ces loups porteurs de colliers étaient les meutes du lac Gunn, de Baldy et de Whitewater en 2016, et les meutes de Birdtail Valley, de Block et de Ranch Creek en 2017. Nous avons réduit l'étendue temporelle de cette analyse pour augmenter notre confiance dans les covariables des proies calculées à partir de l'étude aérienne, qui a été menée pendant cette période. Les territoires des loups individuels ont été identifiés en générant des polygones convexes minimaux à 100% à l'aide de Home Range Tools for ArcGIS (Rodgers et Carr 2015) et les portions situées en dehors du parc et de la zone couverte par l'enquête sur les ongulés à 100% ont été supprimées en raison du changement brutal dans un habitat situé en dehors du parc et du manque d'observations sur les proies en dehors de la zone couverte à 100% par l'enquête sur les ongulés. Nous avons généré des grilles uniformes d'emplacements (150 m \times 150 m) pour définir l'habitat disponible et la distribution des proies au sein des territoires individuels.

Nous avons testé l'effet de la densité des proies, de la sélection de l'habitat des proies et de la capturabilité des proies sur la sélection des ressources par les loups en utilisant **six modèles mixtes linéaires généralisés** a priori avec une distribution binomiale en utilisant le paquetage R lme4, y compris les modèles avec interactions (Bates et al. 2015). Les six modèles incluaient l'identification individuelle imbriquée dans l'identification de la meute en tant qu'effet aléatoire. Les valeurs prédites de la capturabilité des wapitis ont donné lieu à des valeurs extrêmes dans les zones où il y a une combinaison de marais bas et de prairies près des bords durs. Nous avons donc réduit ces prédictions au 99,9^{ème} percentile (affectant 80 valeurs prédites sur un total de 130 127 emplacements). Les six modèles ont été sélectionnés pour déterminer quelles combinaisons de densité des proies, de sélection de l'habitat des proies et de possibilité de capture des proies expliquaient le mieux la sélection des ressources par les loups (Tableau 2). Nous avons veillé à ce qu'il n'y ait pas de corrélation entre les covariables du modèle (Fichier supplémentaire 1 Figure S7). Les intervalles de confiance ont

été calculés à l'aide de la méthode « bootstrap » ($n = 200$) dans R en utilisant le package lme4. Cette méthode approxime les intervalles de confiance des effets fixes en se basant sur la courbure estimée de la surface de vraisemblance (Bates et al. 2015). Le modèle final a fait l'objet d'une validation croisée à l'aide d'un test de validation croisée k-fold (Roberts et al. 2017) où chaque meute a été traitée comme spatialement indépendante puisque leurs territoires ne se chevauchaient pas en 2016 et se chevauchaient minimalement à deux occasions en 2017. (Fichier supplémentaire 1 Figure S1 et Tableau S3).

RESULTATS

Covariables spatiales des proies

Densité des proies

Les valeurs moyennes de densité de wapitis dans les cellules de 400 m × 400 m étaient plus agrégées que les valeurs moyennes de densité d'élan (Fig. 1, Tableau 1). Ces résultats soulignent que les wapitis sont plus agrégés et se trouvent en groupes plus importants que les orignaux (Fig. 1, Tableau 1). Les orignaux se trouvent systématiquement dans des groupes plus petits, ce qui est illustré par la faible variance et la densité moyenne plus basse dans les cellules.

Sélection de l'habitat des proies

L'orignal a évité les forêts de conifères combinées et les tourbières, les forêts ouvertes de feuillus et les routes en 2016 et en 2017. En 2016, les orignaux ont également évité les eaux libres et les sentiers entretenus, tandis qu'en 2017, les orignaux ont également évité les forêts mixtes (Fichier supplémentaire 1, Tableau S4). Les wapitis ont évité les forêts mixtes en 2016 et 2017. Le wapiti a évité les sentiers entretenus et les cours d'eau en 2016, mais a été sélectionné en 2017. L'inverse était vrai pour les marais et les prairies combinés, les forêts de conifères et les tourbières combinées, et les routes, où les wapitis les ont évités en 2016 mais les ont choisis en 2017. En 2016 seulement, les wapitis ont choisi les pistes non entretenues tout en évitant les forêts d'arbres à feuilles caduques et les terrains accidentés. En 2017, le wapiti a choisi les marais et les prairies combinés, les forêts de conifères et les tourbières combinées, ainsi que les routes, tout en évitant les forêts mixtes, les sentiers entretenus et les cours d'eau (Fichier supplémentaire 1, Tableau S4).

Capture de proies

La propension des loups à tuer des orignaux dans les forêts mixtes et des wapitis plus près des sentiers non entretenus et des lisières d'habitats durs était plus élevée (Supplementary File 1 Table S4).

Sélection de l'habitat du loup

Le modèle le mieux supporté décrivant l'utilisation de l'espace par les loups comprenait la sélection de l'habitat des proies, la densité des proies et la capacité de capture des orignaux et des wapitis, ainsi qu'une interaction entre la capacité de capture des orignaux et la sélection de l'habitat des orignaux (meank-fold = 0,93 ; Fig. 3, Tableau 2, Tableau 3). Les loups ont montré une réponse neutre à la densité d'orignaux ($\beta = 0,06$; 95% CI [-0,34 ; 0,36]), à l'habitat des wapitis ($\beta = -0,90$; 95% ; CI [-3,88 ; 1,12]) et à l'interaction entre la sélection de l'habitat des wapitis et la possibilité de capture des wapitis ($\beta = -6,93\%$; CI [-23,04 ; 9,19]). Une réponse neutre indique qu'il n'y a eu ni sélection ni évitement. Les loups ont significativement

sélectionné les zones où la capturabilité des wapitis était élevée ($\beta = 2,69$; IC 95% [2,29 ; 3,05] ; Fig. 3c). Cependant, les loups ont significativement évité les zones où la capturabilité des orignaux était élevée ($\beta = -5,18$; 95% CI [-8,58 ; -1,89] ; Fig. 3c), la sélection de l'habitat de l'orignal était élevée ($\beta = -0,83$; 95% CI [-1,08 ; -0,57] ; Fig. 3b), ou où la densité de wapitis était élevée ($\beta = -5,29$; 95% CI [-8,35 ; -2,93] ; Fig. 3a). Les loups ont fortement sélectionné les zones qui étaient à la fois sélectionnées pour l'habitat de l'orignal et où la capturabilité de l'orignal était élevée ($\beta = 16,16$; 95% CI [8,98 ; 21,78] ; Fig. 4, Tableau 3). En effet, le coefficient de sélection pour l'interaction entre l'habitat de l'orignal et la capturabilité de l'orignal était 8 fois plus important que la capturabilité du wapiti.

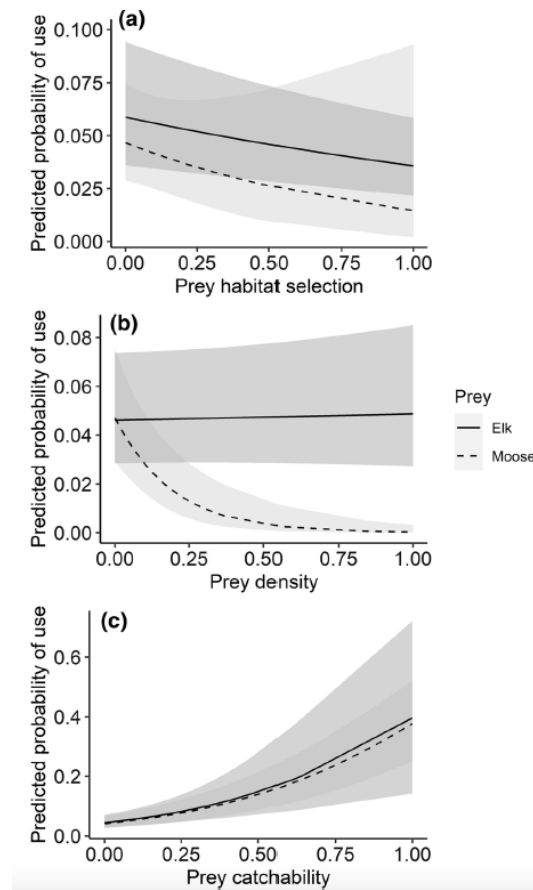


Fig. 3. Probabilité prédite de l'utilisation de l'espace par les loups ($n = 17$) dans six meutes de loups dans le parc national du Mont-Riding, Manitoba, Canada, de janvier à février 2016 et 2017, en relation avec l'orignal et le wapiti (a) la sélection de l'habitat et (b) la densité, et (c) la capturabilité dans le paysage. Les bandes grises correspondent à des intervalles de confiance de 95%. Les unités d'origine pour la densité des proies étaient des individus/km², tandis que l'habitat des proies et la capturabilité des proies n'avaient pas d'unités car il s'agissait de valeurs de sélection sans unité. Les valeurs prédites et les intervalles de confiance à 95% ont été générés à l'aide du package ggeffects dans R (Lüdtke 2018)

DISCUSSION

Nous avons testé trois hypothèses décrivant l'utilisation de l'espace par les prédateurs pour deux proies dominantes dans un **système multi-proies** : l'abondance de la proie, l'habitat de la proie et la possibilité d'attraper la proie. L'hypothèse de l'abondance des proies prévoyait que les loups choisiraient la densité des wapitis parce que les wapitis étaient plus regroupés dans le paysage. L'évitement de la densité de wapitis devient plus intuitif lorsque l'on considère la course à l'espace prédateur-proie à la résolution de l'analyse. L'hypothèse de l'habitat de la proie prédit que les loups sélectionneraient l'habitat de l'orignal parce que l'abondance ne serait pas un indice fiable pour une proie uniformément répartie. La réponse

des loups a été neutre pour les wapitis et faible pour l'habitat de l'orignal seul. Nous avons trouvé un soutien à l'hypothèse de la capturabilité des proies ; les loups ont sélectionné les zones de capturabilité élevée des wapitis et ont eu la plus forte sélection pour les zones de capturabilité élevée des orignaux dans l'habitat de l'orignal. L'effet interactif entre la capturabilité de wapitis et la sélection de l'habitat du wapiti démontre que nos hypothèses ne s'excluent pas mutuellement. Au contraire, les loups ont augmenté leurs chances de rencontrer et de tuer leurs proies en utilisant des zones où leurs proies principales, les orignaux, sont à la fois prévisibles dans leur habitat sélectionné et capturables. Par exemple, les loups peuvent choisir de chasser dans des zones où les orignaux choisissent de se trouver et qui sont aussi des zones où les orignaux sont plus faciles à attraper pour les loups.

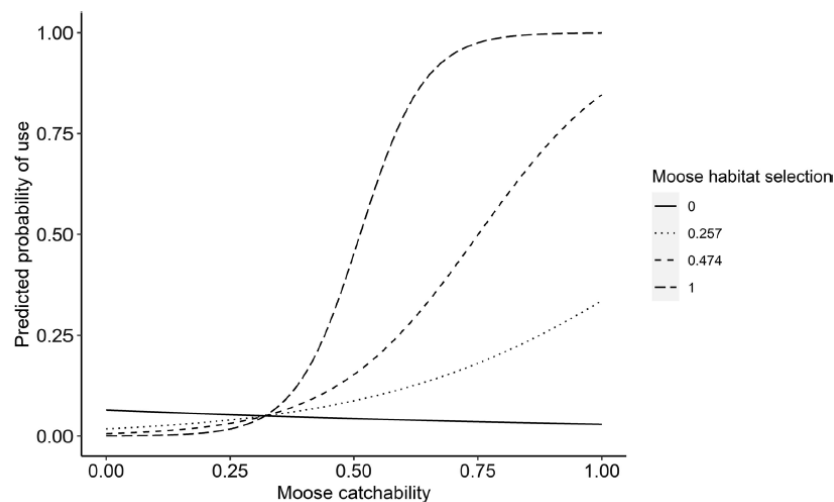


Fig. 4. Probabilité prédite de l'utilisation de l'espace par les loups ($n = 17$) dans six meutes de loups dans le parc national du Mont-Riding, Manitoba, Canada, de janvier à février 2016 et 2017, en relation avec l'interaction entre la sélection de l'habitat de l'orignal et la capturabilité dans le paysage. L'habitat de la proie et la capturabilité de la proie n'avaient pas d'unités en raison du fait qu'il s'agit de valeurs de sélection sans unité et ont été normalisées de 0 à 1. Les valeurs prédites ont été générées à l'aide du package ggeffects de R (Lüdtke2018)

Tableau 2. Modèles considérant les effets de la sélection de l'habitat des proies, de la densité et de la capturabilité sur l'utilisation de l'espace par les loups avec leur K, Δ AIC, Δ AIC poids, log vraisemblance, R2 marginal, R2 conditionnel et meank-fold respectifs. Les données utilisées dans les modèles provenaient de loups munis de colliers ($n = 17$) de six meutes de loups situées dans le parc national du Mont-Riding, au Manitoba, de janvier à février 2016 et 2017. Le modèle le plus plausible est indiqué en gras

Model	Variables	K	Δ AIC	weight	logLik	K-fold
Model 6	$M_D + E_D + M_H \times M_C + E_H \times E_C$	11	0.00	0.96	-15,400.13	0.93
Model 4	$M_D + E_D + M_H + E_H + M_C \times E_C$	10	6.33	0.04	-15,404.29	0.92
Model 1	$M_D + E_D + M_H + E_H + M_C + E_C$	9	18.50	0.00	-15,411.38	0.93
Model 3	$M_D + E_D + M_H \times E_H + M_C + E_C$	10	19.91	0.00	-15,411.09	0.91
Model 5	$M_D \times M_V + E_D \times E_C + M_H + E_H$	11	20.13	0.00	-15,410.20	0.93
Model 2	$M_D \times E_D + M_H + E_H + M_C + E_C$	10	20.16	0.00	-15,411.21	0.93

M_H moose habitat selection, E_H elk habitat selection, M_D moose density, E_D elk density, M_C moose catchability, E_C elk catchability

La **rencontre** et la **capture** sont les deux composantes essentielles du succès de la chasse. En conséquence, l'interaction entre l'habitat de l'orignal et la capturabilité de l'orignal a eu l'effet le plus fort sur l'utilisation de l'espace par les loups. La capturabilité des proies s'est avérée être un prédicteur important de l'utilisation de l'espace pour une variété de prédateurs à travers les systèmes (Messier et Barrette 1985 ; Patterson et Messier 2001 ; Hopcraft et al. 2005 ; Balme et al. 2007 ; Petrunenko et al. 2016). Les ongulés blessent ou tuent les loups lors des confrontations, et les loups modifient l'utilisation de l'espace pour augmenter la

capacité de capture de leurs deux grandes proies, l'orignal et le wapiti (Mech et Boitani 2003 ; Mukherjee et Heithaus 2013). Bien que la capturabilité soit importante pour les prédateurs lorsqu'ils chassent les deux espèces de proies, nous nous attendions à des réponses spécifiques aux espèces aux mécanismes centrés sur la rencontre de l'hypothèse de l'abondance des proies et de l'hypothèse de l'habitude des proies, étant donné les différences relatives dans l'abondance et la distribution des proies dans le Mont-Riding.

Tableau 3. Coefficients, erreurs types, intervalles de confiance à 95% (générés par bootstrap avec 200 itérations) et valeurs p des variables du modèle supérieur considérant les effets de la pré-distribution sur l'utilisation de l'espace par les loups à collier ($n = 17$) dans six meutes de loups de janvier à février 2016-2017 dans le parc national du Mont-Riding, Manitoba. Les coefficients avec des valeurs p significatives ($p < 0,05$) et les intervalles de confiance qui ne dépassent pas zéro sont en gras

Variable	Coefficient	St. Error	95% CI	P-value
Intercept	- 2.77	0.26	- 3.29; - 2.36	< 0.001
Moose density	0.06	0.18	- 0.34; 0.36	0.74
Elk density	- 5.29	1.28	- 8.35; - 2.93	< 0.001
Moose habitat	- 0.83	0.15	- 1.08; - 0.57	< 0.001
Elk habitat	- 0.90	1.13	- 3.88; 1.12	0.43
Moose catchability	- 5.18	2.06	- 8.58; - 1.89	0.01
Elk catchability	2.69	0.17	2.29; 3.05	< 0.001
Moose habitat × catchability	16.16	3.90	8.98; 21.78	< 0.001
Elk habitat × catchability	- 6.92	8.22	- 14.39; 4.82	0.40

Nous avons prédit que les tactiques spatiales des prédateurs différencieraient entre les proies en raison des différences de distribution et de comportement social des proies qui influencent les taux de rencontre. Cependant, nous avons basé notre prédiction sur la distribution spatiale des proies sans prendre en compte l'abondance totale des proies dans la région et les différences relatives entre l'abondance des proies. Dans un système multi-proies en Ontario, les loups ont choisi des emplacements pour les orignaux lorsque la densité locale d'orignaux était élevée et ont évité les zones où leurs proies secondaires, les caribous (*Rangifer tarandus*), sont présents et se nourrissent (Kittle et al. 2017). Historiquement, dans notre système d'étude, les wapitis ont dépassé les orignaux en abondance dans le Mont-Riding et ont été les principales espèces proies des loups (Carbyn 1983). Au cours de cette étude, les orignaux étaient plus abondants que les wapitis et les sites de prédatation ont démontré que les orignaux étaient les principales espèces proies des loups pendant cette période (Fichier supplémentaire 1, Figure S6). Le modèle d'abondance et de taux de prédation s'est reflété dans les tactiques spatiales qui se sont concentrées sur les orignaux. Les prédateurs ne modifient pas toujours leur comportement de chasse en fonction de la proie la plus abondante. Au contraire, leur proie principale ou préférée est déterminée à la fois par son abondance et par la possibilité de l'attraper. Dans le parc national de Yellowstone (États-Unis), les loups se sont appuyés sur les wapitis comme principale proie et ont maintenu leur préférence pour les wapitis même en cas d'augmentation de l'abondance d'une proie plus dangereuse, le bison (*Bison bison* ; Tallian et al. 2017). Au Mont-Riding, les loups ont suivi l'hypothèse de la capturabilité en utilisant le paysage pour faciliter la capture des orignaux, ce qui a finalement facilité un changement de proie. Ainsi, ces comportements spatiaux sont sensibles à la fois à la disponibilité (c'est-à-dire l'abondance et l'habitat) et à l'accessibilité (c'est-à-dire la capturabilité) des proies pour les prédateurs.

La densité des proies et leur habitat peuvent être exploités simultanément par les prédateurs (Castillo et al. 2012). Cependant, les loups doivent prioriser les zones qu'ils fréquentent

lorsque plusieurs proies sont présentes dans le paysage. Les loups dans un système d'orignaux et de caribous ont évité les caribous (Kittle et al. 2017). Notamment, le comportement spatial et de prédation de ces deux proies diffère. Bien que le caribou soit une proie secondaire de l'orignal et qu'il existe à une faible densité, comme les wapitis dans notre étude, les caribous s'espacent et s'éloignent des prédateurs, contrairement aux wapitis qui se regroupent. En outre, il peut y avoir un décalage entre la densité des proies et la sélection de l'habitat par les proies, ce qui peut s'expliquer par l'hypothèse du « leap frogging » (Sih 2005). Dans ce cas, les proies sélectionnent des ressources de moindre qualité pour éviter la prédation et échangent donc les avantages des ressources de haute qualité pour réduire les risques de prédation (Mitchell et Lima 2002 ; R. Heithaus et M. Dill 2006). De plus, les proies médiatisent leur risque individuel de prédation par la densité des congénères en échangeant la détection contre la dilution (Hebblewhite et Pletscher 2002). Ainsi, les densités les plus élevées de proies peuvent ne pas être l'habitat le plus choisi par les prédateurs ou les proies.

Le **résultat contre-intuitif** selon lequel les loups évitent fortement la densité de wapitis dans cette étude pourrait être dû au comportement d'évitement des proies qui se produit à une résolution plus fine que celle de notre analyse. Une différence essentielle entre nos mesures de densité et d'autres études testant des hypothèses similaires est l'échelle à laquelle elles ont été estimées. Lorsque les loups ont sélectionné la densité des proies dans le nord de l'Ontario, la résolution à laquelle la densité a été estimée était beaucoup plus grossière à 5 km de distance (Kittle et al. 2017) par rapport à 400 m dans notre étude. **Les prédateurs réagissent à la densité des proies en ajustant la taille de leur territoire en fonction du nombre de proies disponibles** (Valeix et al. 2012). En comparaison, les territoires du Mont-Riding sont étonnamment plus petits (51 km² à 266 km²) que ceux d'autres systèmes de loups à haute productivité (3186 km² à 4878 km² pendant l'hiver ; Dickie et al. 2022). Cela indique que les loups du Mont-Riding ont ajusté leur utilisation de l'espace à l'abondance des ressources à une échelle grossière lors de la formation des territoires. À l'intérieur des territoires, les prédateurs et les proies s'influencent mutuellement dans l'utilisation de l'espace (Schneider et Piatt 1986 ; Rose et Leggett 1990 ; Mitchell et Lima 2002), tandis que les prédateurs tentent d'augmenter les chances de rencontre et que les proies tentent de réduire ces chances au fur et à mesure qu'un jeu spatial émerge. Notre découverte de l'évitement de la densité des proies par les loups souligne l'importance de prendre en compte l'échelle lors de l'étude des relations spatiales entre les prédateurs et les proies.

L'hypothèse de la capturabilité des proies a été soutenue par le comportement d'utilisation de l'espace par les loups observé au Mont-Riding, similaire à d'autres systèmes impliquant de grands mammifères carnivores (Hopcraft et al. 2005 ; Balme et al. 2007 ; Davidson et al. 2012). Lorsqu'ils traquent leur proie principale, les loups semblent faire un **compromis** entre la rencontre et la capture de la proie en utilisant l'espace qui est à la fois l'habitat prévisible de l'orignal mais aussi l'habitat où l'orignal est vulnérable. En se concentrant sur l'intersection de l'espace où les orignaux sont susceptibles de se trouver et d'être capturés, les loups augmentent la probabilité de rencontrer et de capturer leur proie. Adoptant la tactique la mieux adaptée à leur **proie principale**, les loups de ce système s'appuient également sur la tactique de la capturabilité pour traquer une proie secondaire en raison de l'absence de grands groupes de wapitis. Nous attribuons l'évitement contre-intuitif de la densité de wapitis par les loups à une réaction de la proie pour éviter les prédateurs au lieu d'indiquer une tactique viable de chasse aux prédateurs. Par conséquent, le comportement des loups est motivé par

l'habitat des proies et la possibilité de les attraper, ce qui représente un compromis spatial entre la rencontre et la mise à mort, et entre la disponibilité et l'accessibilité lors de la chasse de proies multiples et réactives.