

Utilisation de la technologie GPS et d'analyses de grappes SIG pour estimer les taux de prédation dans les écosystèmes loups-ongulés

914

USING GPS TO ESTIMATE WOLF KILL RATES

Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems

Håkan Sand, Barbara Zimmermann, Petter Wabakken, Henrik Andrèn, and Hans C. Pedersen

Wildlife Society Bulletin 2005, 33(3) : 914-925

Résumé

Le comportement prédateur des loups (*Canis lupus*) a été étudié dans deux territoires en Scandinavie. Nous avons utilisé les données horaires de loups adultes munis de colliers GPS (Global Positioning System) en combinaison avec un système d'information géographique (SIG) pour analyser en détail les **schémas de déplacement**. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les loups passent 1 à 2 jours à proximité de proies plus importantes telles que l'élan (*Alces alces*) et nous avons estimé que 1 à 2 emplacements par jour suffiraient pour trouver toutes les proies plus importantes tuées par les loups. Au total, la période d'étude a duré 287 jours et a donné lieu à 6 140 positions GPS horaires, avec une moyenne de $21,4 \pm 2,4$ (SD) positions quotidiennes. Selon le rayon utilisé pour définir les groupes, 4 045-5 023 (65,9-81,8%) positions ont été incluses dans 622-741 grappes GPS. Nous avons examiné toutes les positions à l'intérieur des grappes sur le terrain, et 244 (22%) positions individuelles. Au total, nous avons trouvé 68 élan et 4 chevreuils (*Capreolus capreolus*) et les avons classés comme prédatés par des loups au cours de la période d'étude. 10 à 15 autres élan ont pu être tués mais n'ont pas été retrouvés. **Les analyses SIG ont montré que la proportion d'ongulés tués par les loups inclus dans les grappes GPS dépendait fortement du nombre de positions par jour et du rayon utilisé pour définir un ensemble de positions GPS agrégées dans l'espace comme un groupe.** Une proportion plus élevée (78%) de proies tuées dans les grappes basés sur des positions nocturnes (20h00-07h00) que dans ceux basés sur des positions diurnes (08h00-19h00) (41%). La simulation de la recherche aérienne d'élan tués pendant la journée a entraîné une grave sous-estimation (>60%) par rapport au nombre d'élan tués par des loups et trouvés pendant l'étude. **Le taux moyen de prédation, corrigé pour 14% des élan non détectés, dans les territoires était de 3,6-4,0 jours par élan tué.** Nous avons conclu que le comportement alimentaire des loups en Scandinavie était différent de celui des loups s'attaquant aux élan et vivant à la même latitude en Amérique du Nord, ou que les estimations des taux de prédation des loups sur les élan ont pu être sérieusement sous-estimées dans les études nord-Américaines précédentes.

INTRODUCTION

L'un des principaux objectifs de la recherche écologique dans les systèmes loups-ongulés a été d'estimer l'impact numérique des loups (*Canis lupus*) sur les populations de proies (Fuller et Keith 1980, Gasaway et al. 1992, Messier 1994, National Research Council 1997). Un

élément essentiel de ces calculs est l'estimation correcte du nombre de proies tuées par les loups par unité de temps (c'est-à-dire le taux de prédation). Il a été démontré que les taux de prédation varient dans le temps et entre les populations (Messier 1994) et entre les différentes classes d'âge des espèces de proies (Fuller et Keith 1980). Cependant, une partie de cette variation peut être attribuée au biais des différentes techniques utilisées pour estimer les taux de prédation et une évaluation critique et complète de ces méthodes devrait être envisagée.

Traditionnellement, la télémétrie à très haute fréquence (VHF) combinée à des observations directes à partir d'avions a été utilisée pour estimer les taux de prédation des loups en Amérique du Nord (Hayes et al. 2000). En général, seulement 1 (Hayes et al. 2000) ou tout au plus 2 (Thurber et Peterson 1993, Dale et al. 1995) observations par jour ont été utilisées comme base de ces estimations. Cette méthode a été considérée comme fiable parce qu'on a rapporté que les loups passaient généralement plus de 48 heures à manipuler une carcasse d'original (Peterson et al. 1984, Messier et Crete 1985, Ballard et al. 1987, Hayes et al. 1991).

Le développement et la disponibilité du système de positionnement global (GPS) dans la recherche sur les grands carnivores peuvent offrir un outil plus précis pour estimer les taux de prédation et affiner les modèles de prédiction de la **réponse fonctionnelle** des grands prédateurs et de leurs proies (Anderson et Lindzey 2003). Une étude récente des schémas de prédation des couguars (*Puma concolor*) utilisant la technologie GPS moderne a montré que la majorité de la prédation avait lieu la nuit (Anderson et Lindzey 2003). Ainsi, un schéma de prédation nocturne peut entraîner une sérieuse sous-estimation des taux de prédation si le temps de manipulation est court et que les recherches par avion pendant la journée sont utilisées pour trouver les proies tuées sans suivi au sol.

Par rapport à la télémétrie VHF traditionnelle, la technologie GPS permet de localiser avec une grande précision temporelle et spatiale, et de grandes quantités de données peuvent être échantillonnées avec peu de personnel (Hulbert 2001, Millsbaugh et Marzluff 2001, Rodgers 2001). En particulier, la haute précision et l'intensité des positions des animaux devraient permettre des analyses détaillées de l'utilisation de l'habitat, des mouvements, de la taille du territoire, de l'utilisation de l'espace, du comportement social et de la prédation (Hulbert 2001, Zimmermann et al. 2001).

Dans le cadre du Scandinavian Wolf Research Project (SKANDULV), nous avons utilisé une méthode basée sur la combinaison de données téléchargées à partir de loups adultes reproducteurs munis de colliers GPS (Zimmermann et al. 2001) avec des analyses SIG. Nous avons utilisé les données pour étudier les schémas de prédation et de déplacement sur une base horaire tout en enregistrant toutes les proies ongulées (élan [*Alces alces*] et chevreuil [*Capreolus capreolus*]) tuées au cours de 3 hivers d'étude dans 2 territoires de loups.

Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les loups passent 1 à 2 jours à proximité de proies plus importantes telles que les élans et nous avons pensé que 1 à 2 positions par jour devraient être suffisantes pour détecter tous les animaux tués (Peterson et al. 1984, Messier et Crete 1985, Ballard et al. 1987, Hayes et al. 1991). De plus, nous avons testé la fiabilité de la méthode de recherche aérienne sur nos données en simulant une procédure similaire à la recherche aérienne de proies tuées (c'est-à-dire en utilisant uniquement les positions GPS

prises pendant la journée tout en estimant la proportion de proies tuées par les loups trouvées à différentes distances de ces positions).

Zone d'étude

Nous avons réalisé les études dans deux territoires de loups en Scandinavie (Wabakken et al. 2001) - le territoire de **Tyngsjöter** dans le centre-sud de la Suède (60°20'N, 13°80'E) et le territoire de **Grafjell** dans le sud-est de la Norvège (61°30'N, 11°15'E) (Figure 1, Wabakken et al. 2002). Les deux territoires se trouvaient dans la zone de forêt boréale et étaient dominés par des forêts de conifères composées de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) et d'épicéas communs (*Picea abies*). Les espèces à feuilles caduques étaient principalement le bouleau (*Betula pendula* et *B. pubescens*), le tremble (*Populus tremuloides*), l'aulne (*Alnus incana* et *A. glutinosa*) et le saule (*Salix* spp.). L'exploitation forestière extensive sur de vastes zones a généré une forte densité de routes forestières en gravier de 1,0 et 1,2 km de route/km² dans les territoires de Tyngsjö et Grafjell, respectivement. La densité de la population humaine était <1,0 habitant/1 km² dans les deux zones (Atlas national Suédois 1991, Statistics Norway 2003). La saison hivernale, avec des chutes de neige et des températures principalement inférieures à 0°C, s'étendait de la fin octobre à la mi-avril, avec des épaisseurs de neige variant entre 0 et 120 cm dans la région. L'élan était la proie la plus abondante dans les deux territoires, avec une densité de population moyenne estimée à partir des comptages de pelotes de réjection à 1,1±0,1 élan/km² pendant l'hiver. Les autres espèces de proies disponibles comprenaient le chevreuil (environ 0,01/km² dans les deux territoires), le castor (*Castor fiber*), le lièvre variable (*Lepus timidus*), le grand tétaras (*Tetrao urogallus*), le tétaras-lyre (*Tetrao tetrix*), et, exclusivement pour Grafjell, le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) (environ 0,1/km²).

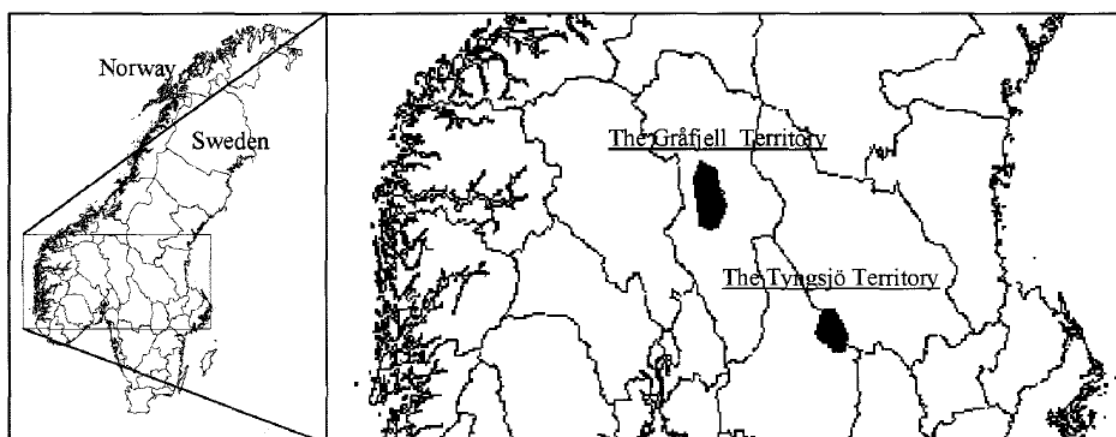


Figure 1. Les zones d'étude sur la péninsule Scandinave comprenant la Norvège et la Suède, avec un gros plan du territoire de Grafjell et de Tyngsjö pendant les hivers 2001 et 2002

METHODES

Capture des animaux étudiés

Nous avons utilisé la neige pour localiser les loups à capturer et nous avons utilisé des skis pour rechercher des traces dans les zones. Lorsque nous avons localisé la position approximative des loups, nous avons fait appel à un hélicoptère et à une équipe de capture pour suivre et localiser les animaux. Nous avons immobilisé les loups depuis les airs à l'aide d'un pistolet à fléchettes fonctionnant au CO₂ et d'une dose de 500 mg de tilétamine-zolazépam (Zoletil®, Virbac, Carros Cedex, France) ou d'une combinaison de 5 mg de médétomidine (Zalopine®, Orion Pharma Animal Health, Sollentuna, Suède) et de 250 mg

de kétamine (Narketan®, Chassot, Dublin, Irlande). Nous avons mesuré, pesé et marqué à l'oreille tous les loups capturés. Nous avons utilisé l'usure des dents et les caractéristiques corporelles pour déterminer l'âge des loups comme suit : louveteaux (<1 an), jeune (1-3 ans), adulte (4-7 ans) ou vieux (>8 ans). Nous avons équipé les loups d'un collier GPS (Simplex, Televilt International, Lindesberg, Suède) ou d'un collier radio VHF conventionnel (Telonics, Mesa, Ariz.).

Loups étudiés

Cette étude comprend des données recueillies auprès d'un couple de loups adultes (Grafjell) au cours de deux hivers (2000, 2001-2002) et d'une meute de loups (Tyngsjo, couple adulte et leurs 4 petits) au cours d'un hiver 2002. En février 2001, nous avons équipé le mâle adulte du territoire de Grafjell d'un collier GPS et la femelle d'un collier VHF conventionnel. En 2001, le couple s'est reproduit pour la première fois, mais il n'y a pas eu de signes confirmés de petits après novembre de la même année (Wabakken et al. 2002). En décembre 2001, nous avons capturé les deux loups à Grafjell et les avons équipés du même type de collier GPS. En janvier 2002, nous avons équipé la femelle adulte du territoire de Tyngsjoter d'un collier GPS, tandis que le mâle adulte portait un collier VHF.

Technologie GPS

Nous avons programmé les quatre colliers GPS pour le positionnement à des intervalles d'une heure pendant les périodes d'étude (Tableau 1) et de 2 à 6 positions par jour pendant le reste de l'année. Nous avons programmé les colliers GPS des deux adultes à Grafjell en 2002 avec un déplacement de 30 minutes pour le positionnement, de sorte qu'un total de 48 positions pouvait être reçu par jour. Les données enregistrées dans la mémoire interne 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 position [DOP]) ainsi que le nombre de satellites utilisés pour le positionnement (bidimensionnel ou tridimensionnel). Pendant toute la durée de l'étude, nous avons téléchargé les données chaque semaine (Grafjell) ou toutes les deux semaines (Tyngsjo) depuis le sol. Nous avons téléchargé les données sous forme de signaux codés en VHF à l'aide d'un récepteur VHF et d'un enregistreur de données (RX-900, Televilt International, Lindesberg, Suède) et d'une antenne portative. Les mêmes données pouvaient être téléchargées deux fois par jour pendant deux jours consécutifs. Pour maximiser le taux de réussite du téléchargement à distance, nous avons souvent utilisé plus d'un RX-900. La précision des positions GPS a été rapportée comme étant <20 mètres (Bowman et al. 2000, Rodgers 2001).

Grappes de positions GPS

Nous avons tracé les positions téléchargées dans un système de grille métrique à l'aide d'ArcView 3.2. (ESRI, Redlands, Calif.). Chaque position a été tamponnée avec un rayon fixe de 50 m (Grafjell) ou 100 m (Tyngsjo), et les tampons qui se chevauchaient ont été unifiés et définis comme des grappes avec un numéro de grappe unique. Nous avons donc défini un cluster par ≥ 2 positions avec une distance maximale de 100 m (Grafjell) ou 200 m (Tyngsjo), en nous basant sur l'hypothèse que les loups passent >1 heure sur de grandes proies (élan et chevreuil). Nous avons donc fusionné de nouveaux ensembles de données et répété la procédure de tampon avec cet ensemble de données croissant. Nous avons ensuite recherché intensivement sur le terrain tous les nouveaux groupes et les groupes élargis avec de nouvelles

positions pour les carcasses dans un rayon de 50 m (Gråfjell) ou de 100 m (Tyngsjo) autour des positions à l'aide d'un GPS portatif. En outre, nous avons sélectionné et visité au hasard 22% de toutes les positions individuelles sur le terrain.

Le temps moyen écoulé entre le positionnement GPS et la recherche de carcasses sur le terrain pour les mêmes positions était compris entre 1 et 14 jours. Cependant, si les loups se trouvaient à proximité (3-5 km), nous avons visité le groupe plus tard. S'il y avait des indications d'une proie récemment tuée lors de l'approche d'un groupe GPS, nous n'avons pas visité ce groupe avant au moins une semaine après le positionnement GPS afin de minimiser le dérangement des loups. Des exemples de telles indications étaient des traces fraîches de loups, un grand nombre de traces de charognards, des observations visuelles de corbeaux, ou des restes de proies fraîches.

Tableau 1. Dates et durée des périodes d'étude, nombre de loups dans les meutes, données du système de positionnement global et nombre de kilomètres parcourus par les loups sur la neige. Données recueillies au cours des deux hivers 2001 et 2002, dans le cadre d'études de terrain dans les territoires de Tyngsjo (Suède) et de Gråfjell (Norvège)

	Tyngsjö 2002	Gråfjell 2001	Gråfjell 2002 ^a	Total
Study period	31/1–24/4	12/2–22/4	10/12–21/4	
Length of study period (days)	84	70	133	287
Number of wolves in pack	6	2	2	
Total number of hourly GPS positions received	1,836	1,522	2,782	6,140
Success rate of GPS positions (%)	91.1%	91.2%	87.2%	89.8%
Number of clusters				
• Radius 25 m	222	183	336	741
• Radius 50 m	196	175	317	688
• Radius 100 m	188	165	269	622
Number of GPS position within clusters				
• Radius 25 m	1,200	986	1,859	4,045
• Radius 50 m	1,311	1,075	2,133	4,519
• Radius 100 m	1,439	1,220	2,364	5,023
Number of single positions	397	302	418	1,117
Number of single positions searched	64 ^b	62 ^c	118 ^c	244
Total number of positions searched	1,503	1,137	2,251	4,891
Length of snow tracking (km)	215	196	141	552

^a This table includes hourly GPS positions from the female only.

^b In addition to those searched within clusters using 100m radius.

^c In addition to those searched within clusters using 50m radius.

Pistage des loups dans la neige

Lorsque les conditions d'enneigement le permettaient, nous avons suivi les meutes de loups à pied, à ski ou, à quelques occasions, en motoneige. Nous avons enregistré la plupart des sessions de suivi à l'aide d'un GPS manuel afin de déterminer les positions GPS des animaux avec plus de précision par la suite dans un SIG. Nous avons localisé les carcasses trouvées pendant le pistage à l'aide d'un GPS manuel.

Caractéristiques des carcasses trouvées

Nous avons examiné toutes les carcasses trouvées sur le terrain afin d'identifier l'espèce, l'âge et le sexe des proies. Nous avons identifié l'espèce des carcasses d'ongulés trouvées à partir des poils et des restes squelettiques, tandis que la détermination du sexe a été faite par une inspection visuelle de l'organe reproducteur ou par la présence de bois ou de pédicules de bois. L'âge a été classé en juvénile (<1 an) ou adulte (≥1 an). Nous avons collecté des

mandibules et les avons utilisées pour déterminer l'âge en comptant les anneaux de cément de la première molaire (Markgren 1969). La proportion de biomasse comestible consommée a été estimée à 5% au maximum, en excluant le rumen, les tripes, les os et la peau (Promberger 1992). La date de la mort a été estimée sur la base de la proportion de biomasse comestible consommée, de l'état de décomposition et de l'emplacement de la carcasse par rapport aux conditions antérieures de neige et de température. Nous avons classé toutes les carcasses en 3 catégories différentes : **1**) proies tuées par le loup (sang frais et traces de morsure) ; **2**) proies probablement tuées par le loup (seulement des traces de loup) ; et **3**) autres carcasses (autres causes de mort connues ou loups tués avant la période d'étude).

Effet de l'intervalle de positionnement GPS et des rayons des grappes

Nous avons utilisé la procédure bootstrap (Krebs 1989) pour supprimer systématiquement des positions GPS et examiner l'effet sur le nombre de carcasses encore incluses dans les grappes de l'ensemble de données réduit. Les différents sous-ensembles de positions GPS contenaient 24, 12, 8, 6, 4, 3, 2 ou 1 position par jour. Nous avons répété tous les sous-échantillons de positions GPS horaires de manière à ce que toutes les positions soient représentées une fois pour chaque sous-échantillon. Ainsi, l'échantillon de 24 positions par jour n'a pu être utilisé qu'une seule fois, un échantillon de 12 positions par jour a donné lieu à 2 répliques (heures paires et impaires), un échantillon de 8 positions par jour à 3 répliques, et ainsi de suite. Pour chaque sous-ensemble de positions GPS et toutes les répétitions, nous avons utilisé 3 rayons tampons différents (25, 50 et 100 m) autour des positions GPS pour définir des groupes et identifier ensuite les carcasses tombant dans ces groupes. Pour chaque sous-échantillon et chaque rayon tampon, nous avons ensuite calculé la proportion de carcasses d'élan tombant dans les groupes. A Grafjell 2002, nous avons programmé les colliers GPS de la paire de loups pour qu'ils acquièrent 48 positions par jour (2 positions par heure et 24 positions/loup/jour). Cependant, comme le collier du mâle n'offrait qu'un taux de réussite de 50% pour le positionnement GPS pendant la période d'étude (c'est-à-dire une moyenne de 12 positions par jour), nous avons obtenu un total de 36 positions/jour. Enfin, nous avons calculé la proportion de carcasses trouvées en utilisant uniquement les positions horaires prises pendant la journée (08h00-19h00) ou la nuit (20h00-07h00).

Nous n'avons pas localisé tous les élan tués par des loups à l'intérieur des grappes et nous n'avons pas vérifié tous les postes individuels ou les itinéraires de déplacement sur le terrain, de sorte que nous avons estimé le nombre total d'élan tués sur des postes individuels comme suit :

$$TM_{\text{Single}} = NM_{\text{single}}/PS_{\text{searched}}$$

où : TM_{single} = nombre total estimé d'élan tués sur des positions individuelles, NM_{single} = nombre d'élan tués sur ou à proximité (<100 m) de positions individuelles, PS_{searched} = proportion de positions individuelles recherchées. Le nombre total d'élan tués pendant la période d'étude a été estimé comme suit :

$$T_{\text{moose}} = TM_{\text{cluster}} + TM_{\text{single}}$$

où : T_{moose} = nombre total estimé d'élan tués pendant l'étude et TM_{cluster} = nombre total d'élan tués sur les grappes.

Nous avons initialement construit des groupes basés sur un rayon de 50 m dans le territoire de Grafjell et de 100 m à Tyngsjo, de sorte que les positions GPS situées en dehors de ces groupes mais toujours incluses dans des groupes de 100 m de rayon (Grafjell-01 = 145, Grafjell-02 = 231) n'ont pas été visitées sur le terrain. Au lieu de cela, nous avons cherché 131 (35%) de ces positions pendant le suivi des loups dans la neige ou nous les avons vérifiées en tant que positions individuelles. Certaines des 245 (65%) positions GPS restantes auraient pu produire des carcasses non détectées, mais la présence d'une carcasse d'élan était généralement évidente à des distances >100 m de la position réelle de la carcasse en raison de la présence de corbeaux (*Corvus corax*), de nombreuses traces de loups et de charognards, et de restes de proies éparpillés. Par conséquent, nous avons considéré qu'il était moins probable qu'une carcasse soit restée indétectée à une distance de 100-200 m des positions recherchées sur le terrain, au moins pour les grandes espèces de proies telles que l'élan.

Simulation de la détection aérienne des loups tués

Pour simuler la méthode de recherche aérienne des loups tués, nous avons calculé la proportion de positions GPS diurnes trouvées à une certaine distance des carcasses d'élans tués par des loups ($n = 55$). L'heure de la journée est égale aux positions GPS prises entre 09h00 et 16h00 (c'est-à-dire l'heure approximativement égale à la pleine lumière du jour). Nous avons calculé la proportion de positions situées à différentes distances de la carcasse tuée par le loup, du premier au troisième jour après l'heure estimée de la mise à mort (la plupart des mises à mort ont eu lieu pendant la nuit). Nous avons utilisé trois distances tampons, ou rayons de recherche, (0,5, 1,0 et 2,0 km) pour le calcul. Nous avons supposé qu'elles représentaient la zone maximale (0,78 km², 3-14 km², et 12,57 km², respectivement) qui pouvait être recherchée efficacement à partir d'un avion en fonction du type de couverture forestière et du nombre d'heures consacrées à la recherche d'élans tués. Ainsi, dans une zone densément boisée, il faudrait au moins 0,5 heure pour effectuer une recherche aérienne sur une zone équivalente à un rayon de 0,5 km autour des loups. La recherche d'une zone équivalente à un rayon de 2,0 km autour des loups dans un pays relativement ouvert (par exemple, contenant des tourbières, des coupes à blanc, des lacs) serait possible en 1 à 2 heures, mais prendrait probablement 5 à 8 heures dans une zone densément boisée.

Méthodes statistiques

Nous avons utilisé la régression logistique (Hosmer et Lemenshow 1989) dans SAS 8.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) pour estimer la proportion de carcasses détectées sur la base 1) du nombre de positions GPS utilisées par jour de 24 heures, et 2) du rayon tampon utilisé pour définir les groupes. Nous avons utilisé le test unilatéral de Wilcoxon pour tester la différence entre le nombre de proies incluses dans les groupes pendant le jour et la nuit. Nous avons considéré que les résultats étaient significatifs à un niveau alpha de $P < 0,05$.

RESULTATS

Données de positionnement GPS

Au total, nous avons étudié intensivement les loups munis de colliers GPS à Grafjell et Tyngsjo pendant 287 jours, ce qui nous a permis d'obtenir 6 140 positions GPS horaires (Tableau 1). La proportion de positions 3D dans les territoires était en moyenne de 57,0% (intervalle = 52,1-62,1%), tandis que le taux de réussite combiné des positions GPS au cours

de la période d'étude était en moyenne de 89-8% (intervalle = 87,2-91,2%). Le nombre moyen de positions quotidiennes était de $21,8 \pm 2,3$ (moyenne \pm écart-type, $n = 84$, écart = 10-24) pour Tyngsjo ; $22,0 \pm 1,5$ (écart-type moyen, $n = 70$, écart = 14-23) pour Grafjell 2001, et $20,9 \pm 2,7$ (écart-type moyen, $n = 133$, écart = 12-24) pour Grafjell 2002.

Sur le nombre total de postes reçus, 4 045-5 023 (65,9-81,8%) ont été classés comme appartenant à des grappes en fonction du rayon utilisé pour définir les grappes, ce qui a permis de classer 622-741 grappes (Tableau 1). Nous avons recherché toutes les positions à l'intérieur des grappes de 25 m et 50 m de rayon sur le terrain, ainsi que toutes les positions à l'intérieur des grappes de 100 m de rayon sur le territoire de Tyngsjo. Nous avons vérifié 244 autres (22%) positions individuelles (Tableau 1) au cours du suivi des loups dans la neige. Dans les 2 territoires de loups, nous avons suivi les traces des loups sur un total de 552 km.

Nombre et type de proies trouvées

Au total, nous avons trouvé 106 carcasses d'élans et 6 carcasses de chevreuils pendant le travail de terrain. Parmi ceux-ci, nous avons classé 60 élans et 4 chevreuils comme tués par des loups et 8 autres élans comme probablement tués par des loups au cours de la période d'étude. Sur les 68 élans tués ou probablement tués par des loups au cours de la période d'étude, 46 étaient des faons, 20 des adultes et 2 étaient d'âge inconnu. D'autres restes de proies détectés dans les groupes GPS comprenaient 1 renard roux (*Vulpes vulpes*) et 2 castors.

Estimation du nombre réel d'élans tués

Malgré notre succès à obtenir des localisations à partir des émetteurs GPS, nous avons trouvé 9 sur 68 (13,2%) en dehors des grappes GPS pendant le travail sur le terrain. Même avec un horaire de positionnement de 24 positions par jour et une zone tampon de 200 m utilisée pour la classification des grappes, nous n'avons identifié que 63 (93%) du nombre total d'élans trouvés et classés comme tués par des loups. Le fait que seulement 21-28% de toutes les positions individuelles ont été vérifiées sur le terrain au cours des deux hivers d'étude à Grafjell (Tableau 1) et que seulement un petit pourcentage (environ 5-14%) des itinéraires de déplacement des loups ont été suivis dans la neige, suggère que notre récupération des pré-carcasses n'a pas été entièrement réussie. Ainsi, en supposant que les 9 élans trouvés sur des positions uniques étaient un échantillon représentatif du nombre total d'élans tués, le nombre d'élans non détectés aurait pu être aussi élevé que 28. Cependant, l'étude détaillée des 9 élans tués par des loups et trouvés à moins de 100 m ($n = 5$) ou à proximité (min = 108 m, max = 279 m, $n = 4$) des positions individuelles a révélé des explications causales pour 6 d'entre eux qui n'ont pas été inclus dans les grappes. Il s'agit probablement de cas particuliers où les loups ont passé moins de temps que la moyenne sur une carcasse en raison du dérangement par les gens et avaient une plus grande probabilité d'être découverts ($n = 5$) ou lorsque des positions GPS manquantes ont pu empêcher l'identification des grappes ($n = 1$). Ainsi, le nombre réel d'élans tués par les loups mais non retrouvés était probablement plus proche de 11(3/0,22-3) que de 28.

Estimation des taux de prédation en fonction de l'intervalle de positionnement et du rayon des grappes

La proportion du nombre total d'ongulés tués par les loups (élaus et chevreuils) inclus dans les grappes dépendait fortement du nombre de positions par jour ($df = 1$, $F = 130,2$, $P < 0,0001$) et du rayon utilisé pour définir un ensemble de positions GPS agrégées dans l'espace en tant que grappe ($df = 2$, $F = 16,7$, $P < 0,0001$). Un plus grand nombre de positions par jour et un plus grand rayon utilisé pour définir les grappes étaient tous deux fortement associés à une plus grande proportion d'animaux tués inclus dans les grappes pour les trois territoires (Figure 2).

Effet de l'intervalle de positionnement

L'utilisation d'un intervalle de positionnement d'une heure (24 positions par jour) et d'un rayon tampon de 100 m pour la définition des grappes a permis d'inclure 87% de toutes les carcasses d'élaus ($n = 68$) dans une grappe (Figure 2). En réduisant le taux de positionnement à 1 position toutes les deux heures (12 positions par jour), 76% des carcasses ont pu être incluses, tandis qu'une réduction supplémentaire de 50% du taux de positionnement (6 positions par jour) a permis d'inclure seulement 58% de toutes les carcasses dans n'importe quel groupe. Si un programme de programmation de 1 position par jour avait été utilisé, pas plus de 10% des carcasses d'élaus auraient été détectées (Figure 2). A Grafjell 2002, nous avons équipé les deux loups adultes d'un collier GPS, ce qui nous a permis d'obtenir 12 positions supplémentaires par jour. Une analyse utilisant toutes les positions des deux animaux adultes pendant la période d'étude (36 positions/jour) et un rayon tampon de 100 m pour définir les groupes a permis d'augmenter le nombre d'animaux tués inclus dans un groupe de 27 (84%) à 29 (91%) pour ce territoire et cette année.

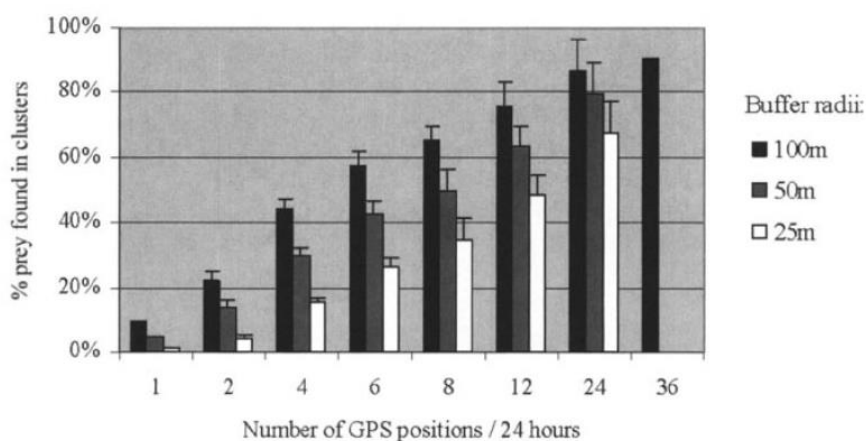


Figure 2. Proportion (%) et 95% C.I. de proies tuées par des loups trouvées à différents intervalles de positionnement GPS et à différents rayons utilisés pour définir des agrégations spatiales de positions en tant que clusters pour les trois territoires de loups à Tyngsjo (Suède) et Grafjell (Norvège) au cours des hivers 2001 et 2002. Les analyses des données basées sur 36 positions GPS par jour n'ont été possibles qu'à Grafjell au cours de l'hiver 2002

Effet du rayon pour la définition des grappes

L'utilisation du même intervalle de positionnement (24 positions/jour) mais de différents rayons tampons pour la définition des grappes a entraîné une augmentation moyenne de 68% à 79% de toutes les carcasses d'élaus potentiellement incluses lorsque le rayon est passé de 25 à 50 m et de 87% des carcasses potentiellement détectées lorsque le rayon a été porté à 100 m (Figure 2). Afin d'étudier plus en détail l'impact du rayon tampon pour la définition des grappes, nous avons restreint cette comparaison à l'option de positionnement la plus

intensive (24 positions/jour) et augmenté le rayon tampon pour la définition des grappes à 200 m. Dans ce cas, 93% de tous les élan tués ont été inclus dans n'importe quelle grappe. Cependant, cette augmentation du rayon utilisé pour définir les grappes a eu pour conséquence qu'une plus grande proportion de toutes les positions GPS reçues a été incluse dans les grappes (100 m : 81,2% ; 200 m : 89,3%), ce qui, à son tour, signifiait que 461 positions GPS supplémentaires devaient être recherchées sur le terrain.

Effet de l'heure de positionnement pendant la journée

Une proportion qualitativement plus élevée de proies tuées a été incluse dans les groupes (rayon tampon de 100 m) basés sur les positions nocturnes (20h00-07h00) que sur les positions diurnes (08h00-19h00) ($Z = -1,60$, $P = 0,055$). Les groupes construits à partir des positions GPS nocturnes ($n = 12$) ont détecté en moyenne 78% de toutes les carcasses dans les 3 territoires, alors que l'ensemble des positions GPS de 12 heures prises pendant la journée n'incluait que 41% des carcasses.

Simulation de la détection aérienne des proies tuées par les loups

Nous avons pu estimer le moment de la mise à mort à l'heure la plus proche pour 81% des élan tués ($n = 55$) en combinant les analyses détaillées des positions GPS avec les examens des proies tuées sur le terrain. En se basant sur la simulation de la recherche aérienne, la probabilité de trouver un élan tué dans un rayon de 0,5 km de toute position GPS prise pendant la journée le premier jour après la prédation était en moyenne de 24% pour les 3 territoires de loups, alors que la probabilité de trouver la même carcasse dans un rayon de 1,0 et 2,0 km le même jour était de 34% et 45%, respectivement (Figure 3). **Le deuxième et le troisième jour après la prédation d'un élan, la probabilité de trouver la carcasse était encore plus faible et ne dépassait pas 16% pour les 3 distances tampons utilisées.**

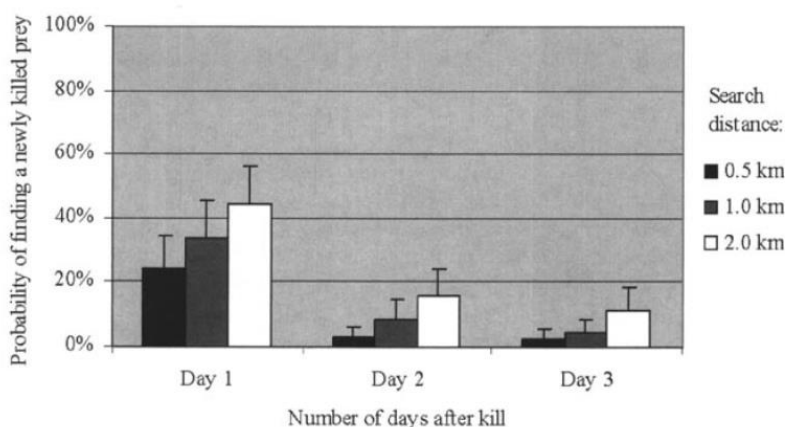


Figure 3. Probabilité (%) et IC à 95 % de trouver une carcasse d'élan récemment tué à différentes distances (0,5-2,0 km) des loups lors d'une recherche aérienne de jour (0900-1600 heures) 1-3 jours après l'heure réelle de la prédation pour les trois territoires de loups à Tyngsjo (Suède) et Grafjell (Norvège) au cours des hivers 2001 et 2002

Taux de prédation (*Kill rate*)

Nous avons trouvé un total de 68 élan pendant les 287 jours de l'étude pour les 3 territoires de loups. Ce résultat donne un taux de prédation moyen estimé entre 4,2 (loup tué + loup probablement tué) et 4,8 (loup tué seulement) jours par élan tué. Cependant, comme nos résultats indiquent que nous n'avons pas trouvé tous les élan tués par les loups pendant la période d'étude, ce résultat doit être considéré comme une estimation minimale du taux de prédation réel. Si nous supposons que 11 autres élan (en supposant que 6 des 9 élan trouvés

près des positions uniques étaient des cas spéciaux et ne devraient pas être inclus dans le calcul du nombre total d'élans tués) ont été tués mais n'ont pas été retrouvés pendant la période d'étude, cela donne un intervalle moyen corrigé de 3,6-4,0 jours par élan tué.

DISCUSSION

Nombre de positions nécessaires par jour

Nos résultats ne confirment pas l'hypothèse selon laquelle les loups passent régulièrement plus de 24 heures autour de grands animaux tués comme les élans (Peterson et al. 1984, Messier et Crete 1985, Ballard et al. 1987, Hayes et al. 1991). Il est clair que certains des élans tués ont été abandonnés quelques heures après l'heure réelle de la mise à mort. De plus, les périodes d'alimentation ont souvent été passées à des distances >2 km du site de mise à mort (P. Wabakken, Hedmark University College, Norvège, données non publiées). Par conséquent, un programme de positionnement GPS de >1 position par heure a été nécessaire pour trouver la majorité (87-100%) des grandes proies (élans) tuées pendant la période d'étude en hiver, alors que pour les plus petites espèces d'ongulés (chevreuils), la proportion de tués retrouvés pendant la période d'étude était probablement beaucoup plus faible. La mobilité des loups en Scandinavie autour des proies tuées semble différer du modèle général décrit en Amérique du Nord (Mech 1970, Peterson et al. 1984, Messier et Crete 1985, Ballard et al. 1987). Nous en concluons que le comportement alimentaire des loups en Scandinavie diffère de celui des loups s'attaquant aux élans et vivant à la même latitude en Amérique du Nord, ou bien que les estimations des taux de prédation des loups sur les élans ont été sous-estimées dans les études nord-Américaines antérieures, ou encore une combinaison des deux.

Toutes les carcasses d'élans ont-elles été retrouvées ?

Bien que nous ayons utilisé un programme intensif de positionnement GPS programmé pour localiser les loups toutes les heures pendant la période d'étude, seulement 87% des carcasses d'élans ont été trouvées à moins de 100 m de n'importe quelle position au sein des grappes et ont donc été classées comme détectées dans les analyses SIG. Cependant, la majorité des élans trouvés sur ou à proximité de positions uniques ont été considérés comme des cas particuliers pour lesquels nous avons une plus grande probabilité de découvrir des carcasses en raison de l'emplacement réel de la prédation (à proximité de l'activité humaine). Ceci a été corroboré par le fait que nous n'avons trouvé que 2 élans de plus (91%) (inclus dans les grappes GPS) à Grafjell pendant l'hiver 2001-2002 lorsque 12 positions GPS supplémentaires par jour du loup mâle adulte ont été incluses. Clairement, la perturbation de l'activité humaine était un facteur stochastique qui pouvait affecter le nombre estimé d'élans tués mais qui n'a pas été trouvé en utilisant la technique GPS-SIG utilisée dans cette étude.

Temps passé à proximité des proies tuées

Le temps total (y compris les revisites) que les loups ont passé à l'intérieur des grappes de proies d'un rayon de 200 m variait considérablement mais était en moyenne de 30 heures (30 positions GPS) ou 1,25 jours et était similaire entre les territoires. Un temps total de 1,25 jours à proximité de leurs proies tuées représentait environ 10-70% du temps moyen de manipulation rapporté pour les loups s'attaquant aux élans en Amérique du Nord (Fuller et Keith 1980 ; Messier et Crete 1985 ; Ballard et al. 1987, 1997 ; Hayes et al. 2000). De plus, le temps de manipulation était généralement plus long dans les petites meutes que dans les

grandes (Messier et Crete 1985, Ballard et al. 1987). La taille moyenne des meutes dans notre étude était faible (3,3) par rapport aux études mentionnées ci-dessus (fourchette : 4,5-11,0).

La méthode de recherche aérienne

Cette étude indique que la méthode de recherche aérienne n'est pas une méthode fiable pour localiser des loups fraîchement tués et pour estimer le taux de prédation sur de grandes espèces de proies telles que l'élan. En Amérique du Nord, les données sur les taux de prédation ont généralement été enregistrées par des observations quotidiennes ou biquotidiennes de loups munis de colliers radio et de loups tués à partir d'avions (Messier et Crete 1985 ; Ballard et al. 1987, 1997 ; Thurber et Peterson 1993 ; Hayes et al. 2000). La précision de cette méthode devrait dépendre fortement de la visibilité des loups et de leurs animaux tués ainsi que du temps passé par les loups à proximité de leurs animaux tués. Notre simulation de la méthode de recherche aérienne communément utilisée en Amérique du Nord (Messier et Crete 1985 ; Ballard et al. 1987, 1997 ; Thurber et Peterson 1993 ; Hayes et al. 2000) a indiqué que cette méthode aurait dû sous-estimer le nombre d'élans tués dans notre zone d'étude de >60%. **Premièrement**, les loups ont montré une mobilité relativement élevée autour des proies tuées, et la probabilité de localiser des loups dans un rayon de 500 m autour de la proie tuée le premier jour après la mise à mort était inférieure à 25%. **Deuxièmement**, les loups ont montré une forte tendance à l'alimentation nocturne, passant une plus grande proportion de leur temps près des proies tuées pendant la période sombre de la journée (lorsque la recherche aérienne n'est pas possible) que pendant la journée (P. Wabakken et al., University College, Norvège, données non publiées). **Troisièmement**, comme dans certaines populations de loups en Amérique du Nord (Fuller 1989), la couverture forestière (par exemple les espèces de conifères) peut être plus dense dans le centre et le sud de la Scandinavie, ce qui limite effectivement la possibilité de détecter depuis les airs à la fois les loups et les proies tuées. Ce dernier point a été illustré par l'utilisation, dans les analyses, de différentes distances de tampon autour des positions GPS prises pendant la journée. Un couvert forestier localement dense limite également la possibilité d'une enquête aérienne permettant de suivre les loups jusqu'à leur dernière carcasse.

En plus de l'observation aérienne quotidienne des loups radio-équipés, plusieurs études en Amérique du Nord rapportent également des recherches de carcasses d'ongulés dans la zone proche des loups (Peterson et al. 1984), des retours en arrière de loups vers des lieux précédents et le suivi de pistes de loups pour localiser les animaux tués quand cela est possible (Ballard et al. 1987, 1997 ; Thurber et Peterson 1993 ; Dale et al. 1995 ; Hayes et al. 2000). Dale et al. (1995), qui ont étudié la prédation des loups sur les élans et les caribous dans le centre de l'Alaska en localisant les loups à partir d'un avion une ou deux fois par jour, ont trouvé 39% de toutes les proies en remontant les loups entre les localisations successives et ont conclu que les loups s'arrêtaient fréquemment loin des carcasses de caribous (*Rangifer tarandus*). Fuller (1989) rapporte que les taux de prédation des loups s'attaquant aux cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) dans le centre-nord du Minnesota « étaient sous-estimés d'au moins 50% si les meutes n'étaient localisées qu'une seule fois par jour ». **Cela s'explique par le fait que les meutes de loups sont restées en moyenne moins de 12 heures sur un cerf tué.** Contrairement à nos résultats, (Fuller 1989) a conclu que cela était dû au fait que les cerfs ne font qu'un sixième de la taille d'un orignal et qu'une localisation par jour devrait être suffisante pour documenter les taux de prédation des élans. Par rapport au centre-sud de la Scandinavie, les conditions d'habitat pour la détection des ongulés tués par les loups à partir d'un avion

peuvent être meilleures dans de nombreuses régions d'Amérique du Nord où l'original est la principale espèce proie. Ainsi, la méthode de recherche aérienne utilisée pour estimer les taux de prédation sur les orignaux peut encore être adéquate dans de nombreuses conditions nord-Américaines, mais n'est apparemment pas applicable aux habitats forestiers des loups en Scandinavie.

Nos données ont également révélé que les loups passaient plus de temps près des proies tuées la nuit que le jour. Un modèle d'activité nocturne a également été montré pour les loups Italiens et Ibériques et a été suggéré comme une adaptation comportementale pour éviter les rencontres avec les humains (Vila et al. 1995 ; Ciucci et al. 1997). Cependant, les loups d'Amérique du Nord ont été signalés comme étant actifs à tout moment de la journée en hiver et comme ayant un modèle d'activité nocturne moins prononcé (Mech 1970, 1992 ; Peterson et al. 1984 ; Kunkel et al. 1991). Sur l'île Royale, les loups se déplaçaient régulièrement, chassaient et tuaient des orignaux tout au long de la journée (Mech 1970). En Alaska, les loups se déplaçaient pendant 50% des observations quotidiennes (Peterson et al. 1984), alors que les loups du Minnesota se déplaçaient, se nourrissaient ou montraient d'autres types d'activité pendant 65% des observations quotidiennes (Mech 1992). Bien que les données sur le comportement alimentaire et le rythme d'activité quotidien ne puissent être comparées directement entre les études, nos résultats indiquent que le schéma d'activité des loups Scandinaves (manipulation et alimentation des proies) peut être plus similaire à celui des loups du sud de l'Europe qu'à celui des loups d'Amérique du Nord. Ceci est surprenant car, comparé aux conditions de l'habitat méditerranéen du sud de l'Europe, les conditions climatiques, les caractéristiques de la forêt boréale et la taille des principales espèces de proies sur la péninsule Scandinave sont plus similaires ou presque identiques à de nombreux écosystèmes de loups et d'orignaux en Amérique du Nord. Nous concluons qu'un modèle de prédation nocturne peut entraîner une grave sous-estimation des taux de prédation si le temps de manipulation est court et si une étude quotidienne à partir d'un avion sans suivi au sol est utilisée pour trouver les proies tuées.

Taux de prédation des loups Scandinaves

Nos résultats montrent que le taux de prédation, mesuré comme l'intervalle quotidien moyen entre les élan tués par les loups pendant l'hiver, était élevé et atteignait en moyenne près de 2 élan tués par semaine et par meute. Ce résultat est généralement plus élevé (30-110%) que les taux de prédation rapportés sur les orignaux d'Amérique du Nord (Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987, 1997 ; Thurber et Peterson 1993, Messier 1994 ; Hayes et al. 2000). Les taux de prédation plus élevés observés dans cette étude peuvent en partie s'expliquer par des différences méthodologiques dans la détection des élan tués par les loups suite à l'application de la technologie GPS moderne en combinaison avec les analyses GIS.

Raisons pour lesquelles le temps de manipulation est court et le taux de prédation élevé

Outre les différences méthodologiques potentielles, les loups de Scandinavie peuvent avoir un comportement alimentaire différent de celui des loups d'Amérique du Nord. Au moins trois explications différentes peuvent être invoquées pour expliquer cette variation comportementale.

Tout d'abord, la densité des élan en Scandinavie est généralement plus élevée (0,5-1,5 km²) qu'en Amérique du Nord (0,1-0,8 par km², Messier 1994). Ainsi, les loups de Scandinavie

peuvent rencontrer des élan plus souvent que dans la plupart des populations d'Amérique du Nord. Un **taux de rencontre** plus élevé peut se traduire par un taux de prédation plus élevé, selon le type de **réponse fonctionnelle** du loup à la densité d'élan.

Deuxièmement, un système de routes forestières dense combiné à une densité de population humaine plus élevée se traduit par une plus grande accessibilité humaine aux zones de loups en Scandinavie par rapport à l'Amérique du Nord. La densité des routes forestières dans les deux territoires de loups était de 1,0 et 1,2 km de route/km² (Geographic Sweden Data 2003). Cette densité est bien supérieure à celle de la plupart des populations de loups en Amérique du Nord. Fuller (1989) a rapporté dans le centre-nord du Minnesota que la densité des routes était plus élevée dans les zones où les loups étaient morts de causes liées à l'homme que dans les zones où les loups étaient morts de conflits intraspécifiques et de maladies. Dans cette étude, 80% de la mortalité était due à l'homme et aucun territoire à loups n'avait une densité de routes > 0,72 km/km². En Scandinavie, la majorité (>70%) de la mortalité des loups est d'origine humaine (Wabakken et al. 2001, Linder et al. 2003) et est dominée par le braconnage, les accidents de la route ou l'abattage légal des loups à problèmes. Par conséquent, le fait de se reposer loin des proies tuées est peut-être une stratégie adaptée par les loups pour minimiser les rencontres avec les humains en Scandinavie.

Troisièmement, et c'est peut-être le plus important, en raison d'une longue histoire de densité faible ou presque nulle de loups (Haglund 1965, Wabakken et al. 2001), la majorité des élan en Scandinavie peut actuellement être considérée comme une proie naïve pour les loups (Berger et al. 2001). Cela signifie que les élan Scandinaves peuvent ne pas être familiers avec les loups et donc ne pas adopter un comportement approprié pour réduire la prédation, ce qui les rend relativement faciles à tuer en comparaison avec les originaux d'Amérique du Nord. **Un certain nombre d'études ont montré que l'utilisation par les loups des ongulés tués était moindre lorsque la proie était facile à tuer** (Bjarvall et Nilsson 1976, Carbyn 1983, Bobek et al. 1992, DelGuidice 1998). En fait, nous avons trouvé qu'en moyenne seulement 70% de la biomasse totale disponible des élan tués par des loups dans cette étude était consommée à la date de détection, qui était généralement de 1 à 2 semaines après la mise à mort. En outre, la population de loups qui s'est rétablie en Scandinavie était encore à une densité très faible, la plupart des territoires de loups n'étant pas limitrophes d'autres territoires (Wabakken et al. 2001, 2002). **Il y a donc peu de risques que des loups voisins pénètrent dans des territoires permanents et consomment des proies tuées par les loups résidents. Par conséquent, les loups territoriaux n'ont pas besoin de rester à proximité des proies tuées et de les défendre contre les loups intrus.**

Généralité des résultats

Bien que cette étude ait fourni une taille d'échantillon plutôt petite (2 territoires, 4 loups reproducteurs et 3 hivers d'étude), nous avons étudié 13% du nombre annuel de meutes et de couples de loups enregistrés dans la population (Wabakken et al. 2002). Le radiotracking intensif en hiver et en été d'autres individus, y compris l'utilisation de colliers VHF traditionnels, soutient le modèle de comportement trouvé dans cette étude (H. Sand, Grimso Wildlife Research Station, données non publiées). Par conséquent, en général, nous pensons que les résultats présentés dans cet article sont représentatifs des loups Scandinaves se nourrissant principalement d'élan dans des zones où les ratios élan/chevreuils sont relativement élevés, comme c'est le cas dans cette étude.

Conclusions et conséquences pour les recherches futures

Bien que nous ayons utilisé un calendrier intensif de programmation GPS avec des positions horaires tout au long de l'hiver, la méthode GPS-SIG n'a pas été en mesure d'identifier tous les sites de prédation de proies plus importantes (élan). La raison principale de ce résultat semble être une grande variation dans le temps passé par les loups près des sites de prédation et est probablement due à plusieurs facteurs, tels que les perturbations humaines, l'abattage excessif et (dans au moins un cas) des positions GPS manquantes. **Afin d'améliorer la précision des taux de prédation des loups sur les élan et les chevreuils en Scandinavie, il est nécessaire d'adopter un calendrier de programmation encore plus intensif.** Toutefois, cette option réduira la durée de vie des colliers GPS. Une autre solution consiste à utiliser un rayon plus long (>100 m) pour définir les groupes de localisation, ou à vérifier toutes les positions GPS sur le terrain. Cette dernière option augmentera considérablement l'ampleur du travail sur le terrain. Une troisième stratégie consisterait à programmer les positions de manière plus intensive la nuit que le jour. L'option à utiliser doit être décidée par le chercheur en fonction du type de questions de recherche et des ressources disponibles pour la capture, le changement des colliers et le travail sur le terrain. Pour estimer le taux de prédation de proies plus importantes telles que l'élan dans d'autres populations de loups, nous recommandons d'utiliser initialement un programme de positionnement intensif, avec 1 position toutes les 30 minutes, ou au moins 1 par heure, et que toutes les positions soient recherchées sur le terrain. Par la suite, les résultats devraient être évalués en ce qui concerne la distance tampon et le calendrier de positionnement comme base pour d'autres études sur le terrain. **Pour les études sur les taux de prédation des loups sur les espèces de proies plus petites que l'élan (comme les cerfs), un programme de positionnement encore plus intensif devrait être envisagé car le temps de manipulation est susceptible de diminuer avec la taille de l'espèce de proie.** Enfin, l'application la plus importante de cette étude pourrait être d'affiner les modèles de prédation de la **réponse fonctionnelle** des grands prédateurs et de leurs proies.