

Effets de la taille du groupe de chasse, de l'épaisseur de la neige et de l'âge sur le succès de la chasse à l'élan par les loups



ELSEVIER

ANIMAL BEHAVIOUR, 2006, 72, 781–789
doi:10.1016/j.anbehav.2005.11.030

Available online at www.sciencedirect.com






Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose

HÅKAN SAND*, CAMILLA WIKENROS*, PETTER WABAKKEN† & OLOF LIBERG*

*Grimsö Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences

†Department of Forestry and Wildlife Management, Hedmark University College

Résumé

Afin d'étudier les facteurs importants pour le succès des loups, *Canis lupus*, dans la chasse à l'élan, *Alces alces*, nous avons analysé les données de plus de 4000 km de suivi des loups dans la neige pendant les années 1998 à 2003 en Scandinavie. Nous avons utilisé deux méthodes pour estimer le succès de la chasse pour 17 territoires de loups à partir de 185 observations d'attaques de loups sur des élan. Nous avons utilisé un ensemble de données plus petit ($N = 142$) pour examiner l'effet de l'âge des loups reproducteurs, de la taille du groupe de chasse, de l'épaisseur de la neige et de la densité des élan sur le succès de la chasse. La régression logistique multiple a montré que l'âge des mâles reproducteurs était la seule variable significativement liée au succès de la chasse, avec un maximum de succès de chasse à 4,5-5,5+ ans. Nous avons également étudié la sélection des proies par des loups adultes munis de colliers radio au cours d'hivers successifs dans deux meutes de loups qui ont perdu l'un des loups reproducteurs. Alors que les femelles adultes survivantes se sont tournées vers les chevreuils, *Capreolus capreolus*, le mâle adulte survivant a continué à sélectionner principalement les élan. Nos résultats suggèrent que l'effet positif de l'âge du mâle sur le succès de la chasse reflète à la fois une plus grande expérience de l'attaque des proies et peut-être la plus grande taille des loups mâles adultes (25 à 30%) par rapport aux loups femelles adultes.

INTRODUCTION

Les premières théories sur les prédateurs et les proies prédisaient que le taux de prédation individuel du prédateur dépendrait exclusivement des changements dans la densité des proies (Lotka 1925 ; Volterra 1926). Plus tard, il a été reconnu que d'autres facteurs, y compris le comportement des prédateurs et des proies, sont des déterminants importants du taux de prédation individuel (Holling 1959 ; Taylor 1984). Ces développements de la théorie ont été soutenus par des études empiriques, y compris des études sur les systèmes de loups et des ongulés où l'on a trouvé une grande variation dans les taux de prédation individuel à la fois à l'intérieur (Hayes et al. 2000 ; Vucetich et al. 2002) et entre les populations de loups, *Canis lupus* (Messier 1994). Parmi les populations de loups et d'orignaux à travers l'Amérique du Nord, la variation interpopulationnelle du taux de prédation individuel a varié de 10 fois, mais seulement 53% ont pu être attribués à la variation de la densité d'orignaux, *Alces alces*

(Messier 1994). Une étude à long terme à l'Isle Royale, au Michigan, aux Etats-Unis, a montré qu'un tiers de la variation des taux de prédation des loups pouvait être expliqué par la densité des prédateurs, ou par les ratios prédateurs/proies, et 10 à 15% par les variations interannuelles du climat hivernal (Vucetich et al. 2002).

Une composante comportementale importante des taux de prédation des grands carnivores est le succès de la chasse parmi les individus ou les groupes de carnivores. De nombreux facteurs liés aux proies peuvent affecter le succès de la chasse, tels que l'espèce de la proie, la structure d'âge et de sexe de la population de proies, et la taille du groupe de proies (Chrisler 1956 ; Van Orsdol 1984 ; Fanshawe & FitzGibbon 1993 ; Fuller & Kat 1993 ; Stander & Albon 1993 ; Funston et al. 2001 ; Mech & Peterson 2003). Les facteurs environnementaux tels que la saison, le type d'habitat et les caractéristiques météorologiques se sont également avérés importants pour le succès de la chasse, et donc pour les taux de prédation des espèces de carnivores (Kruuk 1972 ; Stander & Albon 1993 ; Funston et al. 2001 ; Mech et al. 1971, 1991, 2001 ; Hebblewhite et al. 2002 ; Mech & Peterson 2004).

Le succès de chasse peut également être lié aux caractéristiques individuelles du prédateur. Selon Holekamp et al. (1997), le succès de chasse augmente avec l'âge chez les mâles et les femelles parmi les hyènes tachetées, *Crocuta crocuta*, alors que la taille du groupe de chasse est importante pour le succès de chasse chez les lions d'Afrique, *Panthera leo* (Stander & Albon 1993 ; Funston et al. 2001) et chez les chiens sauvages d'Afrique, *Lyacon pictus* (Fanshawe & FitzGibbon 1993 ; Creel & Creel 1995). Les estimations du succès de chasse et les facteurs importants pour celui-ci ont attiré beaucoup moins d'attention que les estimations des taux de prédation, probablement en raison des difficultés d'observation et de collecte de données sur le comportement de chasse des carnivores vivant dans la forêt tels que le loup. Une explication de l'importante variation intra- et inter meute trouvée dans les taux de prédation dans les systèmes loup-orignal pourrait être la variation des facteurs liés aux prédateurs affectant directement le succès de la chasse, et finalement le taux de prédation, de la meute.

Nous avons utilisé les traces dans la neige durant l'hiver pour estimer le succès des loups Scandinaves chassant l'élan, leur principale proie, en termes de nombre d'attaques réussies et d'attaques ratées. Nous avons examiné les effets des caractéristiques individuelles, de la meute et de l'environnement en corrélant l'âge du couple reproducteur, la taille du groupe de chasse, la profondeur de la neige et la densité des élan avec la variation du succès de la chasse au sein d'une meute de loups et entre les meutes.

MÉTHODES

Zone d'étude, populations de proies et de prédateurs

La Suède et la Norvège constituent ensemble la péninsule scandinave de 837 000 km², ci-après dénommée Scandinavie (55°-72°N, 5°-31°E). La forêt boréale de conifères et les zones alpines couvrent plus de 75% de la péninsule.

Capture des animaux d'étude

Pour les besoins de cette étude, nous avons capturé 10 loups (neuf adultes et un jeune de 8 mois) depuis un hélicoptère dans cinq territoires, entre décembre 1998 et février 2002. Nous avons utilisé la neige pour rechercher des pistes dans les zones et pour localiser les loups à

capturer. Les loups ont été poursuivis en moyenne pendant 1 à 3 minutes (intervalle 0,5 à 10 minutes), et si le départ n'était pas possible dans les 10 minutes, la poursuite était interrompue. Les distances de poursuite n'ont pas été mesurées régulièrement, mais on estime qu'elles sont en moyenne de 1 à 2 km et qu'elles ne dépassent jamais 5 km. Cette procédure avec des temps de poursuite relativement courts a minimisé le stress des loups pendant l'immobilisation, et un stress sévère avec des effets secondaires physiologiques (hyperthermie) n'a pas été observé. Nous avons immobilisé les loups depuis l'air avec un pistolet à fléchettes alimenté au CO₂ et une dose de 500 mg de tilamine-zolazépam (Zoletil, Virbac, Carros, France), ou une combinaison de 5 mg de médétomidine (Zalopine, Orion Pharma Animal Health, Sollentuna, Suède) et de 250 mg de kétamine (Narketan, Chassot, Dublin, Irlande). **D'autres méthodes de capture, telles que les pièges à pattes, n'ont pas été envisagées car elles n'étaient pas autorisées par les autorités.** Nous avons mesuré, pesé et marqué les oreilles (étiquettes en plastique de 25 mm de diamètre) de tous les loups capturés. Du sang (4 × 10 ml) a été prélevé dans la veine céphalique ou fémorale et des tissus ont été prélevés à l'intérieur de l'oreille à l'aide d'un poinçon biopsique stérile de 4 mm. Les blessures mineures causées par les fléchettes légères, l'application aseptique de petites marques auriculaires en plastique et le prélèvement aseptique de tissus à l'intérieur de l'oreille n'ont pas été traités, conformément aux procédures standard pour les loups en liberté (Arnemo et al. 2004). Nous avons équipé les loups soit d'un collier GPS (Simplex, Televilt International, Lindesberg, Suède ; N = 3 dans deux territoires, Gråfjell et Tyngsjö) soit d'un collier radio VHF conventionnel (Telonics Mod. 500, Mesa, Arizona, U.S.A. ; N = 7 dans trois territoires). Le collier Telonics pesait 500 et le collier Televilt 650, soit en moyenne 1,3% (N = 5, fourchette 1,2-1,7%) et 1,1% (N = 5, fourchette 1,0-1,3%) du poids du corps adulte des loups femelles et mâles, respectivement. Le poids des colliers était donc inférieur, ou bien inférieur, au poids maximum autorisé (2%) par l'Agence Suédoise de protection des animaux pour la pose de colliers sur les animaux sauvages, et qui est censé ne pas entraver ou augmenter les coûts de la locomotion. Le tour de cou du collier a été ajusté pour les mâles et les femelles, en utilisant le tour de cou adulte des colliers pour tous les âges. La circonférence minimale du collier utilisée était de 44,5 cm pour les femelles et de 48,0 cm pour les mâles. Tous les animaux capturés ont été observés par du personnel qualifié jusqu'à ce qu'ils soient complètement rétablis, ce qui était généralement le cas dans les 4 à 6 heures. Les loups ont généralement été recapturés tous les deux ans et l'ancien collier a été retiré ou remplacé par un nouveau en fonction du statut du loup et du nombre de recaptures. Aucun loup n'a été capturé plus de trois fois. **La plupart des loups capturés sont morts plus tard au cours de la période d'étude, victimes d'activités humaines** (abattage légal et illégal) **ou pour d'autres raisons** (maladies, accidents de la route). Pour une description plus détaillée de la capture et de la manipulation des loups immobilisés, voir Arnemo et al. (2004) et Kreeger et al. (2002). Le projet de recherche, y compris la capture et la manipulation des animaux, a été évalué et approuvé par l'Agence Suédoise de protection des animaux et l'Agence Norvégienne de protection des animaux.

Radiotracking des loups

Les loups ont été radio-pistés à partir du sol ou d'un avion sur une zone d'environ 60 000 km². Le suivi au sol à l'aide de colliers VHF traditionnels a été effectué à une distance moyenne de 3 km (de 0,5 à 10 km) en fonction de la topographie et de la position des loups. Le suivi aérien a normalement été effectué à une altitude de 2000 à 4000 m, mais parfois à une altitude de 600 m en raison d'un temps turbulent ou brumeux à des altitudes plus élevées.

Des colliers GPS ont été utilisés sur des loups dans deux territoires. Ils ont été programmés pour être positionnés toutes les heures pendant les périodes d'étude et de deux à six positions par jour le reste de l'année. Les données étaient stockées dans la mémoire interne et comprenaient la latitude et la longitude (WGS 84), la date, l'heure et deux estimations de la qualité de chaque position prise (dilution de la position, DOP), ainsi que le nombre de satellites utilisés pour le positionnement (bidimensionnel ou tridimensionnel). Tout au long des périodes d'étude, nous avons téléchargé des données chaque semaine sur un territoire, Gråfjell, et toutes les deux semaines sur l'autre territoire, Tyngsjö, à partir du sol. Nous avons téléchargé les données sous forme de signaux codés 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.

Pistage des loups dans la neige

Au cours des hivers 1998 à 2003 inclus, des loups munis ou non de colliers radioactifs ($N = 1-11$) ont été suivis dans la neige à pied, à ski ou occasionnellement en motoneige. Pour tous les suivis dans la neige, nous avons enregistré la localisation géographique et la longueur (km) de l'itinéraire de suivi, le nom du territoire et le nombre de loups. Nous avons également déterminé le sexe et la position sociale en utilisant le marquage olfactif des loups pour distinguer les résidents des solitaires, des non-résidents et des loups subordonnés au sein des meutes. Ainsi, les femelles ont été identifiées par la présence de sang vaginal dans l'urine avant et pendant l'œstrus, et les couples nouvellement formés et les loups reproducteurs au sein des meutes ont été distingués des autres loups par leur comportement de marquage olfactif (Mech 1970 ; Peters & Mech 1975 ; Rothman & Mech 1979).

Attaques des élan

En utilisant le suivi des loups dans la neige, nous avons pu enregistrer toutes les attaques de loups sur les élan. Nous avons identifié une chasse où l'allongement de la foulée des loups et des élan indiquait des allures de bondissement (course rapide) et une attaque où ces traces se trouvaient ensemble et où les conditions locales de neige indiquaient qu'elles avaient été faites simultanément (voir aussi Murray et al. 1995 pour une définition similaire). Une **attaque** était considérée comme réussie si un élan tué par un loup était trouvé près du site de l'allongement des traces pour les deux espèces et comme un échec si aucune carcasse n'était trouvée. Parfois, nous n'avons pas pu distinguer ce schéma de traces dans la neige près d'une carcasse d'élan en raison de l'activité intense des loups autour de la carcasse. Si du sang frais et/ou des marques de morsure étaient présents sur la carcasse, cela était également classé comme une attaque de loup réussie (Sand et al. 2005). Pour la plupart des attaques enregistrées, nous avons enregistré des informations supplémentaires, telles que l'épaisseur de la neige pour les traces d'élan et le nombre de loups et d'élan impliqués dans l'attaque.

Détermination de l'âge

Nous avons déterminé l'âge des loups adultes reproducteurs en combinant trois méthodes : (1) l'âge connu des animaux capturés classés comme petits par la présence d'une zone de croissance dans le tibia ; (2) l'usure des dents des adultes capturés ; et (3) la construction d'un pedigree de la population, basé sur des analyses d'ADN (Liberg et al. 2005). 2005). Nous avons utilisé le pedigree de la population en combinaison avec un ensemble complet de données sur l'ordre chronologique et la localisation géographique des meutes en Scandinavie pour identifier l'année de naissance et, par conséquent, l'âge actuel de chaque loup

(Wabakken et al. 2001 ; Liberg et al. 2005). Les échantillons pour les analyses génétiques provenaient soit de sang ou de tissus de loups capturés ou morts, soit de crottes ou de sang sur la neige de femelles en chaleur, collectés lors du suivi des loups dans la neige. Si les différentes méthodes ont permis d'estimer des âges différents pour un même animal, elles ont été classées par ordre de précision comme suit : capture des petits > construction du pedigree de l'année de naissance > usure des dents des loups adultes. Si les résultats indiquaient que l'année de naissance pouvait avoir deux ou trois alternatives, nous avons utilisé la moyenne la plus basse ou la médiane, respectivement. Pour l'un des 17 territoires de loups (Tisjön), nous n'avons pas de données sur l'âge des loups adultes, et ce territoire a donc été exclu des analyses ultérieures.

Calcul du taux de réussite de la chasse

Les données sur les attaques de loups sur les élan ont été collectées de deux manières différentes dans différents territoires de loups, de sorte que nous avons utilisé **deux méthodes** et ensembles de données indépendants pour calculer le taux de réussite de la chasse.

La **première méthode** a consisté à recueillir des données auprès de loups reproducteurs radio-pistés dans cinq territoires au cours de neuf périodes d'étude intensives, tout en estimant les taux de prédation. Dans trois des cinq territoires, nous avons effectué un suivi intensif par radio, en utilisant un émetteur VHF traditionnel sur l'un ou les deux loups reproducteurs. Toutes les zones (<5 km²) où les loups étaient restés stationnaires pendant plus de 24 heures ont été recherchées pour les proies tuées par les loups. Dans les deux autres territoires, nous avons utilisé les émetteurs GPS (Zimmermann et al. 2001). Nous avons utilisé une procédure basée sur le SIG pour définir des groupes de positions GPS, c'est-à-dire deux positions ou plus dans un rayon de 200 m, et ces zones ont ensuite été recherchées pour les proies tuées par les loups avec une semaine de téléchargement des données (Sand et al. 2005).

Nous avons supposé que nous avons trouvé toutes les proies tuées pendant les périodes d'étude intensive, mais pas toutes les attaques ratées, puisque nous n'avons pas suivi l'intégralité des déplacements des loups entre les prédatons. Par conséquent, nous avons utilisé le taux d'abattage spécifique au territoire et la distance moyenne de déplacement quotidien des loups radio-équipés pour calculer le nombre total d'attaques réussies pendant le nombre de jours-loups correspondant au nombre de kilomètres de pistes suivies. Nous avons estimé le taux d'abattage comme étant le nombre moyen de jours entre deux abattages consécutifs d'élan (Sand et al. 2005). Les loups adultes reproducteurs se déplacent en moyenne de 20,7 km/jour (N = 4), selon les données préliminaires de loups Scandinaves équipés d'émetteurs GPS (programmés pour positionner 24 ou 48 positions GPS par jour ; H. Sand, données non publiées). Dans les cinq territoires ayant fait l'objet d'études intensives sur les loups munis de colliers émetteurs (méthode 1), trois loups dans deux territoires (Gråfjell, Tyngsjö) ont été équipés de colliers GPS. Pour ces deux territoires, nous avons utilisé la distance réelle de déplacement par jour à partir des données GPS reçues (Gråfjell : 20,1 km ; Tyngsjö : 22,3 km). Pour les trois autres territoires où les loups étaient équipés de colliers VHF conventionnels, nous avons utilisé une estimation moyenne de la distance de déplacement basée sur quatre loups munis de colliers GPS provenant de quatre territoires différents, dont deux ont été inclus dans cette étude sur le succès de la chasse. Nous avons

ensuite estimé le succès de la chasse pour chaque territoire et chaque année à partir du nombre calculé d'attaques réussies et du nombre réel d'attaques ratées enregistrées pendant le suivi de la neige selon le modèle suivant :

$$NS_{\text{moose}} = (ST_{\text{dist}}/WT_{\text{dist}})/KR_{\text{interval}}$$

et

$$WHS_{\text{moose}} = NS_{\text{moose}}/(NS_{\text{moose}} + NF_{\text{moose}})$$

où NS_{moose} est le nombre calculé d'attaques réussies sur l'élan, ST_{dist} est la distance parcourue dans la neige (km), WT_{dist} est la distance moyenne de déplacement quotidien des loups en hiver (km), KR_{interval} est le taux d'abattage calculé comme l'intervalle spécifique au territoire en jours entre les prédation d'élans, WHS_{moose} est le succès de chasse calculé sur les élans, et NF_{moose} est le nombre d'attaques ratées sur les élans tel qu'enregistré pendant le suivi de la neige. La **deuxième méthode** de calcul du taux de réussite de la chasse a consisté à collecter des données sur 11 territoires avec des loups non marqués et 5 territoires avec des loups marqués, avant ou après des périodes d'étude intensive du taux d'abattage. Ces données peuvent donc être considérées comme des échantillons aléatoires d'attaques d'élans par différentes meutes. Nous avons estimé le succès de la chasse à partir du nombre réel d'attaques réussies et d'attaques ratées enregistrées pendant le suivi de la neige.

Méthodes statistiques...

RÉSULTATS

Estimation du succès de chasse du loup

La **première méthode** pour estimer le succès de la chasse a montré 73 attaques ratées enregistrées sur 2466 km de pistes enneigées dans cinq territoires (Tableau 1). Compte tenu des distances moyennes de déplacement journalier enregistrées pour les loups munis de colliers émetteurs, la distance totale de suivi de la neige était égale à 119 jours-loups répartis sur cinq territoires de loups. L'application des taux de prédation des élans par territoire au nombre total de jours-loups a permis d'estimer à 27 le nombre d'élans tués et à 27% le taux moyen de réussite de la chasse (Tableau 1). Cependant, 635 km (25,8%) du total des 2466 km de suivi de la neige ont été effectués dans l'un des cinq territoires (Grangärde) pendant deux hivers consécutifs. Dans ce territoire, 63 attaques d'élans ont été enregistrées, dont seulement sept ont été couronnées de succès (Tableau 1). Ainsi, une proportion disproportionnellement faible (11%) d'attaques réussies sur des élans a été enregistrée dans le territoire de Grangärde, comparativement aux quatre autres territoires, où 20 des 37 (54%) attaques ont été réussies, ce qui s'est traduit par une moyenne pondérée de succès de chasse plus faible (27%) pour l'ensemble des territoires comparativement à une moyenne non pondérée d'attaques réussies dans les cinq territoires (45%).

La **deuxième méthode** utilisée pour estimer le succès de la chasse comprend les données de 85 attaques réparties sur 16 territoires de loups et échantillonnées sur plus de 1600 km de pistes enneigées (Tableau 1). Au total, des élans tués par des loups ont été rencontrés à 52 reprises (61%) et 33 attaques ratées ont été enregistrées.

Facteurs affectant le succès de chasse

L'analyse de régression logistique incluant chaque variable comme variable indépendante unique a montré que l'âge des mâles reproducteurs était la seule variable significativement liée au succès de chasse (Tableau 3). L'âge des femelles reproductrices, la taille du groupe de chasse, l'épaisseur de la neige et la densité d'élan n'étaient pas des prédictifs significatifs de la variation du succès de chasse entre les territoires de loups. Nous avons également testé les effets non linéaires de l'âge des loups reproducteurs sur le succès de chasse en incluant l'âge des loups reproducteurs en tant que variables catégorielles uniques. Comme dans les analyses précédentes, l'âge des mâles était fortement lié au succès de chasse, alors que l'âge des femelles ne l'était pas (Tableau 3, Fig. 1). D'après les valeurs F , une meilleure adéquation au modèle prédisant le succès de chasse a été obtenue en utilisant l'âge des mâles comme variable continue et nous avons donc conservé la variable continue de l'âge des mâles dans les analyses suivantes.

Tableau 1. Nombre d'attaques de loups et succès de chasse (%) sur le territoire de l'élan et du loup et méthode d'estimation en Scandinavie pendant les hivers 1998 à 2003

Wolf territory	Method 1	% Successful	Method 2	% Successful	N total
Grangärde	63	11	0		63
Gråfjell	9	56	5	60	14
Leksand	17	53	11	45	28
Nyskoga	6	67	2	50	8
Tyngsjö	5	40	2	50	7
Bograngen	0		3	33	3
Filipstad	0		7	100	7
Fredriksberg	0		1	100	1
Furudal	0		29	65	29
Glaskogen	0		1	100	1
Gravendal	0		2	50	2
Hagfors	0		5	40	5
Hasselfors	0		4	25	4
Ockelbo	0		8	75	8
Tisjön	0		2	50	2
Ulriksberg*	0		2	50	2
Årjäng	0		1	100	1
Total number of hunts	100		85		185
Total number of packs studied	5		16		17
Hunting success (%)‡	27		61		43
Hunting success (%)‡	45		64		56
Snow-tracked distance (km)	2466		>1600		>4066

*Same breeding male (9804) as in the Grangärde territory.

‡Mean of total number of attacks.

‡Unweighted mean between territories.

Une analyse de régression logistique multiple incluant l'âge du mâle, en combinaison avec chacune des variables indépendantes restantes, a montré qu'aucune autre variable n'était significative pour prédire le succès de la chasse des loups (Tableau 3). Aucun terme de second ordre n'a non plus contribué de manière significative au modèle, à l'exception de l'interaction entre l'âge du mâle et le type de méthode utilisée. Cette interaction indique que l'effet de l'âge des mâles sur le succès de chasse est légèrement plus fort pour les données collectées avec la méthode 1 que pour la méthode 2. L'âge des mâles à lui seul a permis de classer correctement 70,4% des 142 tentatives de chasse. Pour les mâles de 1,5 ans, une moyenne de 4,4% des tentatives de chasse ont été couronnées de succès, alors que 49% et 72% des tentatives de chasse ont été couronnées de succès pour les loups mâles de 3,5 ans et > 5,5 ans,

respectivement (Fig. 1). Le modèle de régression logistique de l'âge du mâle et du succès de la chasse était le suivant : $Y = (\exp(-2,43 + \text{âge du mâle} \times 0,69)) / (1 + \exp(-2,43 + \text{âge du mâle} \times 0,69))$.

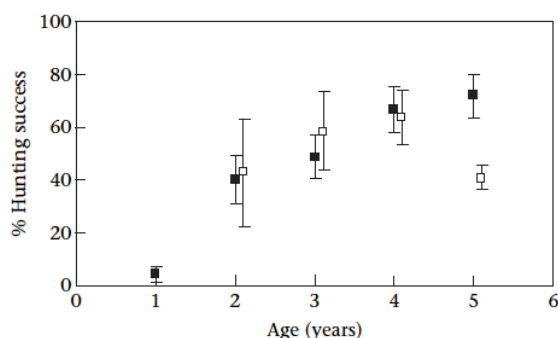


Figure 1. Effet de l'âge du mâle (■) et de la femelle (□) des loups reproducteurs sur le succès de la chasse (% moyen de chasses réussies SE) à l'élan en Scandinavie pendant les hivers 1998 à 2003. Les données sont basées sur le nombre maximum d'observations pour les mâles (N = 174) et les femelles (N = 166) contrairement à l'ensemble de données réduit utilisé dans les analyses de régression logistique (N = 142 ; les deux sexes)

En moyenne, les femelles reproductrices étaient plus âgées que les mâles reproducteurs dans notre sous-échantillon de 142 observations (Tableau 2). L'âge des femelles reproductrices était clairement biaisé vers les classes d'âge plus élevées avec aucune femelle de 1,5 an et seulement 28 (20%) des 142 observations réparties parmi les trois classes d'âge les plus jeunes (2,5, 3,5 et 4,5 ans). Les loups mâles sont répartis de façon plus homogène entre les classes d'âge avec 113 (79,6%) de moins de 5 ans (Tableau 2). L'âge des mâles était également corrélé négativement avec l'âge des femelles (corrélation de Pearson : $r_{141} = 0,24$, $P = 0,004$) et positivement avec la taille du groupe de chasse ($r_{141} = 0,46$, $P = 0,0001$). Par conséquent, alors que l'effet de l'âge des mâles reproducteurs sur le succès de chasse semble clair dans notre ensemble de données, l'effet réel de l'âge des femelles pourrait avoir été confondu par une taille d'échantillon déséquilibrée entre les classes d'âge, et peut-être aussi l'effet de la taille du groupe de chasse par covariation avec l'âge des mâles.

Tableau 2. Variables individuelles et environnementales utilisées dans les analyses de régression logistique pour estimer les effets sur le succès de la chasse au loup sur les élans en Scandinavie, au cours des hivers 1998 à 2003

Variable	Mean±SD	Range	N
Male age (years)	3.11±1.95	1–8	142
Female age (years)	6.20±2.42	2–12	142
Male age (age classes)	2.87±1.52	1–5	142
Female age (age classes)	4.65±0.80	2–5	142
Snow depth (cm)	28.00±12.60	2–70	142
Hunting group size	2.93±2.04	1–11	142
Moose density (no./km ²)	1.16±0.54	0.62–2.70	137

Statistics for age of breeding wolves are given for both the ungrouped variable and a variable grouped into five age classes (1.5, 2.5, 3.5, 4.5 and ≥ 5.5 years).

Sélection des proies chez les adultes seuls

Nous avons documenté une différence dans la sélection des proies dans deux territoires composés d'une femelle et d'un mâle avant et après qu'ils aient perdu leur partenaire adulte. La femelle 9805 était la femelle reproductrice (4,5 ans) d'une meute de huit individus lorsqu'elle a perdu son partenaire en février 1999. Les 24 ongulés tués par des loups et trouvés sur leur territoire le même hiver étaient tous des élans. L'hiver suivant, cette meute était composée de la femelle adulte 9805 et de deux de ses petits mâles âgés de 1,5 an, pesant respectivement 49 et 52 kg, lors de leur capture le même hiver. Des 16 ongulés tués par cette

meute au cours de cet hiver, tous sauf un (94%) étaient des élangs (Fig. 2). L'hiver suivant, les deux mâles adultes s'étaient dispersés et la femelle adulte était seule mais habitait toujours le même territoire. Cet hiver, nous avons trouvé 10 ongulés tués par la femelle, mais seulement deux (20%) étaient des élangs (faons) et les autres étaient des chevreuils, qui sont respectivement six et 16 fois plus petits que les élangs juvéniles et adultes. Par contre, un autre rejeton mâle (9804) de cette femelle, frère à part entière des deux mâles mentionnés précédemment, s'est dispersé à l'âge d'un an et a rejoint une femelle de 4 ans (0004) avec un territoire établi (Grangärde) à l'été 1999. Au cours de leur premier hiver, les élangs représentaient 73% du nombre total d'ongulés trouvés tués ($N = 22$). Le couple s'est reproduit au printemps 2000, et en novembre de la même année, la femelle a probablement été tuée illégalement, et le mâle était le seul adulte (2,5 ans) d'une meute de quatre loups au cours de l'hiver suivant (2001). Au cours de cet hiver, les élangs dominaient toujours (75%) parmi les 32 ongulés trouvés tués au cours de la période d'étude (Fig. 2). Au moins quatre des 24 élangs et trois des huit chevreuils ont été tués par le mâle adulte seul. La sélection des proies (élangs contre chevreuils) a changé de manière significative entre 2000 et 2001 sur le territoire de Leksand (test du chi-carré : $\chi_1^2 = 14,8$, $P = 0,0002$, valeur P exacte de Fisher) mais pas sur le territoire de Grangärde ($\chi_1^2 = 0,035$, $P = 0,852$; Fig. 2).

Tableau 3. Modèle de régression logistique testant les effets de différents traits individuels et facteurs environnementaux sur le succès de la chasse au loup sur les élangs en Scandinavie pendant les hivers 1998 à 2003

Variable	F	df	P
Constant +			
Age of males (continuous variable)	13.09	1, 125	<0.001
Age of males (categorical variable)	5.58	4, 123	<0.001
Age of females (continuous variable)	0.00	1, 125	0.971
Age of females (categorical variable)	0.70	3, 123	0.554
Snow depth	2.79	1, 125	0.097
Hunting group size	2.56	1, 125	0.112
Method of estimation	0.79	1, 125	0.375
Moose density	0.21	1, 120	0.647
Constant+Age of males (continuous variable) +			
Age of females (continuous variable)	0.07	1, 124	0.787
Snow depth	2.09	1, 124	0.150
Hunting group size	0.40	1, 124	0.527
Method	0.66	1, 124	0.419
Moose density	0.60	1, 119	0.439
Constant+Age of males (continuous variable) +			
Age of males (continuous variable) * Age of females (continuous variable)	0.13	1, 123	0.721
Age of males * Snow depth	0.30	1, 123	0.585
Age of males * Hunting group size	0.21	1, 123	0.649
Age of males * Method of estimation	4.05	1, 23	0.046
Age of males * Moose density	0.15	1, 118	0.696

Male and female ages were grouped into five age classes (1.5, 2.5, 3.5, 4.5 and ≥ 5.5) and snow depth was grouped into two classes (0–30 and >30 cm).

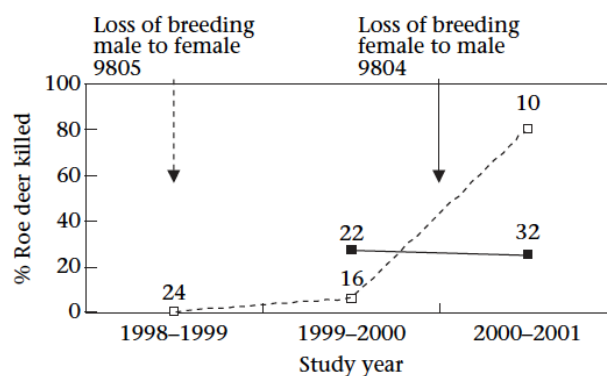


Figure 2. Composition des espèces de proies, mesurée en pourcentage de cerfs tués par rapport au nombre total d'originaux et de chevreuils trouvés tués dans deux territoires de loups au cours de deux et trois hivers d'étude (1999-2001). Dans le territoire de Leksand (□), la femelle reproductrice (9805) a perdu son partenaire en février 1999, tandis que dans le territoire de Granga (■), le mâle reproducteur (9804) a perdu son partenaire au cours de l'automne 2000. Les tailles des échantillons du nombre total d'ongulés trouvés tués par les loups pendant la période d'étude sont données au-dessus de chaque point

DISCUSSION

Variation entre les méthodes

Les résultats concernant le succès de chasse diffèrent entre les deux méthodes utilisées dans notre étude (Tableau 1). La méthode basée sur les loups radio-équipés a impliqué une taille d'échantillon déséquilibrée entre les territoires avec la majorité (77%) des attaques infructueuses enregistrées dans un territoire (Granga), résultant en un taux de succès de chasse relativement faible (11%) comparé aux quatre autres territoires (54%). Le faible succès de chasse des loups dans le territoire de Grangärde, surtout pendant l'hiver 2000, peut s'expliquer par le fait qu'il s'agissait d'un couple nouvellement formé, comprenant un mâle d'un an et demi, qui passait son premier hiver. Seize élan ont été trouvés tués au cours de cet hiver pendant une période de 111 jours, alors que 49 attaques de chasse ratées sur des élan ont été enregistrées au cours de 275 km de suivi de la neige (supposé représenter 11 à 12% de leur trajectoire totale). Au cours du deuxième hiver de l'étude (2001) sur ce territoire, le mâle adulte, seul ou accompagné de ses trois petits, a été suivi sur 360 km au cours d'une période de 96 jours (ce qui correspond approximativement à 18% de la distance totale parcourue) ; 24 attaques réussies contre des élan ont été enregistrées, mais seulement huit attaques ratées. Par conséquent, le taux de prédation a presque doublé (7,4 contre 4,2 jours/abattage) et le nombre d'attaques ratées par km suivi a été divisé par huit par rapport à l'année précédente (0,022 contre 0,18). Par conséquent, le faible taux de succès de chasse global montré par la première méthode était principalement causé par un impact disproportionné d'un territoire au cours d'une saison hivernale, habité par un jeune loup mâle inexpérimenté. L'exclusion de ce territoire a donné une estimation du succès de chasse montré par la première méthode de 54% et l'utilisation d'une moyenne non pondérée entre les territoires a donné un succès de chasse de 45%. Ces deux chiffres se rapprochent désormais des estimations produites par la seconde méthode (61%). Cette conclusion est également soutenue par le fait que le type de méthode n'est pas une variable significative dans les analyses de régression logistique, que ce soit en tant que variable unique ou en complément de l'âge des mâles.

Taille du groupe de chasse

La **taille du groupe** de chasse a un effet positif sur le succès de chasse de plusieurs espèces Africaines vivant en groupe, y compris les lions (Stander & Albon 1993 ; Funston et al. 2001), les hyènes tachetées (Holekamp et al. 1997) et les chiens sauvages Africains (Fanshawe & Fitzgibbon 1993 ; Creel & Creel 1995). **En revanche, nous n'avons trouvé aucune preuve que la taille du groupe de chasse était un facteur important affectant le succès de la chasse d'un autre carnivore vivant en groupe, le loup, même sur des proies de grande taille comme l'élan.** Deux facteurs peuvent avoir **faussé** notre interprétation des résultats. **Tout d'abord**, comme nous avons utilisé le suivi des loups dans la neige comme méthode d'estimation du nombre de loups impliqués dans une attaque, nous n'avons pas pu identifier le nombre réel et le type d'individus impliqués dans l'abattage de l'élan. **Deuxièmement**, bien que la taille du groupe de chasse soit positivement corrélée avec le succès de la chasse dans notre ensemble de données, elle était également positivement corrélée avec le principal prédicteur du succès de la chasse, l'âge des mâles reproducteurs. Cependant, si la taille du groupe de chasse chez les loups n'a pas ou peu d'importance pour le succès de la chasse, cela peut être dû au fait que, dans la plupart des cas, les meutes de loups sont des groupes familiaux comprenant un couple reproducteur et leur progéniture des années précédentes (Mech 1999). **En Scandinavie, la plupart des louveteaux se dispersent au cours de leur première ou deuxième année (O. Liberg & P. Wabakken, données non publiées), de sorte que la plupart des meutes de loups pendant l'hiver sont constituées d'un couple reproducteur et de ses petits de l'année.** De même, Mech (1966, 1988) a observé que ce sont les animaux à la **tête** de la meute, généralement les reproducteurs, qui ont mené l'attaque sur les orignaux et les bœufs musqués, *Ovibos moschatus*. Nos résultats soutiennent donc l'opinion générale selon laquelle le couple reproducteur est l'animal actif lors des attaques sur les proies et que les petits ne contribuent pas de manière significative à l'issue des chasses (Mech 1966 ; Haber 1977 ; Mech & Peterson 2003). L'importance de la composition du groupe pour le succès de la chasse est confirmée par une étude sur les lions en Afrique du Sud, où les groupes de femelles avec des subadultes et/ou de grands lionceaux ont eu moins de succès sur des proies de taille moyenne qu'un groupe de taille similaire composé uniquement de femelles adultes (Funston et al. 2001). **Pour les meutes de loups, la présence d'une progéniture de plus de 2 ans ou l'inclusion de loups adultes non apparentés peut être plus importante pour le succès de la chasse que la taille du groupe en elle-même.**

Épaisseur de la neige

Les études portant sur les effets de la neige sur le comportement prédateur des loups montrent qu'une neige plus épaisse augmente généralement le succès de la chasse (Kolenosky 1972 ; Peterson & Allen 1974 ; Haber 1977) et le taux de prédation (Nelson & Mech 1986 ; Huggard 1993). **En revanche, nous n'avons trouvé aucune preuve que l'épaisseur de la neige affectait le succès des loups Scandinaves à la chasse à l'élan.** Cependant, l'épaisseur moyenne de la neige dans cette étude n'était que de 28 cm et la plupart des observations (99%) ont été faites à des épaisseurs de neige inférieures à 60 cm. Les élan sont plus vulnérables à la prédation par les loups à des épaisseurs de neige supérieures à 75 cm (Peterson 1977). L'épaisseur de la neige peut être un facteur important affectant l'issue des attaques de loups sur les orignaux dans la neige profonde ou dans certaines conditions d'enneigement (Mech et al. 1987, 1998 ; Post et al. 1999), mais ce n'était manifestement pas le cas dans notre zone d'étude.

Âge et sexe

Nous avons trouvé un soutien à l'hypothèse selon laquelle l'âge affecte la variation individuelle ou de la meute dans le succès de chasse des loups. L'âge peut être important de deux façons au moins pour une espèce qui vit relativement longtemps comme le loup. Tout d'abord, l'apprentissage et l'expérience de la chasse augmentent avec l'âge, ce qui permet de prédire que l'augmentation de l'âge serait également importante chez les deux sexes. Alternativement, ou en plus, l'augmentation de l'âge reflétera l'augmentation de la taille corporelle des loups individuels, une caractéristique physique qui peut être importante pour les loups qui s'attaquent à de grands ongulés tels que l'élan. Dans ce cas, nous pourrions prédire que l'âge du mâle serait plus important que celui de la femelle puisque les mâles adultes sont 25 à 30 % plus lourds que les louves (Wabakken et al. 2001 ; Mech & Peterson 2003 ; H. Sand, données non publiées). Nos résultats ont montré que l'âge des mâles, mais pas celui des femelles, des loups reproducteurs était un prédicteur significatif du succès de la chasse à l'élan et que le succès de la chasse augmentait dans les meutes après l'âge de la taille corporelle maximale des mâles reproducteurs (1,5 à 2,5 ans), ce qui confirme la prédiction selon laquelle l'effet positif de l'âge sur le succès de la chasse reflète à la fois une plus grande expérience de l'attaque des proies et l'effet de la plus grande taille des individus mâles par rapport aux loups femelles. Nos résultats sont également étayés par des observations faites dans d'autres systèmes loups/élans. En Alaska, Murie (1944) et Haber (1977) ont montré que les mâles de haut rang avaient tendance à mener et à presser l'attaque sur les orignaux et Ballard et al. (1987) ont trouvé que les mâles adultes en particulier menaient les chasses à l'orignal. Haber (1977) rapporte également que lors d'une attaque, les mâles reproducteurs saisissent généralement le nez de l'orignal alors que les autres loups de la meute attaquent et mordent l'arrière-train.

Nos résultats concordent également avec ceux de Holekamp et al. (1997) sur la hyène tachetée montrant que les jeunes individus sont généralement des prédateurs inefficaces et atteignent les niveaux de compétence des adultes après plusieurs années de pratique de la chasse. Cependant, contrairement à nos résultats, leur étude n'a pas trouvé de différences entre les sexes dans le succès de chasse des hyènes adultes (>5-6 ans) mais la chasse en groupe était plus fréquente que la chasse en solitaire pour les grandes espèces de proies telles que le zèbre, *Equus burchelli*, le buffle, *Syncerus caffer*, et la girafe, *Giraffa camelopardalis*.

Dimorphisme sexuel et effets de l'âge

Les conséquences du dimorphisme sexuel sur le modèle de prédation chez les loups ont été démontrées dans cette étude par la différence dans le choix des proies d'une femelle et d'un loup mâle avant et après que chacun d'entre eux ait perdu son partenaire de reproduction. Alors que la femelle adulte s'est tournée vers une espèce de proie plus petite (chevreuil) une fois seule, le mâle a continué à tuer des élans, des faons et des adultes, lorsqu'il est devenu le seul loup adulte de sa meute.

Le dimorphisme sexuel du prédateur et ses conséquences sur le succès de la chasse n'ont pas été abordés pour les loups, mais sont importants pour les lions où les mâles ont plus de succès sur les proies plus grandes telles que les buffles, alors que les femelles ont plus de succès sur les ongulés de taille moyenne tels que le zèbre et le gnou, *Connochaetes taurinus* (Funston et al. 1998, 2001). Pour une espèce vivant en meute comme le loup, où le couple reproducteur, travaillant en coopération, est responsable de la majeure partie de la chasse aux

proies plus grandes pendant l'hiver, l'importance de la taille du corps de l'adulte pour le succès de la chasse peut varier en fonction de la proie. Par conséquent, les mâles expérimentés peuvent être plus importants pour le succès de la chasse sur les grandes proies telles que l'élan et le bison, *Bison bison*, alors que les deux animaux adultes peuvent être également importants pour les espèces de proies plus petites telles que le cerf et d'autres petits mammifères.

Mécanismes potentiels

Bien que nous ayons trouvé des preuves de l'importance d'un caractère lié aux prédateurs pour le succès de chasse, nous n'avons pas été en mesure de contrôler complètement les **facteurs confondants** liés aux prédateurs autres que la densité de la population. Il est possible que le succès de chasse plus faible des jeunes loups de notre étude résulte d'une expérience et de compétences moindres pour gérer des catégories d'élans similaires. Bien que nous ayons obtenu des données démographiques de base (âge, sexe, condition) sur la plupart des élans tués, nous n'avons pas de données sur les élans qui ont pu échapper aux attaques des loups. Ainsi, le **mécanisme proximal** du changement du succès de chasse avec l'âge chez les loups reste inconnu et devrait être abordé dans de futures études.