

## Sélectivité des proies des loups dans le parc national de Banff. II. Âge, sexe et état des wapitis

### Prey selectivity of wolves in Banff National Park. II. Age, sex, and condition of elk

DAVID J. HUGGARD

Department of Zoology, University of British Columbia, 6270 University Boulevard, Vancouver, B.C., Canada V6T 2A9

Received January 14, 1992

Accepted August 17, 1992

HUGGARD, D. J. 1993. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. II. Age, sex, and condition of elk. *Can. J. Zool.* **71**: 140–147.

### Résumé

La prédation des loups sur les cerfs wapitis a été étudiée dans le parc national de Banff, en Alberta. Dans l'ensemble, les loups ont pris une proportion plus élevée de mâles adultes et de faons que celle observée dans la population. Les wapitis adultes tués par les loups étaient plus âgés que ceux tués sur la route ou la voie ferrée, mais un modèle simple a montré que ce résultat peut être causé par un biais dans l'obtention de la distribution de l'âge de la population à partir d'une source de mortalité. La longueur des mâchoires et les caractéristiques des bois des animaux tués par les loups ne diffèrent pas de celles des animaux tués sur les routes et les voies ferrées. Les wapitis adultes, mais pas les faons, tués par les loups avaient des réserves de graisse de moelle inférieures à celles des wapitis tués sur la route et le chemin de fer.

### INTRODUCTION

Dans la plupart des études sur la prédation des loups (*Canis lupus*), on a constaté que les animaux tués par les loups ne sont pas un échantillon **aléatoire** de la population de proies disponibles en ce qui concerne l'âge, le sexe et l'état corporel. Cependant, la **sélectivité** dont font preuve les loups varie selon les régions et les types de proies, en raison de la **vulnérabilité** inhérente aux types de proies (Mech 1966), des conditions environnementales telles que l'épaisseur de la neige (Mech et Frenzel 1971 ; Peterson 1977 ; Carbyn 1983 ; Fuller 1991), ou de la distribution spatiale des proies (Kolenosky 1972). La sélectivité des types de proies au sein de l'espèce principale influence la façon dont les loups affectent la dynamique de la population de leurs proies (Mech 1970 ; Mech et Karns 1977 ; Peterson 1977).

La prédation du loup sur l'orignal (*Alces alces*) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) est bien documentée en Amérique du Nord. En revanche, peu d'études ont examiné la prédation du loup sur le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) (Carbyn 1983). Cowan (1947) a étudié pour la première fois les interactions entre le loup et le wapiti dans le parc national de Jasper, en Alberta, et dans une moindre mesure dans le parc national de Banff (BNP). Les wapitis étaient les principales proies, avec une certaine sélectivité suggérée pour les faons et les animaux « séniles », bien que des données quantitatives substantielles n'aient pas été présentées et qu'aucune comparaison n'ait été faite avec la population vivante. Carbyn (1974) a étudié une meute de loups à Jasper et n'a pas trouvé de preuve évidente de sélection pour les jeunes ou les faons avec un petit échantillon de wapitis tués. Cowan (1947) et Carbyn (1974) ont étudié les loups principalement à l'écart des aires d'hivernage des wapitis, où les loups dépendaient du cerf mulot (*Odocoileus hemionus*) et d'autres ongulés. Carbyn (1983) a rapporté une étude plus intensive de la prédation des loups sur les wapitis dans le parc

national du Mont-Riding (Manitoba) et a constaté une forte sélectivité pour les faons et les vieux adultes par rapport aux animaux tués par les chasseurs à la lisière du parc. La teneur en graisse des fémurs des animaux tués était élevée, ce qui suggère que les proies étaient en bonne condition. Carbyn (1983) a également noté des changements saisonniers dans la sélectivité des faons au début de l'hiver et des biches à la fin de l'hiver, probablement liés à l'épaisseur de la neige.

Dans Banff, les wapitis sont les ongulés les plus abondants d'une base de proies diversifiée, et contribuent à plus de 80% de la biomasse consommée par les loups (Huggard 1991). **Dans cet article, je décris la prédation des loups sur les wapitis dans ce système et j'examine les mécanismes qui causent la sélectivité pour l'âge, le sexe et l'état corporel.**

## METHODES D'ETUDE

### Zone d'étude

L'étude s'est déroulée dans la vallée centrale de Bow du Parc national de Banff et dans les vallées adjacentes. La zone a été décrite en détail par Holland et Coen (1982). La population de wapitis est décrite en détail par Woods (1991). Deux meutes de loups vivent dans cette zone. La meute « Spray », qui a fait l'objet d'une étude intensive, occupait le tiers sud de la Bow Valley et la zone adjacente au sud et à l'ouest, et comptait de 1 à 3 animaux munis de colliers émetteurs. La meute « Baker » occupait les deux tiers nord de la vallée et les zones adjacentes et contenait 1 animal muni d'un collier.

### Animaux tués

Les wapitis tués par les loups ont été localisés en hiver lors de relevés radio-téléométriques par hélicoptère, lors du suivi des loups dans la neige ou lors d'investigations dans des zones récemment utilisées de manière intensive par les loups. Tous les animaux tués ont été examinés sur le terrain. Les preuves qu'un animal a été tué par des loups comprenaient une séquence de poursuite évidente dans la neige ou des preuves de lutte avant la mort (y compris une végétation endommagée, beaucoup de sang sur la neige, ou des marques de coups de canines sur l'animal ; Mech 1966 ; Haber 1977). **Peu d'animaux tués ont été trouvés pendant l'été et ils n'ont pas été inclus dans cette analyse.**

### Composition de la population de wapitis

Les comptages semestriels des wapitis dans la zone d'étude de la vallée principale de la Bow ont indiqué les proportions de faons, de mâles d'un an, de mâles adultes de 2 ans ou plus et de femelles adultes de 1 an ou plus (Woods 1991). Les comptages ont été effectués le long du vaste réseau routier de la vallée, ce qui a permis de s'approcher des wapitis pour les classer par âge et par sexe. Environ 60% de la population de wapitis a été classifiée lors de chaque comptage (Woods 1991), tel que déterminé par la réobservation d'un nombre connu de wapitis munis d'un collier. Les ratios faons/biches et mâles/femelles ont diminué de l'automne au printemps, et une valeur moyenne (hiver moyen) a été utilisée pour comparer avec les animaux tués par les loups, dont la plupart ont été trouvés au milieu de l'hiver.

La taille des hardes de wapitis et leur composition par sexe et classe d'âge (faon, femelle adulte, mâle adulte) ont été déterminées à partir de toutes les hardes vues accidentellement pendant le travail de terrain en hiver. Chaque harde reconnaissable a été enregistré une seule

fois par jour. Les hardes de classe d'âge ou de sexe mixte ont été comptées comme un seul groupe et ont été attribués à chaque sexe et classe d'âge proportionnellement au nombre d'individus dans la harde. Par exemple, une harde de 6 biches et 4 faons aurait été compté comme 0,6 harde de biches et 0,4 harde de faons. La raison en est la nécessité de tester un modèle nul d'absence de sélectivité par les loups lors de la rencontre avec une harde (voir ci-dessous). Les observations fortuites peuvent être biaisées si une classe est plus visible que l'autre. J'ai comparé le nombre total de wapitis dans chaque classe dans les observations fortuites avec le nombre attendu basé sur la composition de la population à partir des comptages systématiques classifiés.

### **Structure d'âge et état corporel de la population**

Les wapitis tués le long des routes et de la voie ferrée dans le parc ont été utilisés pour indiquer la structure d'âge et l'état de la population de wapitis. Par rapport aux comptages classés, un nombre disproportionné de faons et de mâles d'un an sont tués sur les routes et la voie ferrée, mais l'échantillon a été considéré comme représentatif de l'état corporel de chaque classe d'âge de la population et de la structure d'âge de la population adulte (2 ans ou plus) (Woods 1991). **Je soutiens ci-dessous que cet échantillon ne peut représenter que la partie de la population de wapitis vivant près de la route et de la voie ferrée.**

L'âge des wapitis a été déterminé par l'éruption et le remplacement des dents pour les animaux âgés de 2 ans ou moins (Taber 1971) et par l'analyse du ciment pour les animaux plus âgés (Fancy 1980). La longueur de la mâchoire inférieure, mesurée à partir du bord postérieur de l'alvéole de la canine inférieure jusqu'au point postérieur de l'angle de la mâchoire, a été utilisée comme indice de la taille du corps. Le poids des bois, la longueur totale du faisceau et la longueur de l'épine sourcilière ont été déterminés pour tous les cerfs dont les bois n'étaient pas en velours. L'asymétrie gauche-droite a été calculée pour chacune de ces mesures, en utilisant la formule  $[R-L]/((R+L)/2)$ , où  $R$  et  $L$  se réfèrent aux mesures des bois droit et gauche (Palmer et Strobeck 1986).

Le pourcentage de graisse de la moelle du fémur a été mesuré selon la méthode de Verme et Holland (1973). Pour certains animaux abattus plus tôt dans l'étude, l'apparence de la moelle du fémur n'a été décrite que qualitativement. Les estimations quantitatives et qualitatives de la teneur en graisse ont été combinées en classant la graisse de la moelle en 4 catégories : (1) bonne : teneur en graisse supérieure à 75%, ou descriptions telles que « blanc », « solide », « dur » ou « rose clair » ; (2) moyenne : teneur en graisse comprise entre 50 et 75%, ou des descriptions telles que « rose tendre » ou « un peu de rouge » ; (3) médiocre : teneur en matières grasses comprise entre 25 et 50%, ou des descriptions telles que « gelée rose » ou « rouge très tendre » ; (4) extrêmement médiocre : teneur en matières grasses inférieure à 25%, ou des descriptions telles que « liquide rouge » ou « sanguinolent ». Les catégories 1 et 2 correspondent aux catégories 1 et 2 de Peterson (1977), tandis que les catégories 3 et 4 sont une résolution plus fine de la catégorie 3.

### **La méfiance des hardes**

Les chercheurs de Banff ont observé que les wapitis à proximité des loups semblent être plus méfiants, vigilants ou « volants » (J. G. Woods, communication personnelle ; R. Kunelius, communication personnelle). Pour quantifier cet effet, j'ai approché des hardes de wapitis à

une allure rapide à proximité d'animaux récemment tués par des loups ou dans des zones où les loups avaient chassé. J'ai noté la distance qui me séparait du membre de la harde le plus proche lorsque les wapitis m'ont remarqué pour la première fois, lorsqu'ils ont commencé à s'éloigner et lorsqu'ils se sont retournés et ont pris la fuite. Dans de nombreux cas, les wapitis m'avaient remarqué avant que je ne les voie et je n'ai pas pu prendre la première mesure. Pour chaque harde testée de cette manière, j'ai trouvé une harde de taille et de composition similaires, dans un habitat similaire, mais dans une zone sans activité récente connue des loups, et j'ai répété la procédure. Cela a permis d'obtenir des échantillons appariés pour un indice de la méfiance des wapitis avec et sans la présence de loups à proximité.

### **Sélectivité pour l'âge et le sexe**

L'indice de sélectivité de Manly (1974) a été calculé pour les jeunes, les mâles adultes et les femelles adultes sur la base du nombre d'animaux tués de chaque classe et des proportions dans la population estimée à partir des comptages classifiés. Cette valeur de sélectivité globale comprend deux grandes composantes : la probabilité de rencontre avec une classe de proies et la probabilité de mise à mort lors de la rencontre. La proportion de chaque classe de wapitis dans la population a été multipliée par le pourcentage de chevauchement de l'habitat avec les loups pour fournir un indice du taux de rencontre des loups avec chaque classe de wapitis, ce qui suppose une détectabilité égale. La sélectivité lors de la rencontre a été calculée en utilisant ces valeurs comme indice des proies disponibles. Par exemple, si les types de proies A et B étaient aussi abondants l'un que l'autre, mais que A avait un chevauchement de 50% avec les loups et B un chevauchement de 100%, B serait rencontré deux fois plus souvent que A. Un nombre égal d'animaux tués par A et B indiquerait alors une forte sélectivité pour A lors de la rencontre. Les valeurs de sélectivité ont également été calculées en utilisant les hardes comme unité de proie disponible. Le nombre de harde de chaque classe, vus accidentellement a alors été utilisé comme indice de l'abondance relative des hardes. Comme pour le nombre d'individus, le nombre de hardes a été multiplié par le pourcentage de chevauchement de l'utilisation de l'habitat pour indiquer le nombre relatif de hardes de chaque classe rencontrée par les loups.

### **Sélectivité en fonction de l'âge et de l'état corporel**

L'âge et les mesures de l'état corporel des loups tués ont été déterminés comme pour les animaux tués par la route et le rail, lorsque cela était possible. L'âge des wapitis adultes tués par les loups a été comparé à celui des wapitis tués par la route et le rail à l'aide d'une analyse  $\chi^2$ , séparément pour chaque sexe. Les mâles adultes ont été assignés à l'une des 4 classes d'âge suivantes : yearlings, 2-5 ans (jeunes), 6-8 ans (âge du rut), et 9 ans ou plus (vieux). Les femelles adultes ont été affectées à 3 classes d'âge : 1-5 ans, 6-10 ans, et 11 ans ou plus. La proportion de la population dans chaque classe d'âge adulte a été estimée à partir de l'âge des animaux tués sur les routes et les voies ferrées, à l'exception des mâles d'un an, dont la proportion a été estimée directement à partir des comptages classifiés.

La longueur de la mâchoire du wapiti augmente jusqu'à ce que l'animal ait atteint l'âge de 4 ans, c'est-à-dire la taille adulte (données non publiées de cette étude). L'âge des animaux tués âgés de moins de 4 ans a été calculé au mois le plus proche, sur la base d'une date de naissance standard du 1<sup>er</sup> mai. Par exemple, un animal de 1 an tué en octobre aurait 1 an + 5 mois, soit 17 mois. Pour les animaux tués sur la route et le rail, les moyennes mobiles sur 3 mois des longueurs de mâchoires transformées en logarithme ont été calculées. Ensuite, pour chaque

loup tué, la différence entre la moyenne mobile de la collision routière et ferroviaire à l'âge mensuel approprié et la longueur log-transformée de la mâchoire du loup tué a été calculée. Ces différences, positives ou négatives, ont été additionnées pour tous les loups tués. S'il n'y avait pas de différence entre les loups tués et les animaux tués sur la route et le rail, la somme attendue des différences serait de 0. Pour calculer les intervalles de confiance sur la différence observée, 1 000 estimations bootstrap biaisées et ajustées de cette valeur ont été calculées (selon Krebs 1989). Les longueurs de mâchoires des loups tués et celles des animaux tués sur les routes et les voies ferrées ont été soumises à un rééchantillonnage pour ces estimations. Ce test a été effectué séparément pour tous les animaux tués âgés de moins de 4 ans et pour les faons uniquement. Les longueurs des mâchoires des cerfs de plus de 4 ans tués par des loups ont été comparées à celles des cerfs tués par des loups et à celles des cerfs tués sur les routes et les voies ferrées, qui ont été soumises à un rééchantillonnage pour ces estimations. Ce test a été effectué séparément pour tous les animaux tués âgés de moins de 4 ans et pour les faons uniquement. Les longueurs des mâchoires des mâles de plus de 4 ans tués par les loups ont été comparées directement aux longueurs des mâchoires des animaux tués par la route et le rail, en utilisant le test-*t*. Les mâles et les femelles ont été comparés séparément.

Une technique similaire a été utilisée pour comparer le poids des bois, la longueur totale des bois et la longueur de l'épine dorsale des animaux tués par les loups et des animaux tués par la route et le rail. Comme la taille des bois augmente avec l'âge, les valeurs moyennes des bois des animaux tués sur la route et le rail ont été calculées pour chaque catégorie d'âge annuel, et la différence entre les valeurs pour chaque loup tué et les valeurs moyennes pour les animaux tués sur la route et le rail à cet âge a été calculée et les différences ont été additionnées. Des intervalles de confiance ont été établis sur la différence totale en utilisant 1000 estimations bootstrap, dans lesquelles les valeurs des animaux tués sur la route et le rail et les valeurs des loups tués ont été rééchantillonnées. L'asymétrie des bois n'a pas montré de tendances avec l'âge après la première année. Les valeurs d'asymétrie des bois pour les loups tués et pour les animaux tués sur la route et le rail âgés de 2 ans ou plus ont été comparées directement à l'aide du test-*U* de Mann-Whitney.

La longueur de la mâchoire est utilisée comme un indice de la taille du corps et peut indiquer la condition à long terme d'un animal pendant les 4 années nécessaires au wapiti pour atteindre sa taille adulte (cf. la longueur des métatarses ; Peterson 1977). Des bois plus longs et plus lourds peuvent indiquer que les animaux sont en meilleure santé sur une échelle de temps intermédiaire, c'est-à-dire pendant les quelques mois d'été où les bois poussent (Mech et Frenzel 1971).

L'état corporel, tel qu'indiqué par la graisse de la moelle du fémur, a tendance à diminuer au cours de l'hiver, et la plupart des animaux tués ont été trouvés à la fin de l'hiver. Une comparaison directe entre les animaux tués sur les routes et les chemins de fer et ceux tués par les loups indiquerait donc des niveaux de graisse plus faibles dans les animaux tués par les loups en raison des différentes répartitions saisonnières des échantillons. Pour éviter ce biais (cf. Ballard et al. 1981), les classes de graisse du fémur des loups tués et des animaux tués sur la route et le rail ont été comparées sur une base mensuelle. La classe de graisse moyenne des animaux tués sur la route et le rail a été calculée pour chaque mois. La différence entre la classe de graisse de chaque loup tué et celle des animaux tués sur la route et le rail pour le mois concerné a été calculée et ces valeurs ont été additionnées pour tous les loups

tués. Une fois encore, les intervalles de confiance de cette estimation ont été approximés en utilisant 1000 estimations bootstrap dans lesquelles les valeurs des animaux tués sur la route et le rail et celles des loups tués ont été soumises à un rééchantillonnage. L'analyse a été effectuée séparément pour les faons, les mâles adultes et les femelles adultes.

## RESULTATS

### Composition de la population et des hardes

Les comptages classifiés de wapitis ont été présentés par Woods (1991) et sont résumés dans le Tableau 1. Le nombre de hardes observées fortuitement au cours du travail de terrain et leur taille moyenne sont inclus dans le Tableau 1. Le nombre de wapitis de chaque classe observée fortuitement ne diffère pas de manière significative des nombres attendus sur la base des résultats des comptages classifiés ( $\chi^2 = 2,07$ , 2 df,  $p = 0,36$ ), ce qui indique qu'il n'y a pas de biais de visibilité pour une classe particulière de wapitis et que les observations fortuites de hardes sont un bon indice des nombres relatifs de hardes.

**TABLEAU 1.** Composition de la population de wapitis, nombre relatif de hardes de chaque classe et taille moyenne

Sex – age class	No./ 100 cows <sup>a</sup>	Proportion	No. of herds seen <sup>b</sup>	Size of herd <sup>b</sup>
Males 1+ yr <sup>c</sup>	28	0.17	49.2	4.5
Females 1+ yr	100	0.65	48.7	16.6
All calves	30	0.18	9.6	7.9

<sup>a</sup>Les données proviennent de Woods (1991).

<sup>b</sup>Les calculs sont expliqués dans le texte. Les wapitis qui n'ont pu être classés lors de l'observation fortuite ont contribué pour 1,5 équivalent de harde.

Il y a 8 yearlings mâles et 20 mâles âgés de 2 ans ou plus pour 100 femelles

Les réactions des hardes de mâles et de femelles à mon approche ont indiqué une plus grande méfiance en présence de loups. La distance du seuil de fuite, lorsque les loups étaient dans la région ou avaient réussi une prédation (104,1 m,  $n = 16$ , SE = 31,3), était plus grande que dans les zones où la présence des loups n'était pas connue (57,1 m,  $n = 16$ , SE = 18,8 ;  $t = 3,33$ , 1 df,  $p = 0,005$ ). Cette méfiance accrue ou cette volonté de fuir peut rendre difficile pour les loups de tuer deux fois de suite dans une harde. Il est rare, voire inexistant, que des loups tuent successivement dans un même groupe, bien que l'incertitude concernant les mouvements du groupe rende cette tendance difficile à quantifier.

Les femelles wapitis avaient un plus grand chevauchement d'habitat avec les loups que les mâles (Tableau 2). Il n'y a pas eu de forte ségrégation en fonction de l'altitude, bien qu'en dehors de la zone d'étude, certains wapitis mâles se trouvent dans des zones de haute altitude pendant l'hiver (Woods 1991).

### Sélectivité des classes de wapitis

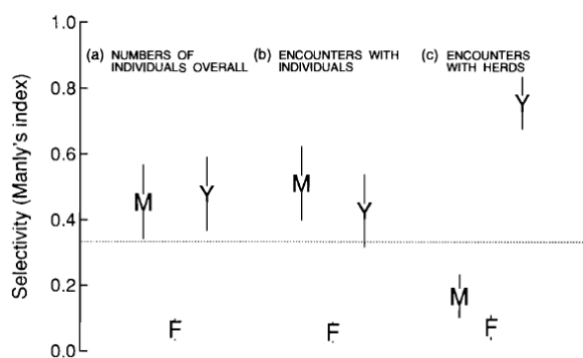
Les wapitis prédatés au cours de cette étude sont résumés dans le Tableau 3. Les valeurs de sélectivité qui en résultent, basées sur la proportion globale d'individus de chaque classe, sont présentées dans la Figure 1a. Comme les mâles présentent moins de chevauchement d'habitat avec les loups, ils sont rencontrés proportionnellement moins souvent, et les animaux tués observés représentent donc une sélectivité légèrement plus élevée pour les mâles lors de la rencontre (Fig. 1b). En revanche, au niveau de la harde, les deux classes d'adultes sont sous-représentées et les faons sont fortement surreprésentés (Fig. 1c). Il y a moins de mâles que

de femelles dans la population (Tableau 1), mais comme les femelles sont dans des groupes plus importants, le nombre de groupes de mâles et de femelles est presque égal. Les faons sont présents dans beaucoup moins d'équivalents de groupes, car ils représentent une petite proportion des hardes de biches et de faons dans lesquels ils se trouvent. Il y a donc moins de rencontres prévues avec des hardes contenant des faons, et le nombre de faons tués représente une forte sélectivité pour les faons lors de la rencontre avec les hardes.

**TABLEAU 2.** Utilisation de l'habitat par les wapitis munis d'un collier dans la vallée de Bow, territoire de la meute Spray et chevauchement de l'habitat avec les loups

Habitat type	Proportional use of habitat by:		
	male clk	female clk	wolves
Pine	0.49	0.33	0.25
Heterogeneous	0.18	0.15	0.13
Spruce	0.21	0.36	0.42
Wet meadows	0.07	0.10	0.10
Dry woods	0.01	0.02	0.03
Aspen	0.04	0.04	0.05
Gassland	0.00	0.00	0.01
% overlap with wolves	70.3	88.8	

**NOTE :** L'utilisation de l'habitat du wapiti est résumée à partir de données fournies par J. Woods



**FIG. 1.** Sélectivité des classes de wapitis par les loups, basée sur le nombre total d'individus (a), le nombre d'individus, corrigé pour le chevauchement des habitats (b), et le nombre de hardes, également corrigé pour le chevauchement des habitats (c). M, mâle adulte : F, femelle adulte : Y, jeune de l'année (faon). Les barres d'erreur sont des intervalles de confiance à 95%

### Sélectivité selon l'âge et l'état corporel

La distribution des âges des wapitis adultes tués par les loups diffère significativement de la distribution des âges des animaux tués sur les routes et les voies ferrées, tant pour les mâles ( $\chi^2 = 14,4$ , 3 df,  $p < 0,005$ ) que pour les femelles ( $\chi^2 = 18,8$ , 2 df,  $p < 0,001$ ). Pour les deux sexes, les animaux âgés sont surreprésentés et les jeunes adultes sont sous-représentés dans le nombre de prédatés (Fig. 2).

Parmi les jeunes d'un an, plus de mâles que de femelles ont été prédatés (7 *vs.* 0,  $\chi^2 = 7,0$ , 1 df,  $p < 0,001$  ; 2 animaux tués n'ont pas été sexés). Seuls 14 des 38 faons prédatés par des loups ont pu être sexés, et ceux-ci n'ont pas indiqué de sélection pour l'un ou l'autre sexe (6 mâles, 8 femelles,  $\chi^2 = 0,3$ , 1 df,  $p = 0,59$ ).

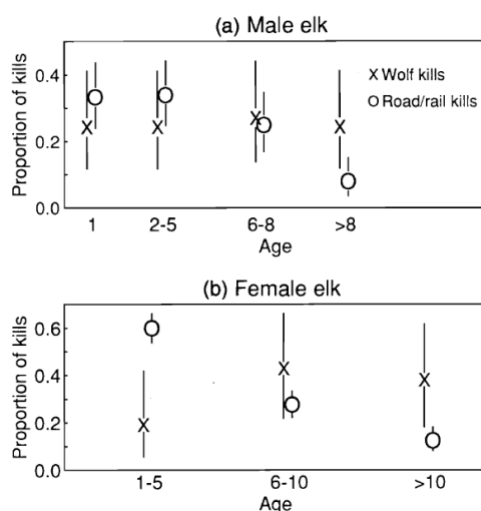


**TABLEAU 3.** Résumé des wapitis tués par des loups trouvés dans le PNB. Septembre 1985 - mai 1990

	Adults		Yearlings			Calves			Total
	M	F	M	F	U	M	F	U	
Spray pack	22	14	4		2	6	8	20	76
Baker pack	5	5	3					6	19
Total	27	19	7		2	6	8	26	95

**NOTE :** M : mâles ; F : femelles, U : sexe indéterminé

Les mâchoires des wapitis de moins de 4 ans tués par les loups étaient 0,70 mm plus longues que celles des wapitis tués par la route et le rail, calculées mois par mois. Les quantiles à 95% bootstrapés étaient de -4,08 à 5,83 mm, ce qui indique que la différence n'est pas significative. Pour les jeunes wapitis uniquement, les mâchoires des individus prédatés étaient plus longues de 1,28 mm, avec des quantiles à 95% de -3,41 à 6,27, ce qui indique une fois de plus qu'il n'y a pas de différence. La longueur des mâchoires des wapitis adultes tués par les loups n'était pas différente de celle des wapitis tués par la route et le rail (Tableau 4).



**FIG. 2.** Âges des wapitis tués par les loups comparés à ceux des wapitis tués sur la route ou la voie ferrée. Les barres d'erreur sont des intervalles de confiance binomiaux à 95%

Les bois des wapitis tués par les loups avaient tendance à être plus grands dans les trois mesures que ceux des wapitis tués par la route et le rail (Tableau 5), mais les différences n'étaient pas significatives. L'asymétrie gauche-droite des trois caractéristiques ne diffère pas entre les wapitis tués par les loups et ceux tués sur les routes et les voies ferrées (poids :  $U = 502$ ,  $n = 62$ ,  $p = 0,18$  ; longueur :  $U = 517$ ,  $n = 67$ ,  $p = 0,29$  ; longueur des sourcils :  $U = 474$ ,  $n = 65$ ,  $p = 0,43$ ).

**TABLEAU 4.** Comparaison de la longueur de la mâchoire des wapitis adultes de plus de 4 ans tués par les loups et des échantillons de population prélevés sur des animaux tués sur les routes et les voies ferrées

	Road and rail kills		Wolf kills		Difference
	<i>n</i>	Length (mm)	<i>n</i>	Length (mm)	
Males	30	348.0 (2.0)	18	348.1 (2.6)	$t = 0.01$ , $p > 0.5$
Females	81	331.8 (1.0)	15	334.7 (2.9)	$t = 1.14$ , $p > 0.2$

**NOTE :** Les chiffres entre parenthèses indiquent l'erreur standard

Les mâles adultes et les femelles adultes tués par les loups étaient en moins bonne condition que les animaux tués par les routes et les chemins de fer, selon le taux de graisse du fémur



(Tableau 6). Les niveaux de graisse du fémur des jeunes wapitis tués par les loups n'étaient pas significativement différents de ceux des jeunes wapitis tués sur la route et la voie ferrée.

**TABLEAU 5.** Comparaison des mesures des bois des wapitis tués par les loups et de ceux tués par la route et le rail

	Différence	% différence
Weight (g)	+25 (-244 - +287)	+1.1
Total length (cm)	+1.9 (-2.6 - +6.2)	+2.0
Brow tine (cm)	+1.7 (-0.2 - +3.6)	+5.5

**NOTE :** Le calcul de la différence est expliqué dans le texte. Une différence de 0 est attendue si les proies ne diffèrent pas des animaux tués sur la route et le rail : une différence positive indique que les bois des proies sont plus grands que ceux des animaux tués sur la route et le rail. Les valeurs entre parenthèses indiquent les quantiles de 2,5 à 97,5%

**TABLEAU 6.** Comparaisons de la graisse du fémur des loups tués (W) et des animaux tués par la route et le rail (R)

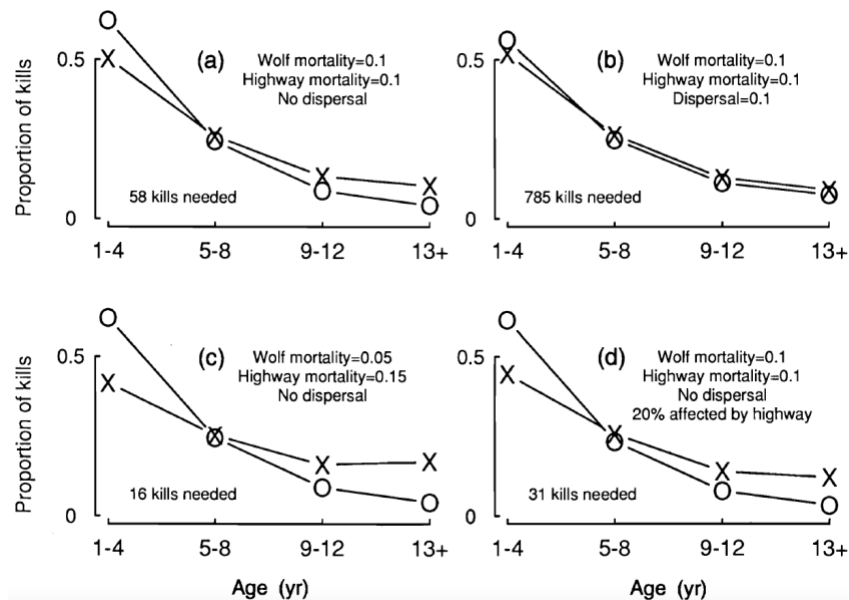
	1 (>75%)		2 (50-75%)		3 (25-50%)		4 (<25%)		Différence
	R	W	R	W	R	W	R	W	
Adult males	38	8	9	7	3	0	4	2	0.52 (0.31-0.72)
Adult females	55	5	9	2	2	0	4	2	0.58 (0.41-0.77)
Calves	19	9	6	7	12	4	12	4	0.12 (-0.26-0.49)

**NOTE :** Les données sont ici additionnées pour tous les mois, mais le calcul de la différence moyenne a compensé les changements mensuels dans les niveaux de graisse et la différence de distribution temporelle des échantillons. Une différence moyenne de 0 est attendue si les animaux tués par les loups ne diffèrent pas de la population : une différence positive indique que les animaux tués par les loups sont dans des classes de graisse plus élevées et donc en moins bonne condition. Les nombres entre parenthèses sont les quantiles 2,5 et 97,5% de 1000 estimations bootstrappées. En raison des différentes distributions temporelles, une comparaison directe des valeurs dans le tableau serait biaisée (voir le texte)

## DISCUSSION

### Sélection des classes de wapitis

De nombreuses études de prédation sur les orignaux ont démontré une sélection pour les jeunes (Mech 1966 ; Stephenson et Johnson 1973 ; Rausch et al. 1974 ; Haber 1977 ; Peterson 1977 ; Fuller et Keith 1980 ; Peterson et al. 1984), alors que dans d'autres études les jeunes ont été pris proportionnellement à leur abondance (Messier et Crete 1985 ; Bjorge et Gunson 1989), ou la sélectivité a changé selon les saisons (Ballard et al. 1987). Une **sélectivité** similaire pour les jeunes et les vieux animaux a été constatée dans la plupart des études de prédation sur les cerfs de Virginie (Pimlott et al. 1969 ; Mech et Frenzel 1971 ; Mech et Karns 1977 ; Fritts et Mech 1981), bien que la sélectivité pour les jeunes ne soit pas toujours apparente (Kolenosky 1972). La sélectivité pour les faons de caribous a été rapportée par Murie (1944) mais pas par Haber (1977) ou Ballard et al. (1981), peut-être à cause de la ségrégation entre les loups et les zones de mise-bas des caribous. La sélectivité pour les faons peut être plus forte lorsque l'espèce proie est plus abondante (Potvin et al. 1988) ou lorsque les hivers de neige épaisse les rendent plus **vulnérables** (Mech et al. 1987). Cependant, l'épaisseur de la neige n'affecte pas toujours la sélectivité pour les faons (Fuller 1991).



**FIG. 3.** Exemples de résultats d'une simulation de prédation sur une population structurée par âge et soumise à la mortalité routière. O : Le nombre d'animaux tués sur la route représente la structure d'âge de la population ; X : le nombre d'animaux tués par les loups représente la structure d'âge des loups tués. Le nombre de loups tués qu'il faudrait trouver pour créer une différence significative ( $\chi^2$ ) entre les distributions d'âge des loups tués et des animaux tués sur la route est enregistré avec chaque graphique

La sélectivité pour les faons, lorsqu'ils sont disponibles, est attendue, car ils sont généralement plus lents, moins dangereux et inexpérimentés vis-à-vis des prédateurs (Mech 1970). L'absence d'une forte sélectivité pour les faons, considérée sur une base individuelle (Fig. 1a et 1b), est donc surprenante. Je soutiens ci-dessous que les faons sont fortement préférés par les loups, mais qu'ils ne sont pas fortement sélectionnés en général en raison de l'organisation sociale des wapitis.

**TABEAU 7.** Âge des wapitis tués par les loups à proximité et à distance de la source principale de mortalité due à l'homme, la Route Trans Canadienne (TCH)

	< 1000 m from TCH			> 1000 m from TCH			U	p
	n	Mean	SE	n	Mean	SE		
Adult males	15	4.40	0.98	17	6.29	3.16	169	0.06
Adult females	10	7.30	1.29	9	11.78	2.14	68	0.03
All adults	25	5.56	0.81	26	8.19	1.00	438	0.03

Les loups montrent une sélectivité globale faible et similaire pour les wapitis mâles adultes, calculée sur une base individuelle. Les femelles sont fortement sous-représentées dans l'ensemble. Chez l'orignal, les mâles adultes sont sélectionnés par rapport aux femelles adultes dans certains systèmes (Fuller et Keith 1980 ; Bjorge et Gunson 1989), tandis que les femelles sont sélectionnées dans d'autres (Ballard et al. 1981 ; Peterson et al. 1984). Dans d'autres régions, il n'y a pas de sélectivité (Stephenson et Johnson 1973 ; Messier et Crete 1985 ; Ballard et al. 1987), ou le sexe sélectionné peut changer selon les saisons (Peterson 1977). Chez le cerf de Virginie adulte, les mâles sont préférés aux femelles (Stenlund 1955 ; Pimlott et al. 1969 ; Kolenosky 1972 ; Mech et Karns 1977), ou aucune sélectivité n'est constatée (Mech et Frenzel 1971 ; Fritts et Mech 1981). La sélectivité pour les mâles adultes est souvent attribuée au fait que les mâles sont en moins bonne condition que les femelles pendant l'hiver, en raison de l'épuisement des réserves de graisse pendant le rut d'automne

(par exemple, Flook 1970 Bibikov 1982). Cependant, dans Banff, les wapitis adultes femelles et mâles tués sur la route et les trains en hiver ont la même teneur en graisse au niveau du fémur (Les femelles sont en moyenne en dessous de 0,07 d'une classe de graisse ; les approximations de l'intervalle de confiance bootstrapped à 95% se situent entre 0,57 d'une classe en dessous et 0,46 d'une classe en dessus). Les niveaux de graisse du fémur ne fournissent aucune preuve que la sélectivité pour les mâles adultes est due à leur moins bonne condition.

### **L'effet des hardes**

La distribution spatiale des cerfs mâles et femelles a été proposée comme un facteur générant une prédation accrue sur les mâles, qui ont tendance à se trouver à la périphérie des zones d'hivernage, où ils sont plus susceptibles d'être rencontrés par les loups (Kolenosky 1972 ; Fritts et Mech 1981). Un effet similaire peut expliquer la préférence pour les wapitis mâles d'un an parmi les animaux tués par les loups à Banff. Les jeunes mâles restent avec leur mère jusqu'au rut, à l'automne de leur deuxième année (yearling), moment où le mâle qui tient le harem chasse les mâles yearlings à la périphérie de son territoire, tandis que les femelles yearlings restent dans la harde du harem (Altmann 1960). Dans cette étude, les mâles d'un an ont souvent été observés à la périphérie des grandes hardes pendant l'hiver. Les individus périphériques sont les premiers à être rencontrés lorsque les loups attaquent une harde de wapitis, et les mâles naïfs d'un an sont probablement particulièrement vulnérables lors de ces rencontres.

En hiver, les wapitis sont généralement présents en petits groupes de mâles et en grands groupes de biches et de faons. Les animaux d'un groupe peuvent voir et entendre les autres membres du groupe et tous peuvent réagir ensemble en cas de danger (Nelson et Mech 1981). Tous les animaux d'un groupe détectent l'approche d'un être humain, commencent à bouger et s'enfuient à peu près en même temps. Bien que les wapitis puissent réagir différemment à un humain qu'à un loup qui s'approche, l'augmentation du seuil de fuite en réponse à mon approche lorsque des loups se trouvaient dans la zone ou avaient récemment tué à proximité, démontre que la présence de loups rend les wapitis plus enclins à fuir. **Cette méfiance accrue rend probablement les wapitis moins vulnérables aux attaques ultérieures des loups, un exemple de dépression des ressources** (Charnov et al. 1976). On ne sait pas combien de temps cet effet persiste, mais la diminution de la vulnérabilité peut expliquer pourquoi il est rare que des animaux du même groupe soient tués consécutivement. Carbyn (1974) a suggéré que la vigilance accrue des wapitis après une attaque de loups incite ces derniers à se déplacer vers une autre zone. Les loups se déplacent sur l'ensemble de leur territoire et ne restent pas dans des zones individuelles de forte densité de proies (Carbyn 1983) et les animaux tués sont distribués plus uniformément que les proies (Fritts et Mech 1981). Ces schémas indiquent que les animaux tués ne peuvent pas l'être de façon répétée dans un même groupe.

La taille relativement petite des hardes par rapport aux distances qui les séparent, la réponse coordonnée des hardes, leur méfiance accrue suite à une attaque de loups et le déplacement des loups d'une harde à l'autre impliquent que les hardes doivent être considérés comme l'unité rencontrée par les loups. La disponibilité des proies devrait alors être exprimée par le nombre de hardes d'un type de proie donné (espèce ou classe d'âge-sexe) plutôt que par le nombre d'individus. Si les loups n'avaient pas de préférences, le nombre de tués d'un type de proie serait proportionnel au nombre de hardes.

Lorsque la **sélectivité** est calculée sur la base du nombre de hardes disponibles, une très forte sélectivité pour les faons apparaît, ainsi qu'une forte sous-représentation des adultes mâles et femelles. Les mâles adultes sont légèrement sélectionnés par rapport aux femelles adultes. Le nombre relativement élevé de mâles dans l'échantillon d'animaux tués est compensé par la taille plus petite des hardes de mâles, qui sont donc aussi abondants que les hardes de femelles et aussi susceptibles d'être rencontrés par les loups. Les femelles peuvent être sous-représentées par rapport aux mâles parce qu'elles se trouvent généralement dans des hardes avec des faons, qui sont fortement préférés par les loups dans cette analyse. Lorsque les loups rencontrent une harde biche-faon, ils sont susceptibles d'attaquer un faon, et les femelles alertées deviennent moins vulnérables à la prédation. **Les mâles n'ont généralement pas l'avantage d'avoir des faons pour détourner la prédation.**

De ce point de vue, les mâles ne sont pas nécessairement plus vulnérables ou préférés que les femelles. **Les loups les rencontrent proportionnellement plus souvent parce qu'ils sont présents dans de petites hardes, donc relativement plus nombreux, et qu'ils n'ont pas l'avantage de s'associer à des faons.** Les faons, bien que préférés par les loups, ne sont pas hautement sélectionnés dans l'ensemble, parce qu'ils sont présents dans moins de groupes.

### **Sélection selon l'âge**

**Parmi les wapitis adultes, les animaux plus âgés sont surreprésentés dans les prédatons et les plus jeunes sont sous-représentés par rapport aux mortalités routières et ferroviaires.** La sélection pour les animaux âgés est une constatation commune dans les études sur la prédation des loups sur les orignaux (Haber 1977 ; Peterson 1977 ; Fuller et Keith 1980 ; Peterson et al. 1984 ; Messier et Crete 1985 ; Bjorge et Gunson 1989), et dans la plupart des études sur la prédation des cerfs de Virginie (Pimlott et al. 1969 ; Mech et Frenzel 1971 ; Mech et Karns 1977 ; Fritts et Mech 1981) et des mouflons de Dall (Murie 1944). La sélectivité pour les animaux âgés est généralement attribuée au développement progressif de pathologies débilitantes avec l'âge (Mech 1966 ; Peterson et al. 1984), bien que les effets du stress environnemental pendant le développement puissent rendre les animaux plus jeunes vulnérables (Peterson 1977) et les variables de l'habitat telles que l'épaisseur de la neige peuvent modifier la sélectivité (Mech et al. 1987). **Des anomalies évidentes telles que des fractures cicatrisées ont rarement été observées chez les wapitis de Banff et ont été trouvées à la fois chez ceux prédatés et ceux tués accidentellement.** Flook (1970) a rapporté une diminution de la graisse périnéphrique chez les wapitis mâles de plus de 7 ans, mais pas chez les femelles âgées. Les hépatiques sont des parasites fréquents et parfois mortels dans Banff (Woods 1991) et peuvent rendre les animaux plus âgés plus sensibles à la prédation.

**Une autre explication est que les animaux tués par la route et la voie ferrée sont plus jeunes. Comme les wapitis de Banff sont très fidèles à leur domaine vital (Woods 1991), les animaux dont le domaine chevauche la route ou la voie ferrée sont moins susceptibles de survivre jusqu'à un âge avancé que les animaux éloignés de ces sources importantes de mortalité ;** cependant, les deux groupes, près et loin des routes, sont vulnérables à la prédation. Le même effet peut se produire lorsque l'échantillon de population provient des animaux tués par les chasseurs, les animaux les plus prudents ou les plus éloignés vivant plus longtemps et n'apparaissant pas dans l'échantillon de population, mais étant toujours vulnérables à la prédation.

Pour explorer l'étendue de ce biais, j'ai créé un modèle avec deux sous-populations simples de proies structurées par âge. Seule une sous-population est sujette à la mortalité des autoroutes (ou des chasseurs), ce qui fournit l'échantillon de la structure d'âge de la population. Les deux sous-populations sont la proie des loups. Ni les véhicules (ou les chasseurs) ni les loups ne sont sélectifs en fonction de l'âge ; toutes les classes d'âge d'une sous-population ont le même taux de mortalité. Un nombre constant d'animaux entre chaque année dans la classe d'âge la plus jeune et une distribution stable des âges est établie. Il peut y avoir des mouvements entre les sous-populations, les animaux de tous âges étant également susceptibles de changer de sous-population. Les proportions d'animaux tués par les loups et les autoroutes sont calculées pour quatre classes d'âge (1-4, 5-8, 9-12, 13+). En utilisant l'analyse  $\chi^2$ , je calcule ensuite le nombre d'animaux tués qui serait nécessaire pour que ces deux distributions d'âge soient significativement différentes.

Les simulations montrent qu'une sélectivité apparente pour les animaux âgés peut se produire simplement en raison de la ségrégation des proies en deux sous-populations, l'une vulnérable à la mortalité sur les autoroutes et l'autre non (Fig. 3a). Le taux de mortalité routière de 0,1 dans la Figure 3a ne s'applique qu'aux 50% de la population vulnérables à la mortalité routière ; le taux global de mortalité routière est donc de 0,05. Un échange assez faible entre les deux sous-populations (10% des animaux par an) peut éliminer l'effet (Fig. 3b). Cependant, si la mortalité due à l'autoroute est plus élevée que la mortalité due aux loups (Fig. 3c) ou si seule une petite partie de la population est menacée par l'autoroute (Fig. 3d), la sélectivité apparente est plus prononcée. De faibles taux de dispersion n'éliminent pas ce biais dans ces conditions. Des taux de mortalité plus élevés (c'est-à-dire des durées de vie des proies plus courtes) augmentent la sélectivité apparente.

Les wapitis tués par les loups à plus de 1 km de l'autoroute et de la voie ferrée dans Banff ont tendance à être plus âgés que les animaux chassés près de ces sources de mortalité (Tableau 7). Ceci soutient indirectement l'idée de deux sous-populations, avec plus d'animaux âgés loin des sources de mortalité. Comme le montre le modèle ci-dessus, cela peut générer une sélectivité apparente des loups pour les vieux animaux là où il n'y en a pas.

Dans de nombreuses études sur les loups, les proies tuées par les chasseurs (par exemple, Mech et Frenzel 1971 ; Kolenosky 1972 ; Bibikov 1982 ; Fritts et Mech 1981 ; Carbyn 1983 ; Messier et Crete 1985 ; Bjorge et Gunson 1989) ou les animaux tués par les voitures (Pimlott et al. 1969) sont utilisés pour déterminer la structure d'âge de la population. Fritts et Mech (1981) ont suggéré que les animaux tués par les chasseurs, qui constituaient leur échantillon de population, affectaient la répartition par âge et par sexe de la population et des animaux tués par les loups. Cependant, la sélectivité pour les animaux âgés a également été démontrée lorsque les animaux tués ont été comparés à l'âge des animaux capturés vivants ou à des distributions d'âge théoriques (Peterson 1977 ; Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987). Les loups sélectionnent probablement les animaux âgés dans de nombreux systèmes, mais le biais décrit ci-dessus pourrait surestimer cette sélectivité ou créer l'apparence d'une sélectivité alors qu'il n'y en a pas.

### Sélection selon l'état corporel

On pense que les loups prennent proportionnellement plus d'animaux malades et faibles qu'il n'y en a dans la population, en particulier des espèces difficiles à capturer, comme l'élan (Mech 1970 ; Temple 1987). **Cependant, les preuves de cette croyance sont souvent peu nombreuses ou contradictoires.** Plusieurs études ont montré des pathologies accrues ou de faibles niveaux de graisse dans la moelle du fémur (une indication de réserves énergétiques très faibles ; Mech et DelGiudice 1985) chez les orignaux tués par les loups (Peterson et al. 1984 ; Messier et Crete 1985), mais les comparaisons entre les populations ne sont généralement pas disponibles. D'autres études n'ont pas montré de différences dans les niveaux de graisse des femelles entre les orignaux tués et les échantillons représentatifs de la population (Stephenson et Johnson 1973 ; Rausch et al. 1974 ; Ballard et al. 1981 ; Ballard et al. 1987). **Un développement plus lent et des pathologies de la mâchoire plus fréquentes ont été notés chez les cerfs de Virginie tués par les loups** (Mech et Frenzel 1971), mais les niveaux de graisse du fémur étaient élevés (Fritts et Mech 1981) ou ne différaient pas de ceux de la population (Mech et Frenzel 1971). Les wapitis tués par les loups dans le Riding Mountain National Park avaient des niveaux de graisse du fémur élevés (Carbyn 1983).

L'absence de différences significatives dans les mesures des mâchoires et des bois entre les animaux tués par les loups et ceux tués sur les routes et les voies ferrées indique que les loups ne sélectionnent pas les animaux sur la base de ces indicateurs de taille corporelle. Cependant, dans les trois mesures, les bois des loups tués étaient plus grands que ceux des animaux tués sur la route et le rail, bien qu'une seule comparaison soit significative. **Cette différence suggère que les plus grands mâles d'un âge donné peuvent être plus vulnérables à la prédation.** Un plus grand échantillon d'animaux tués est nécessaire pour vérifier cette légère sélectivité.

**En revanche, les taux de graisse du fémur indiquent que les wapitis adultes mâles et femelles tués par les loups étaient, en moyenne, en bien moins bonne condition au moment de la prédation que les wapitis tués par les routes et les chemins de fer.** Si le mauvais état est dû à une maladie ou à une forte charge parasitaire, l'animal peut être rendu sensible. Alternativement, un animal proche de la famine peut se nourrir davantage et être plus vulnérable que les animaux qui peuvent consacrer plus de temps à la vigilance ou à se mettre à l'abri (McNamara et Houston 1987).

L'observation selon laquelle les adultes tués par les loups sont en moins bonne condition que les animaux tués par la route et le rail, alors que les faons tués, qui sont préférés par les loups (Fig.1c), ne sont pas différents de la population, est cohérente avec l'hypothèse de Temple (1987) selon laquelle les prédateurs devraient sélectionner les individus inférieurs à la norme des espèces de proies qui sont les plus difficiles à attraper. L'hypothèse de Temple est basée sur la probabilité de réussite d'une attaque dans une série d'attaques séquentielles. Dans les attaques de loups sur les wapitis, le succès de l'attaque est sans aucun doute important, puisque le succès des loups varie généralement de 5% sur les grandes proies (Mech 1966 ; Haber 1977 ; Peterson et al. 1984) à plus de 40% sur les petits ongulés dans certaines conditions (Kolenosky 1972). Les loups semblent choisir les faons lors de rencontres simultanées avec des biches et des faons, mais on ne sait pas si les loups peuvent identifier des individus inférieurs aux normes ou vulnérables lorsqu'ils rencontrent une harde, ou si le succès différentiel de capture est la seule raison de la sélectivité observée pour les animaux en mauvaise condition.