

Effet de l'épaisseur de la neige sur la prédation et l'activité de charognage des loups gris

EFFECT OF SNOW DEPTH ON PREDATION AND SCAVENGING BY GRAY WOLVES

DAVID J. HUGGARD, Department of Zoology, University of British Columbia, 6270 University Boulevard, Vancouver, BC V6T 1Z4, Canada

J. Wildl. Manage. 57(2):1993

Résumé

La neige peut affecter les taux de prédation des loups, la composition de leur régime alimentaire et leur activité de charognage, qui sont des éléments importants dans la compréhension et la gestion des systèmes loup-proie. Ainsi, j'ai localisé des wapitis (*Cervus elaphus*) tués par des loups gris (*Canis lupus*, ci-après dénommés loups) dans le parc national de Banff, en Alberta, pendant 5 hivers, et j'ai suivi une meute de loups de manière intensive pendant un hiver afin de déterminer les effets de l'épaisseur de la neige sur la prédation par les loups. Le taux de prédation a augmenté ($P < 0,001$) de 1 ongulé/5,4 jours sans neige à 1 ongulé/1,1 jour avec une épaisseur de neige de 60 cm. Un nombre similaire ($P > 0,5$) de faons ($n = 24$) et d'adultes ($n = 28$) ont été tués dans de la neige peu profonde ; la plupart des faons (9 sur 11) ont été tués à des profondeurs de neige intermédiaires qui ont gêné les faons mais pas les adultes ; et seuls les adultes ($n = 9$) ont été tués dans de la neige profonde qui a gêné les deux classes d'âge de wapitis. Le charognage des carcasses d'ongulés s'est produit à des profondeurs de neige moins importantes ($P < 0,01$) que les prédictions. Mes données indiquent que l'épaisseur de la neige pourrait ajouter une variation substantielle, indépendante de la densité, aux interactions entre les loups et leurs proies et affecter les classes de proies qui sont tuées.

INTRODUCTION

La neige est une composante omniprésente de l'environnement nordique en hiver et a des effets complexes sur le comportement des loups et de leurs proies (Telfer et Kelsall 1984, Fuller 1991). La neige profonde peut gêner les mouvements des loups et des ongulés, mais les loups ont des pieds plus légers que la plupart des ongulés (Mech et al. 1971, Telfer et Kelsall 1984) et peuvent souvent se déplacer sur une croûte de neige qui ne supporte pas leurs proies (Peterson 1977). Le succès de chasse des loups augmente généralement dans la neige épaisse à moins qu'elle ne soit très molle (Kolenosky 1972, Peterson et Allen 1974, Haber 1977) et le taux de prédation peut augmenter avec l'épaisseur de la neige (Nelson et Mech 1986). De même, la proportion de la carcasse que les loups mangent avant de l'abandonner diminue avec l'augmentation de l'épaisseur de la neige (Pimlott et al. 1969, Mech et al. 1971, Carbyn 1983, Potvin et al. 1988), mais reste généralement supérieure à 80%. La neige affecte également la composition du régime alimentaire des loups, mais un modèle cohérent n'est pas évident (Fuller 1991). Dans plusieurs études, les faons sont devenus une composante plus importante du régime alimentaire dans la neige épaisse (par exemple Peterson 1977, Ballard et al. 1987), alors que dans d'autres, les femelles adultes sont devenues plus vulnérables (Mech et Frenzel 1971, Haber 1977), ou qu'il n'y avait pas d'effet apparent de la neige sur la composition du régime alimentaire (Fuller 1991). En affectant les taux de prédation, la composition du régime alimentaire et peut-être l'utilisation des carcasses et le

charognage, la neige peut modifier la **réponse fonctionnelle** des loups et influencer la dynamique entre les loups et leurs proies. De plus, comme la prise de nourriture en hiver affecte la production et la survie des petits, la neige peut influencer la réponse **numérique des loups** (Nelson et Mech 1986).

J'examine ici l'effet de l'épaisseur de la neige sur le taux de prédation et la composition du régime alimentaire des loups dans le parc national de Banff, en Alberta. Le cerf wapiti était la proie principale, mais 5 autres espèces d'ongulés ont également été chassées par les loups, et les carcasses d'ongulés étaient disponibles pour le charognage. J'utilise également les changements dans les taux de prédation pour déterminer si les loups évitent le charognage par rapport à la chasse, et j'examine les implications des résultats pour la dynamique prédateur-proie.

Cette recherche a été généreusement financée par le Service canadien des parcs. Le service des gardes du parc national de Banff, P. Paquet et de nombreux bénévoles ont fourni une aide et des informations précieuses. J. G. Woods, du Service Canadien des parcs, a joué un rôle déterminant dans le lancement de ce projet. A. R. E. Sinclair, J. N. M. Smith et plusieurs autres personnes ont révisé le manuscrit. J'ai bénéficié d'une bourse du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada.

MÉTHODES

L'étude a été menée de septembre 1985 à mai 1990 dans la partie centrale de la vallée de la Bow du parc national de Banff, à 130 km à l'ouest de Calgary (Alberta). La principale zone d'étude était une large vallée (4 km) en forme de U, entourée de hautes montagnes, s'étendant de Banff à Lake Louise, à 55 km au nord-ouest. Le pin tordu (*Pinus contorta*) dominait le fond de la vallée entre 1 350 m et 1 600 m d'altitude, avec des parcelles de trembles (*Populus tremuloides*), des prairies et des prairies humides. Les flancs de la vallée étaient principalement constitués de forêts de sapins subalpins (*Abies lasiocarpa*) et d'épicéas d'Engelmann (*Picea engelmannii*), entrecoupées de forêts claires de douglas (*Pseudo tsuga menziesii*) sur les pentes sèches et de couloirs d'avalanche. La zone a été décrite en détail par Holland et Coen (1982). La vallée était un lieu d'hivernage important pour les wapitis d'octobre à avril, et abritait des populations de cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) et de cerfs muets (*O. hemionus*). Les élans (*Alces alces*) étaient rares dans la vallée, et les mouflons (*Ovis canadensis*) et les chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*) se trouvaient principalement sur les pentes adjacentes. Deux meutes de 5 à 8 loups étaient présentes dans la région pendant cette période. Un à quatre loups ont été radio-équipés dans les deux meutes pendant l'étude et ont été localisés plusieurs fois par semaine depuis le sol lorsque cela était possible, ou depuis un hélicoptère. Le suivi intensif d'une meute pendant l'hiver 1989-90 a permis d'obtenir un enregistrement plus complet des animaux tués et des carcasses fouillées, et a permis d'évaluer les taux de prédation. Des chutes de neige fréquentes ont permis un suivi quasi quotidien de la mi-décembre à la mi-mars.

Les animaux tués et charognés par les loups

Les animaux tués ou charognés par les loups ont été trouvés en suivant les loups dans la neige ou en localisant par hélicoptère les loups munis de colliers radio. Les preuves qu'un animal a été tué par les loups comprennent une séquence de poursuite évidente dans la neige

ou des preuves de lutte, y compris une végétation endommagée, du sang abondant sur la neige ou des marques de coups de canines sur l'animal (Haber, 1977). Les animaux charognés comprenaient les animaux tués par les trains et les routes qui présentaient des preuves évidentes d'impact, les animaux tombés dans la glace et noyés, les animaux tués sur les routes et utilisés comme appâts pour capturer les loups, et les animaux tués par d'autres prédateurs. J'ai également considéré que les loups faisaient du charognage lorsqu'ils revenaient sur une ancienne carcasse qu'ils avaient abandonnée au moins plusieurs jours auparavant et pendant laquelle ils avaient fait une autre prédation. J'ai exclu les carcasses lorsque je n'étais pas sûr de savoir si les loups avaient tué l'animal ou s'ils faisaient du charognage.

Épaisseur de la neige et composition du régime alimentaire

L'épaisseur de la neige a été enregistrée quotidiennement aux stations météorologiques de Banff, de Lake Louise et à mi-chemin entre les deux. L'épaisseur de la neige dans le fond de la vallée a augmenté de Banff à Lake Louise. Pour résumer les effets de l'emplacement et des changements saisonniers sur l'épaisseur de la neige, des courbes de niveau ont été calculées avec la date comme axe horizontal et la position dans la vallée (de zéro à Banff à 55 km à Lake Louise) comme axe vertical. L'épaisseur de neige attendue à une date et à un endroit spécifique a été interpolée à partir des courbes de niveau de l'épaisseur de neige. J'ai utilisé cette technique pour calculer l'épaisseur de neige attendue lors de toutes les prédatons et événements de charognage dans la vallée de la Bow. J'ai préféré cette méthode à l'utilisation des épaisseurs de neige enregistrées sur les sites de prédation pour plusieurs raisons. **Tout d'abord**, l'épaisseur de la neige n'a pas été enregistrée sur de nombreux sites de prédation découverts au début de l'étude. **Deuxièmement**, la zone près d'un animal tué est souvent tassée par les loups et les charognards au moment où l'on trouve l'animal tué. **Troisièmement**, l'épaisseur de neige calculée à partir des courbes de niveau donne l'épaisseur de neige à laquelle l'animal a été exposé dans la zone générale de la prédation, plutôt qu'uniquement sur le site de prédation. Les données concernant le fond de la vallée ne s'appliquaient pas à quelques animaux tués dans des vallées latérales ou à des altitudes élevées en bordure de la vallée de Bow, et les épaisseurs de neige enregistrées dans la zone de la prédation ont été utilisées. Les faons de wapiti sont sérieusement gênés par des épaisseurs de neige supérieures à 51 cm, tandis que les adultes sont sérieusement gênés par des épaisseurs supérieures à 58 cm (Trottier et al. 1983). Tous les wapitis tués par les loups en hiver pendant l'étude (1986-90) ont donc été comptabilisés comme faons ou adultes dans 3 catégories d'épaisseur de neige : < 51 cm, 51-58 cm, et > 58 cm.

Temps écoulé depuis la prédation précédente

Le temps écoulé depuis la dernière prédation des loups a été calculé pour toutes les prédatons et événements de charognage lorsque je pensais, d'après le suivi de la neige et la télémétrie, que je n'avais pas manqué de prédation depuis celle précédente connue. Je n'ai utilisé que les données provenant du suivi intensif d'une meute en 1989-90. Les prédatons manquées ont été suspectées lorsque les loups ont passé plus d'un jour dans une zone et qu'aucune carcasse n'a été trouvée, ou que les excréments collectés à ce moment-là contenaient des poils d'une espèce différente de celle de la prédation précédente connue. Je n'ai pas calculé le temps écoulé depuis la prédation précédente si une prédation avait eu lieu depuis la prédation précédente, car la prédation fournissait une quantité inconnue et variable de nourriture à la meute. De même, seul le premier épisode de charognage dans une série d'épisodes consécutifs de charognage a été utilisé pour ces calculs. Les observations sur le

terrain ont indiqué que les jeunes wapitis ou les ongulés plus petits tués ont nourri une meute de loups pendant environ un jour, alors que les wapitis adultes tués ont fourni de la nourriture pendant deux jours. Pour estimer le temps écoulé depuis l'abandon de la précédente prédation, j'ai soustrait 1 jour du temps écoulé depuis la prédation précédente s'il s'agissait d'un faon ou d'un ongulé plus petit et 2 jours s'il s'agissait d'un wapiti adulte.

Méthodes statistiques

J'ai utilisé un tableau de contingence du chi carré pour tester l'hypothèse nulle selon laquelle les proportions de faon et d'adultes dans le régime alimentaire des loups ne différaient pas dans les 3 catégories d'épaisseur de neige. J'ai utilisé la régression linéaire pour tester une relation entre les jours depuis la dernière prédation et l'épaisseur de la neige, et entre la distance entre les prédatons et les jours depuis la dernière prédation. Un test-*t* a permis de vérifier s'il existait une différence entre l'épaisseur moyenne de la neige au moment du charognage et au moment de la prédation. Le logiciel System for Statistics (SYSTAT) (Wilkinson1988) a été utilisé pour toutes les analyses.

RÉSULTATS

Épaisseur de la neige et composition du régime alimentaire

L'épaisseur de la neige a été déterminée pour 72 animaux tués, 31 trouvés par pistage, 41 trouvés depuis l'air. Les faons et les wapitis adultes étaient en nombre à peu près égal dans le régime alimentaire lorsque la neige se situait entre zéro et 50 cm, les faons prédominaient dans 50-60 cm de neige et seuls les adultes ont été tués dans de la neige plus profonde (Fig. 1). La composition du régime alimentaire dans la plage de 40 à 50 cm doit être traitée avec prudence car seulement 5 animaux tués ont été trouvés dans cette catégorie.

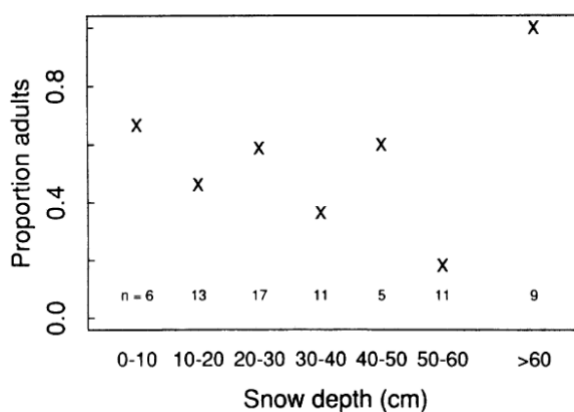


Fig. 1. Proportion d'adultes parmi les wapitis tués par les loups dans les catégories d'épaisseur de neige de 10 cm dans le parc national de Banff, Alberta, 1985-90. La taille des échantillons pour chaque catégorie est indiquée au bas de la page

Les animaux tués ont été classés par classe d'âge dans les 3 catégories suggérées par les travaux de Trottier et al. (1983) (Tableau 1). La proportion de faons et d'adultes tués diffère ($\chi^2 = 13,4$, 2 df, $P = 0,001$) entre les catégories d'épaisseur de neige. Deux des six cellules du tableau de contingence avaient des fréquences attendues entre 4 et 5. Cependant, la différence observée est hautement significative et devrait être robuste à la violation de l'hypothèse du test χ^2 et selon laquelle < 20% des valeurs attendues sont < 5.

Tableau 1. Nombre de wapitis tués par des loups à différentes profondeurs dans le parc national de Banff, Alberta, hivers 1985-90

Snow depth (cm) ^a	Number of elk killed by wolves	
	Calves	Adults
<51	24	28
51-58	9	2
>58	0	9

^a Les faons sont gênés par des épaisseurs de neige supérieures à 51 cm, alors que les adultes sont gênés par des épaisseurs supérieures à 58 cm (Trottier et al. 1983)

L'épaisseur moyenne de la neige lors des prédatons dans la catégorie < 51 cm était de 26,8 cm, seuls 5 des 52 prédatons ont eu lieu dans une neige de plus de 40 cm, et la composition du régime alimentaire est restée similaire entre zéro et 50 cm (Fig. 1). Par conséquent, je considère que les animaux tués dans cette catégorie sont représentatifs de la composition du régime alimentaire sans influence majeure de la neige. Les résultats indiquent une préférence pour les faons, qui ne représentent que 18% de la population hivernale (Huggard 1991). Les changements dans les catégories de neige plus profonde (Tableau 1) sont cohérents avec le fait que les loups se concentrent sur les faons dans la neige de 51 à 58 cm et se tournent vers les adultes ou abandonnent leurs préférences dans la neige de plus de 58 cm d'épaisseur.

Temps de prédation en fonction de l'épaisseur de la neige

Le temps entre deux prédatons consécutives a diminué avec l'augmentation de l'épaisseur de la neige (Fig. 2 ; $r^2 = 0,52$, $P < 0,001$). Ce résultat ne reflète pas simplement le fait que les loups se sont tournés vers les jeunes wapitis, qui sont consommés plus rapidement dans la neige profonde (50-60 cm). Les wapitis adultes ont également été tués et consommés dans la neige profonde, et plusieurs cerfs et jeunes wapitis ont été tués et rapidement consommés dans la neige peu profonde. Par conséquent, lorsque le nombre de jours depuis que les loups ont abandonné leur dernière carcasse a été tracé en fonction de l'épaisseur de la neige, la relation a persisté ($r^2 = 0,46$, $P < 0,001$). La relation observée n'était pas simplement un effet saisonnier ; les points de données pour la neige peu profonde ont été obtenus à la fois au début de l'hiver, avant que la neige ne s'accumule, et à la fin de l'hiver, lorsque la neige a fondu. La distance en ligne droite entre les prédatons consécutives augmentait avec le temps entre les prédatons (Fig. 3 ; $r^2 = 0,24$, $P = 0,03$).

Charognage

Les loups de la meute qui ont été suivis intensivement pendant l'hiver 1989-90 ont été observés en train de fouiller 4 carcasses tuées par des trains, 4 carcasses utilisées comme appâts pour capturer une meute adjacente en vue d'un marquage radio, 3 animaux noyés, 1 wapiti tué par un cougour (*Felis concolor*), 1 animal tué sur la route et 1 ours noir (*Ursus americanus*) précédemment blessé. De plus, la meute a visité d'anciens animaux tués à plusieurs reprises, jusqu'à 2 mois après qu'ils aient été prédatés. Plusieurs de ces visites n'ont pas pu être utilisées pour l'analyse suivante parce qu'elles n'ont pas suivi une prédation ou parce que le temps écoulé depuis la prédation précédent n'était pas connu.

L'épaisseur moyenne de la neige au moment du charognage (23,7 cm, SE = 4,7 cm) était plus faible ($t = 2,84$, 28 df, $P = 0,008$) qu'au moment de la prédation (40,3 cm, SE = 3,4 cm). Le charognage s'est produit au début et à la fin de l'hiver, et dans une moindre mesure pendant l'accumulation maximale de neige au milieu de l'hiver. De vieilles carcasses partiellement consommées, des wapitis noyés et des carcasses issues de collision de trains étaient

disponibles tout au long de l'hiver (Woods 1991). L'épaisseur moyenne de la neige et le temps écoulé depuis la dernière prédation au cours de laquelle le charognage a eu lieu se situaient sur la ligne de régression des deux variables basées sur les conditions au moment de la prédation (Fig. 2). A cette épaisseur de neige, le charognage et les prédictions ont eu lieu après le même temps depuis la prédation précédente.

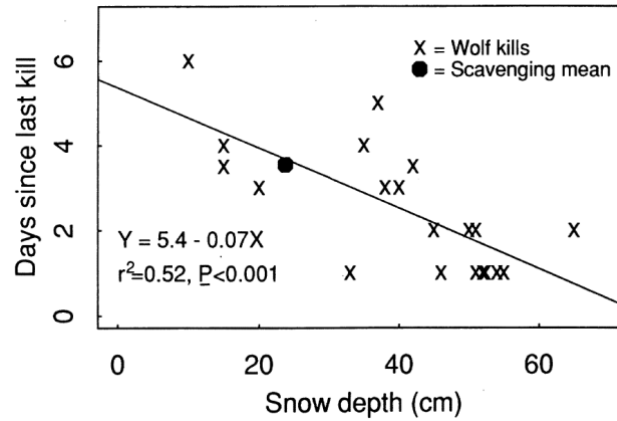


Fig. 2. Temps entre les prédictions consécutives en fonction de l'épaisseur de la neige dans le parc national de Banff, Alberta, 1989-90. Le point large représente les conditions moyennes lors de la prédation. La ligne de régression n'est ajustée qu'à travers les données de prédation

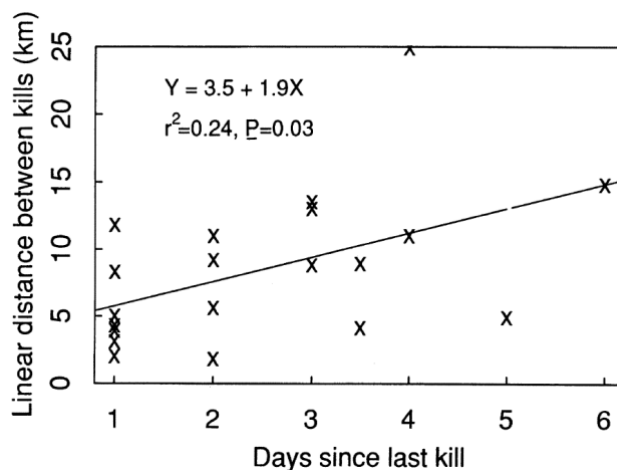


Fig. 3. Distance en ligne droite entre les prédictions de loups en fonction du temps écoulé entre les prédictions dans le parc national de Banff (Alberta), 1989-1990

Pour déterminer si les loups étaient plus enclins à charogner lorsque les taux de prédictions étaient faibles, j'ai comparé le taux de fouille (le nombre de carcasses fouillées divisé par le nombre de carcasses rencontrées) lorsque les prédictions ou les fouilles ont eu lieu moins de 3 jours après la prédation précédente avec le taux de fouille lorsque plus de 3 jours s'étaient écoulés. Seules les données de la période de suivi intensif ont été utilisées. **En supposant que l'abondance des carcasses était globalement la même tout au long de l'hiver, le nombre de carcasses rencontrées par les loups était proportionnel à la distance qu'ils avaient parcourue.** J'ai calculé la distance totale minimale parcourue par les loups dans les catégories < 3 jours et > 3 jours. Il y a eu plus d'événements (prédation et charognage) dans les 3 jours suivant la prédation précédente, mais moins de distance entre chacune d'elle que dans la catégorie > 3 jours, de sorte que la distance totale parcourue en ligne droite était similaire (132 km et 134 km, respectivement). Le nombre de carcasses charognées était également le même dans les deux catégories (5 ; c'est-à-dire 1 carcasse/26-27 km de déplacement). Par conséquent, le

taux de charognage (par carcasse rencontrée) était similaire dans la catégorie < 3 jours et > 3 jours, ne fournissant aucune preuve que le taux de charognage dépendait du temps écoulé depuis la prédation précédente.

DISCUSSION

Effet de la neige sur la composition du régime alimentaire

Le passage de la prédation sur les faons dans la neige modérément profonde à la prédation sur les adultes dans la neige très profonde est semblable au modèle de prédation sur les wapitis rapporté par Carbyn (1983). Dans cette étude, on a vu des faons dans la neige profonde, mais ils étaient peut-être moins nombreux que dans la neige peu profonde. Cela pourrait expliquer l'absence de faons dans l'échantillon d'animaux tués dans la neige profonde (Carbyn 1983). Par ailleurs, lorsque la neige épaisse empêche l'arrivée de tous les wapitis, les loups peuvent tuer tous ceux qu'ils rencontrent.

La variation des effets de la neige sur la composition du régime alimentaire rapportée dans d'autres études pourrait s'expliquer par des effets de seuil similaires de la profondeur de la neige pour d'autres espèces. Fuller (1991) a comparé 3 hivers moyens avec une neige > 40 cm à 3 hivers avec une neige < 26 cm dans le Minnesota et n'a trouvé aucune différence dans la proportion de faons de cerfs de Virginie dans le régime alimentaire des loups. Comme les faons et les cerfs adultes sont gênés par la neige > 40 cm (Trottier et al. 1983, Fuller 1991), les hivers à neige profonde de l'étude de Fuller peuvent représenter la composition du régime alimentaire lorsque tous les cerfs sont gênés, alors que les années à faible neige représentent le régime alimentaire lorsqu'aucun cerf n'est gêné. A des profondeurs de neige intermédiaires (32-40 cm), les faons, mais pas les adultes, peuvent être gênés et devenir une plus grande proportion du régime alimentaire.

Haber (1977) a rapporté la même proportion de veaux d'orignaux dans la neige < 53 cm et dans la neige > 53 cm. Peterson et Allen (1974), cependant, ont trouvé une proportion plus élevée de veaux tués dans la neige d'une épaisseur de > 76 cm sur l'Isle Royale. Haber (1977) a suggéré que cette différence était due au fait que les orignaux de sa zone d'étude défiaient les loups qui les attaquaient, alors que les orignaux de l'Isle Royale fuyaient. Il est également possible que le critère de 53 cm de Haber soit inférieur au niveau où les jeunes orignaux sont gênés, alors que le critère de 76 cm utilisé par Peterson et Allen permet de distinguer les jeunes gênés des jeunes non gênés.

Dans mon étude, les limites de 51 et 58 cm suggérées par Trottier et al. (1983) ont clairement séparé les animaux tués des différentes classes d'âge (lorsque peu d'animaux tués se trouvaient dans les profondeurs de 40 à 50 cm ou de 60 à 70 cm). Si on avait comparé les mortalités dans la neige < 51 cm et > 51 cm, on n'aurait pas trouvé de différence.

Effet de la neige sur le taux de prédation

Le fait de n'utiliser que les animaux tués dont on sait qu'ils sont consécutifs a considérablement réduit la taille de l'échantillon pour l'analyse du taux de prédation et de charognage. Plus le nombre de jours écoulés entre les prédatons est important, plus la probabilité de perdre les loups pendant une journée ou d'effectuer des fouilles est grande. Par conséquent, les intervalles extrêmement longs entre les prédatons ne sont pas

susceptibles d'être inclus dans ces données, ce qui fausserait le taux de prédation à la hausse. Cependant, la tendance observée de diminution du taux de prédation avec l'augmentation de la neige reste valable.

Le taux de prédation peut augmenter avec l'épaisseur de la neige pour un certain nombre de raisons. A Banff, les wapitis avaient tendance à se regrouper le long de la rivière ou de l'emprise de la voie ferrée dans la neige épaisse et les loups utilisaient ces zones comme corridors de déplacement, ce qui augmentait leur **taux de rencontre** avec les proies (Kolenosky 1972, Haber 1977). A Banff, la plupart des poursuites réussies reconstituées à partir des traces dans la neige étaient courtes, quelle que soit l'épaisseur de la neige, de sorte qu'il semble probable que la neige épaisse a augmenté le taux de rencontre des loups avec les proies, plutôt que d'augmenter leur succès de chasse. Les taux de prédation des loups sont beaucoup plus faciles à déterminer en hiver grâce au suivi de la neige qu'en été où un suivi aérien intensif est nécessaire. Cependant, en raison de l'effet de la neige, les taux de prédation hivernaux ne doivent pas être extrapolés directement aux périodes sans neige.

Charognage

Mes résultats n'indiquent pas que les loups évitent les charognes et les observations de loups charognards au milieu de l'hiver lorsque les taux de prédation sont élevés confirment ce point de vue. Bien que le taux de prédation thématique en cas de charognage soit inférieur à celui des prédatons, cela s'explique par le fait que les loups se déplacent moins et rencontrent moins souvent des carcasses lorsque le taux de prédation est élevé. Le taux de charognage (par carcasse rencontrée) est resté similaire lorsque le taux de prédation était élevé ou faible. En revanche, Fuller (1991) a rapporté qu'au cours des hivers où la neige était abondante, les loups parcouraient des distances plus courtes entre les prédatons, mais qu'ils récupéraient un pourcentage plus élevé de carcasses de cerfs connues.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Le taux de prédation des loups étant corrélé à l'épaisseur de la neige, la variation imprévisible des chutes de neige annuelles peut ajouter une variation substantielle, indépendante de la densité, aux interactions entre les loups et leurs proies. Par exemple, la relation que j'ai observée entre l'épaisseur de la neige et le taux de prédation suggère qu'un total de 65 ongulés aurait été tué en 1985-86, un hiver où l'épaisseur de la neige était faible. En 1986-87, avec une neige épaisse tout au long de l'hiver, le nombre total d'ongulés tués aurait été de 113. De même, l'épaisseur de la neige affecte également les classes d'espèces de proies qui sont tuées.

Par exemple, au cours des hivers où la neige est très épaisse, les taux de prédation devraient être élevés, mais si les animaux meurent d'autres causes, comme la famine, une proportion substantielle du régime alimentaire des loups pourrait être constituée de nourriture récupérée et les taux de prédation pourraient diminuer. Une diminution de la prédation n'est pas prévisible si le charognage est un mode d'alimentation secondaire, utilisé uniquement lorsque les taux de prédation sont faibles.