

Facteurs affectant le taux de rencontre du loup gris (*Canis lupus*) avec le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) dans le parc national de Yellowstone

Factors affecting gray wolf (*Canis lupus*) encounter rate with elk (*Cervus elaphus*) in Yellowstone National Park

Authors: H.W. Martin , L.D. Mech, J. Fieberg, M.C. Metz, D.R. MacNulty, D.R. Stahler, and D.W. Smith | [AUTHORS INFO & AFFILIATIONS](#)

Publication: Canadian Journal of Zoology • 14 May 2018 • <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0220>

Résumé

Bien que le **taux de rencontre** soit un élément clé du taux de prédation, peu d'études sur la prédation des grands carnivores ont quantifié le **taux de rencontre** avec les proies, les facteurs qui l'influencent et la relation entre le **taux de rencontre** et le taux de prédation. La motivation première de l'étude était de déterminer la relation entre la densité des proies et le taux de rencontre afin de comprendre le mécanisme à l'origine de la **réponse fonctionnelle**. Le déclin de la population de cerf wapiti (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) et les conditions météorologiques variables dans le nord du parc national de Yellowstone (YNP) ont permis d'examiner l'influence de ces facteurs sur les **taux de rencontre** des loups (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) avec les wapitis. Nous avons étudié comment les facteurs associés au taux de prédation des loups et au **taux de rencontre** dans d'autres systèmes (saison, densité des wapitis, densité des groupes de wapitis, taille moyenne des groupes de wapitis, épaisseur de la neige, taille des meutes de loups et taille du territoire) influençaient le **taux de rencontre** des loups avec les élans dans le YNP. **La densité de wapitis était le seul facteur significativement corrélé avec le taux de rencontre des loups, et nous avons trouvé une relation non linéaire dépendant de la densité, ce qui pourrait être un mécanisme de réponse fonctionnelle dans ce système.** Le **taux de rencontre** était corrélé avec le nombre de wapitis tués au début de l'hiver, mais pas à la fin de l'hiver. Les faibles effets de la profondeur de la neige et de la taille du groupe de wapitis sur le **taux de rencontre** suggèrent que ces facteurs influencent le taux de prédation et le succès de la chasse, car le taux de prédation est le produit du succès de la chasse et du taux de rencontre.

INTRODUCTION

La quantification des interactions prédateur-proie est essentielle pour déterminer l'effet de la prédation sur les populations de proies. Pour les interactions impliquant de grands carnivores, la relation entre la densité des proies et le nombre de proies tuées par unité de temps (taux de prédation) est particulièrement importante. **Cette relation, connue sous le nom de réponse fonctionnelle, peut être décomposée en taux de recherche et en temps de traitement** (Holling 1959). Une hypothèse centrale des modèles décrivant la réponse fonctionnelle est que le nombre de proies rencontrées est lié à la densité des proies ; cependant, cette hypothèse n'a guère été vérifiée (Lotka 1925 ; Nicholson 1933 ; Pyke et al. 1977 ; Stephens et Krebs 1986).

Holling (1959) a défini trois types de réponses fonctionnelles : Le **type I** est celui dans lequel le nombre de proies tuées par prédateur est directement proportionnel à la densité des proies jusqu'à ce qu'il atteigne brusquement un taux maximum ; dans le **type II**, le nombre de proies

tuées par prédateur augmente rapidement avec la densité des proies puis augmente plus lentement jusqu'à ce qu'il atteigne un seuil (limité par le temps nécessaire au traitement des proies), et le **type III** est celui dans lequel le nombre de proies tuées par prédateur augmente d'abord avec la densité des proies puis diminue (courbe sigmoïdale). La plupart des études sur les systèmes loups-proies rapportent une réponse de type II, qui suppose que le taux de rencontre limite le taux de mise à mort à de faibles densités de proies, mais qu'à de fortes densités de proies, le taux de mise à mort est limité par le temps de manipulation nécessaire aux loups pour consommer et digérer leurs proies, ce qui conduit à un taux de mise à mort relativement constant (Holling 1959 ; Dale et al. 1994 ; Messier 1994 ; Hayes et al. 2000 ; Messier et Joly 2000). Cependant, les taux de prédation des loups (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) sont également affectés par la taille de la meute (Thurber et Peterson 1993), la sévérité de l'hiver (Mech et al. 2001) et la saison (Smith et al. 2004 ; Metz et al. 2012), ce qui rend la relation entre la densité des proies et le taux de prédation difficile à démêler (Mech et al. 2001 ; Smith et al. 2004 ; Vucetich et al. 2011 ; Metz et al. 2012).

Bien que la relation entre le taux de prédation et la densité des proies soit très variable, avec de nombreux autres facteurs influençant le taux de prédation (Mech et al. 2001 ; Smith et al. 2004 ; Metz et al. 2012), nous nous attendons à ce que les taux de rencontre et de prédation varient avec la densité des proies (Holling 1959 ; Dale et al. 1994 ; Messier 1994 ; Hayes et al. 2000 ; Messier et Joly 2000). Le manque d'études observant les taux de rencontre dans les systèmes de grands carnivores justifie un examen plus approfondi de ce mécanisme reliant la densité des proies au taux de mise à mort (Holling 1959).

Ici, nous quantifions les interactions prédateur-proie et évaluons les facteurs affectant les taux de rencontre loup-wapitis dans la Northern Range (NR) du Yellowstone National Park (YNP) afin de déterminer si le taux de rencontre est un mécanisme important reliant la densité des proies et le taux de prédation. Nous évaluons l'effet de la densité des proies, de la taille des meutes de loups et de la sévérité de l'hiver (facteurs connus pour affecter le taux de prédation des loups) ainsi que la taille du territoire des meutes de loups et la taille du groupe de wapitis (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) (facteurs connus pour affecter le taux de rencontre) sur les taux de rencontre.

Bien que la quantification du taux de rencontre et la compréhension des facteurs qui l'affectent soient importantes pour comprendre les interactions prédateur-proie, le comportement prédateur et le risque de prédation, il sera difficile de quantifier les taux de rencontre dans d'autres systèmes. Nous tirons parti d'un ensemble de données à long terme (9 ans) dans le YNP pour déterminer si le taux de rencontre est corrélé avec le taux de prédation et comment cette relation peut être liée à la réponse fonctionnelle sous-jacente dans le système loup-proie de Yellowstone. En outre, la quantification de l'importance relative de ces différents facteurs pourrait aider à comprendre comment le taux de prédation évoluera dans des conditions environnementales changeantes.

Objectifs de l'étude

Nos objectifs sont (1) de déterminer comment les taux de rencontre entre les loups et les meutes de wapitis sont affectés par la saison, la densité des wapitis, la densité des groupes de wapitis, la taille moyenne des groupes de wapitis, l'épaisseur de la neige, la taille des meutes de loups et la taille du territoire, et (2) de comprendre comment les taux de rencontre

affectent le taux de prédation des loups et dans quelle mesure le taux de rencontre peut être un mécanisme qui conduit à la réponse fonctionnelle des loups.

Après avoir étudié la littérature et comparé la NR du YNP à d'autres systèmes, nous avons développé plusieurs modèles a priori pour évaluer les effets de la saison, de la densité des wapitis, de la densité des groupes de wapitis, de la taille moyenne des groupes de wapitis, de l'épaisseur de la neige, de la taille des meutes de loups et de la taille du territoire sur le taux de rencontre. Nous nous attendions à ce que les taux de rencontre soient plus élevés lorsque le manteau neigeux est plus important, ce qui limite les mouvements et la distribution des wapitis (Sweeney et Sweeney 1984 ; Coughenour et Singer 1996 ; Eriksen et al. 2009) et à la fin de l'hiver, lorsque les wapitis sont en mauvaise condition nutritionnelle (DelGiudice et al. 1991 ; Cook et al. 2004). Nous avons émis **l'hypothèse** que la densité des wapitis, la densité des groupes de wapitis et la taille moyenne des groupes auraient un effet positif sur les taux de rencontre parce qu'il est plus facile pour les loups de localiser les grands groupes de wapitis qui se regroupent dans des endroits prévisibles (Huggard 1993 ; Hebblewhite et Pletscher 2002), mais que la relation entre la densité des wapitis et le taux de rencontre peut être non linéaire en raison du temps nécessaire pour rechercher et attaquer les wapitis (Holling 1959). Nous avons émis **l'hypothèse** qu'une augmentation de la taille des meutes de loups conduirait à un plus grand rayon de recherche (Hassell et Varley 1969 ; Cosner et al. 1999) et à une motivation accrue pour rencontrer des proies en raison de l'acquisition de biomasse par individu qui est plus faible dans les grandes meutes (Thurber et Peterson 1993 ; Kuzyk et al. 2005), et par conséquent les grandes meutes auraient des taux de rencontre plus élevés. Alors que la taille du territoire est souvent corrélée à la densité des proies (Schmidt et al. 2007 ; Kittle et al. 2015), les conflits à l'intérieur des meutes sont fréquents dans la zone d'étude et influencent la taille du territoire et la dynamique de la population de loups (Cubaynes et al. 2014 ; Cassidy et al. 2015). Globalement, nous nous attendions à ce que le taux de rencontre ait un effet positif sur le taux de prédation.

AIRE D'ETUDE

Le troupeau de wapitis de NR est le plus important du parc, et son aire d'hivernage, la NR, s'étend à l'ouest de la vallée de Lamar jusqu'à 6 Mile Creek, au nord-est du mont Dome (superficie totale = 1 526 km²) (Houston 1982 ; Lemke et al. 1998 ; Cook et al. 2004). De 1995 à 2013, le comptage hivernal à l'intérieur du parc a diminué de 17 740 à 1 585 wapitis (Tallian et al. 2017). La zone d'étude comprend la partie de la RN située à l'intérieur du YNP, dans le Wyoming (Fig. 1). Les altitudes varient de 1 500 à 2 400 m, les altitudes inférieures et supérieures étant caractérisées par de larges vallées fluviales et des pentes ouvertes, des sommets montagneux, des vallées et des plateaux, respectivement. Les communautés végétales se composent de forêts de conifères en altitude (pin tordu [*Pinus contorta* Douglass ex Loudon], épicéa d'Engelmann [*Picea engelmannii* Parry ex Engelm], douglas [*Pseudo tsuga menziesii* (Mirb.) Franco], et sapin blanc [*Picea engelmannii* Parry ex Engelm]) et le pin à écorce blanche [*Pinus albicaulis* Engelm.] et les prairies et l'armoise (*Artemisia tridentata* ssp. *Vaseyana* (Rydb.) Beetle) à des altitudes plus basses (Despain 1990). Les hivers sont longs et froids, et les chutes de neige totales sont inférieures à 500 cm et varient en fonction de l'altitude et de la localisation (Farnes 1975).

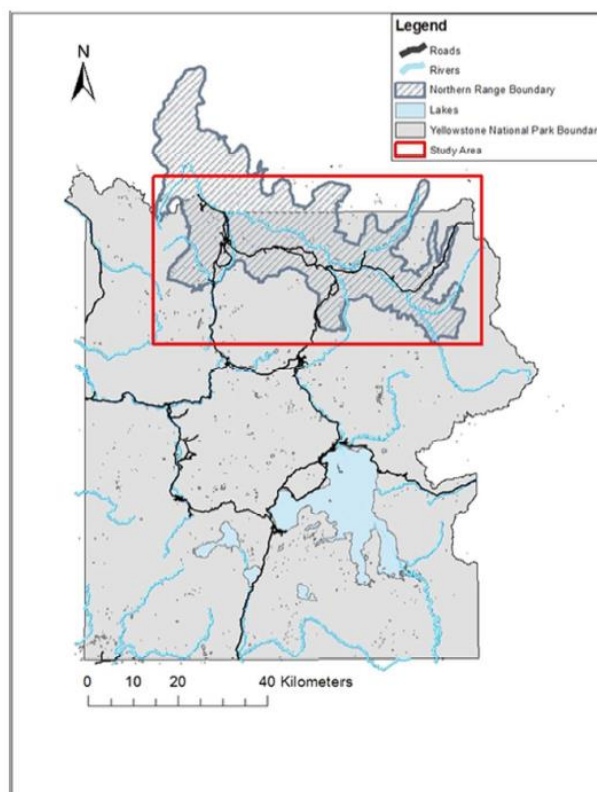


Fig. 1. Le parc national de Yellowstone, l'aire d'hivernage du troupeau d'élan du nord de Yellowstone (*Cervus elaphus*) ou Northern Range, et la zone d'étude

La NR est habitée par un ensemble diversifié d'ongulés, dont le cerf wapiti, l'orignal (*Alces americanus* (Clinton, 1822)), le bison (*Bison bison* (Linnaeus, 1758)), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817)), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)) et le pronghorn (*Antilocapra americana* (Ord, 1815)) dont les loups, les grizzlis (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758), les couguars (*Puma concolor* Linnaeus, 1771), les coyotes (*Canis latrans* Say, 1823) et les ours noirs (*Ursus americanus* Pallas, 1780) sont les principales proies des loups. La proie principale des loups est le wapiti, qui représente plus de 89% des animaux tués au printemps, 85% en été et 96% en hiver (Metz et al. 2012).

METHODE

Collecte de données

Yellowstone maintient des colliers émetteurs à très haute fréquence (VHF) et à système de positionnement global (GPS) sur environ 20% de sa population de loups. Ces loups ont été capturés par avion, en suivant les protocoles de capture et de manipulation recommandés par l'American Society of Mammalogists (Sikes et al. 2016) et approuvés par un comité de manipulation des animaux du Service des parcs nationaux. Depuis 1996, les équipes aériennes et terrestres de Yellowstone surveillent chaque année les mouvements de deux à trois meutes de loups quotidiennement sur la NR du 15 novembre au 14 décembre et du 1^{er} mars au 30 mars par radiotélémetrie aérienne et terrestre. Les équipes au sol ont surveillé les meutes du lever au coucher du soleil pour collecter des données sur le comportement des loups lors de leurs déplacements, sur l'interaction entre les loups et leurs proies et sur le taux de prédation (voir Smith et Bangs 2009). Cela a donné lieu à 46 périodes d'étude de meutes (c.-à-d. meute A observée au début de l'hiver d'une année = 1 période d'étude de meute) au cours de 9 hivers (2004-2012).

Des équipes de biologistes formés ont observé les interactions entre les loups et les proies à une distance de 200 à 6 000 m à l'aide de lunettes de visée et ont enregistré vocalement les données qui ont ensuite été transcrites sur des formulaires. À partir de ces comptes rendus de comportement et d'interactions, nous avons utilisé le nombre total de rencontres loups/wapitis pour chaque meute, ainsi que des résumés quotidiens de l'activité des loups et des cartes du mouvement des loups. La majorité de l'activité de chasse des loups a lieu le matin (à l'aube) et le soir (au crépuscule), pendant lesquels les équipes ont fait des observations (Kohl et al. 2017).

Nous avons estimé le taux de prédation des meutes (nombre de proies tuées/meute/jour) par une méthode d'indexation qui caractérise le nombre de wapitis tués/meute/jour d'indexation, qui représente le nombre de jours où les loups ont été localisés visuellement par l'équipe au sol ou localisés par radio ou visuellement par l'équipe aérienne. En utilisant ces valeurs d'indice de wapitis tués par meute et par jour, nous avons estimé le nombre total de wapitis tués attendus au cours de l'étude pour tenir compte des différences dans le nombre de jours d'observation réussie entre les meutes.

Nous avons défini une rencontre loup-wapiti comme l'observation d'une meute de loups interagissant avec des wapitis dans l'un des états de recherche de nourriture suivants (MacNulty et al. 2007) : (1) approche (fixation et déplacement vers la proie), (2) observation (fixation sur la proie sans déplacement), ou (3) attaque (course après un groupe ou un individu en fuite, ou wapiti vers un groupe ou un individu debout).

Des équipes de biologistes qualifiés ont enregistré des résumés quotidiens d'activité (DAS), ou des bilans temporels des comportements observés de chaque meute de loups, y compris le temps passé à se déplacer, à se reposer/dormir, à chasser, à se nourrir, à hurler et autres, et un comportement particulier a été attribué à une meute en fonction de la façon dont la majorité de la meute se comportait. Les équipes de terrain ont enregistré les lieux des activités quotidiennes sur des cartes topographiques USGS 7,5 minutes, quadrangulaires, et ont dessiné des itinéraires de déplacement, créant ainsi des cartes d'activités quotidiennes correspondant au DAS. Nous avons nettoyé la base de données DAS à l'aide d'un protocole permettant de détecter les erreurs éventuelles. Nous avons numérisé les cartes d'activité quotidienne pour les meutes d'étude à l'aide d'ArcGIS. Nous avons dérivé le temps pendant lequel les loups ont été observés en déplacement à partir de ces cartes en reliant les DAS et les cartes d'activité quotidienne à l'aide de Linear Referencing (référencement linéaire) dans ArcGIS (Scarponcini 2002). Le temps total pendant lequel les loups ont été observés en déplacement a été considéré comme un comportement de recherche et nous avons exclu tous les déplacements associés aux kills sites (MacNulty et al. 2007). Lors de la numérisation, nous avons croisé les données sur les kills, les DAS et les cartes d'activités quotidiennes afin d'identifier les kill sites, d'enregistrer la taille des groupes de loups et de déterminer si les loups se trouvaient sur un kill site pendant les activités enregistrées.

Nous avons créé un indice de la taille du territoire hivernal pour les meutes de loups observées par télémétrie aérienne et terrestre du 1^{er} novembre au 31 mars. Si les meutes de loups étaient divisées, les emplacements des deux groupes ont été conservés dans l'analyse pour tenir compte de la zone totale occupée par la meute. Nous avons utilisé le package adehabitats dans R pour créer des isoplèthes à 90% des estimations de densité de noyau en

utilisant la méthode ad hoc pour estimer les paramètres de lissage pour la taille du territoire (Börger et al. 2006 ; Calenge 2006), en considérant les zones associées comme un indice relatif de l'utilisation de l'espace (Fieberg et Börger 2012 ; Signer et al. 2015).

La Northern Yellowstone Cooperative Wildlife Working Group a effectué des comptages annuels de wapitis en hiver (16 décembre-26 février) dans la zone d'étude (White et al. 2011b). Nous avons calculé la moyenne, la médiane et le 70^{ème} quantile de la taille des groupes, la densité des groupes de wapitis et la densité des wapitis dans le territoire de chaque meute de loups en croisant les isoplèthes à 90% de la densité du noyau avec les emplacements des groupes de wapitis observés au cours de l'année hivernale correspondante. La migration des wapitis a lieu avant le comptage annuel, de sorte qu'un seul comptage fournit un indice de la taille moyenne des groupes et de l'abondance relative des wapitis sur le territoire de chaque meute (White et al. 2010).

Nous avons utilisé l'équivalent en eau de neige (EEN) moyen comme indice de l'épaisseur de la neige et de la sévérité de l'hiver (sévérité du manteau neigeux), que nous avons calculé pour chaque territoire de meute de loups en utilisant l'EEN modélisé du système d'assimilation des données sur la neige du National Weather Service avec une résolution spatiale de 1 km et une résolution temporelle de 24 heures pour les années d'hiver 2004 à 2012 (National Operational Hydrologic Remote Sensing Center 2004). Nous avons calculé la sévérité du manteau neigeux pour chaque saison et territoire de meute de loups en prenant l'EEN moyen quotidien dans un territoire de meute de loups.

Analyse des données...

RESULTATS

Les taux moyens de rencontre loups-wapitis au début de l'hiver ($\bar{x} = 0,79$ rencontre/heure de déplacement, SD = 0,46) étaient plus bas que les taux de rencontre à la fin de l'hiver ($\bar{x} = 0,94$ rencontre/heure de déplacement, SD = 0,33) (Tableau 2). Cependant, après prise en compte des autres covariables, la différence entre les taux de rencontre au début et à la fin de l'hiver n'était pas statistiquement significative (Fig. 2).

Le signe des coefficients estimés correspondait aux effets hypothétiques, à l'exception de l'ETS. Les coefficients associés à la densité des wapitis, à la densité des groupes de wapitis, à la taille des groupes et à la taille des troupes étaient tous positifs ; les coefficients de régression associés à la taille du territoire et à l'ETS étaient négatifs (Fig. 2). Cependant, les intervalles de crédibilité à 95% pour tous les coefficients étaient assez larges et incluaient 0, probablement en raison de la faiblesse des effets et de notre petit échantillon ($n = 46$ périodes d'étude de la meute). Malgré cette limitation, la saison, la taille de la meute, l'ETS et la taille du territoire étaient tous robustes à la façon dont l'abondance des wapitis était modélisée (densité des wapitis, densité du groupe ; relation linéaire ou non linéaire avec les taux de rencontre) (Fig. 2). L'effet de la taille des groupes de wapitis était également robuste aux méthodes utilisées pour les décrire (moyenne, médiane, 70^{ème} percentile), mais l'utilisation de la médiane et du 70^{ème} percentile a réduit l'effet de la densité des groupes dans les modèles (Tableau 3).

Tableau 2. Moyenne saisonnière annuelle des taux de rencontre entre les loups (*Canis lupus*) et les wapitis (*Cervus elaphus*) sur la chaîne nord du parc national de Yellowstone, au cours des années d'hiver 2004-2012, en utilisant le nombre total de rencontres observées entre les loups et les wapitis et le temps total pendant lequel les loups ont été observés à la recherche d'une proie

Winter Year ^b	Early Winter ^a					Late Winter ^a				
	Elk Encounters	Hours	Encounter Rate	LCI ^c	UCI	Elk Encounters	Hours	Encounter Rate	LCI	UCI
2004	49	46.3	1.1	0.8	1.4	42	36.7	1.1	0.8	1.5
2005	33	42.7	0.8	0.5	1.1	57	54.0	1.1	0.8	1.4
2006	42	32.8	1.3	0.9	1.7	54	51.6	1.0	0.8	1.4
2007	24	36.8	0.7	0.4	1.0	23	27.9	0.8	0.5	1.2
2008	57	53.6	1.1	0.8	1.4	13	19.6	0.7	0.4	1.1
2009	12	31.3	0.4	0.2	0.7	23	26.3	0.9	0.6	1.3
2010	13	19.9	0.7	0.3	1.1	15	28.6	0.5	0.3	0.9
2011	26	22.7	1.1	0.7	1.7	37	39.8	0.9	0.7	1.3
2012	18	38.4	0.5	0.3	0.7	14	10.6	1.3	0.7	2.2

^a Winter year starts in October and ends the following September, taking the name of the year in which the majority of the months fall within.

For example, the calendar year November 2010 is in the winter year 2011.

^b Encounter rate is calculated in this table as the number of wolf-elk encounter per hour observed traveling.

^c Confidence intervals were calculated using exact Poisson confidence intervals (Cohen and Yang 1994).

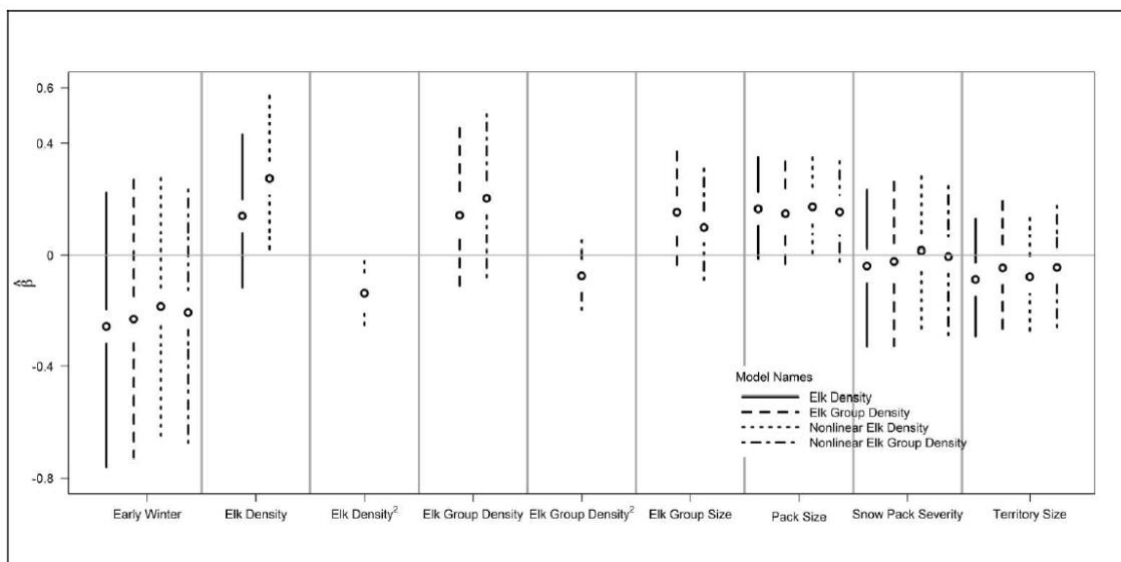


Fig. 2. Coefficients estimés et intervalles de crédibilité à 95% des modèles supposés prédire les taux de rencontre entre le loup (*Canis lupus*) et le wapiti (*Cervus elaphus*) sur la chaîne nord du parc national de Yellowstone (années d'hiver 2004-2012)

Il existe une relation curvilinéaire significative entre la densité des wapitis et les taux de rencontre (Fig. 3), mais pas entre la densité des groupes de wapitis et les taux de rencontre. Nous avons approfondi la relation entre la densité de wapitis en utilisant une spline linéaire unique pour estimer la densité de wapitis qui satisfait les taux de rencontre (Fig. 4). Les taux de rencontre sont maximaux à une densité de 3,27 wapitis/km² (IC 95% = 1,59, 5,94). La variabilité inexplicée des taux de rencontre d'une année sur l'autre était minimale, et tous les intervalles crédibles des distributions postérieures de l'effet aléatoire de l'année se chevauchaient (Fig. 5).

Les taux de rencontre entre les meutes (groupes de wapitis rencontrés/heure de déplacement des loups observés) et le nombre estimé de wapitis tués au début de l'hiver étaient liés (r^2 ajusté = 0,25, $P = 0,013$) mais pas à la fin de l'hiver (r^2 ajusté = 0,009, $P = 0,67$) (Fig. 6).

Tableau 3. Estimations des coefficients et intervalles de crédibilité à 95% des paramètres des modèles bayésiens des taux de rencontre entre le loup (*Canis lupus*) et le wapiti (*Cervus elaphus*) sur la chaîne nord du parc national de Yellowstone, années d'hiver 2004-2012

MODEL	Elk Density Model		Elk group Density Model		Nonlinear Elk Group Density Model		Nonlinear Elk Density Model		Nonlinear Elk Group Density Median Group Size Model ^b		Nonlinear Elk Group Density 70 th Percentile Group Size Model ^b		Asymptotic Elk Density Model	
	Estimate	BCI	Estimate	BCI	Estimate	BCI	Estimate	BCI	Estimate	BCI	Estimate	BCI	Estimate	BCI
Pack Size	0.17	-0.01,0.35	0.15	-0.03,0.34	0.16	-0.02,0.34	0.17	0.01,0.35	0.17	0.00,0.36	0.17	0.00,0.35	0.19	0.02,0.36
Critical Elk Density	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	-0.22	-0.83,0.75
Elk Density	0.14	-0.12,0.43	---	---	---	---	0.27	0.02,0.57	---	---	---	---	0.81	0.17,1.85
Elk Density ²	---	---	---	---	---	---	-0.13	-0.25,-0.02	---	---	---	---	---	---
Elk Group Size Avrg	---	---	0.16	-0.03,0.37	0.10	-0.09,0.31	---	---	---	---	---	---	---	---
Elk Group Size Median	---	---	---	---	---	---	---	---	0.23	-0.04,0.52	---	---	---	---
Elk Group Size 70 th Percentile	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.23	-0.04,0.49	---	---
Elk Group Density	---	---	0.14	-0.11,0.45	0.20	-0.08,0.51	---	---	-0.05	-0.26,0.16	0.01	-0.15,0.18	---	---
Elk Group Density ²	---	---	---	---	-0.07	-0.19,0.05	---	---	-0.09	-0.21,0.03	-0.10	-0.21,0.01	---	---
Territory Size	-0.09	-0.29,0.13	-0.05	-0.26,0.20	-0.04	-0.26,0.18	-0.08	-0.27,0.13	-0.01	-0.28,0.28	-0.07	-0.27,0.14	-0.09	-0.28,0.11
SWE ^d	-0.04	-0.33,0.23	-0.02	-0.33,0.26	-0.01	-0.28,0.25	0.01	-0.26,0.28	0.04	-0.12,0.22	0.01	-0.27,0.29	0.03	-0.25,0.29
Early Winter ^e	-0.25	-0.76,0.22	-0.23	-0.73,0.27	-0.20	-0.67,0.24	-0.18	-0.64,0.28	-0.22	-0.68,0.27	-0.18	-0.67,0.32	-0.16	-0.62,0.30
Intercept	-4.11	-4.54,-3.68	-4.13	-4.57,-3.67	-4.07	-4.51,-3.63	-4.02	-4.43,-3.60	-4.05	-4.49,-3.61	-4.06	-4.48,-3.64	-3.68	-4.29,-2.64

^a Models used to assess the sensitivity of different measure of elk herd size on encounter rate.

^b Parameter estimates are from variables centered and scaled using mean and standard deviation.

^c Bayesian credible intervals from the 2.5 and 97.5 quantiles of the posterior distribution.

^d SWE variable is the average daily snow-water equivalent during the study.

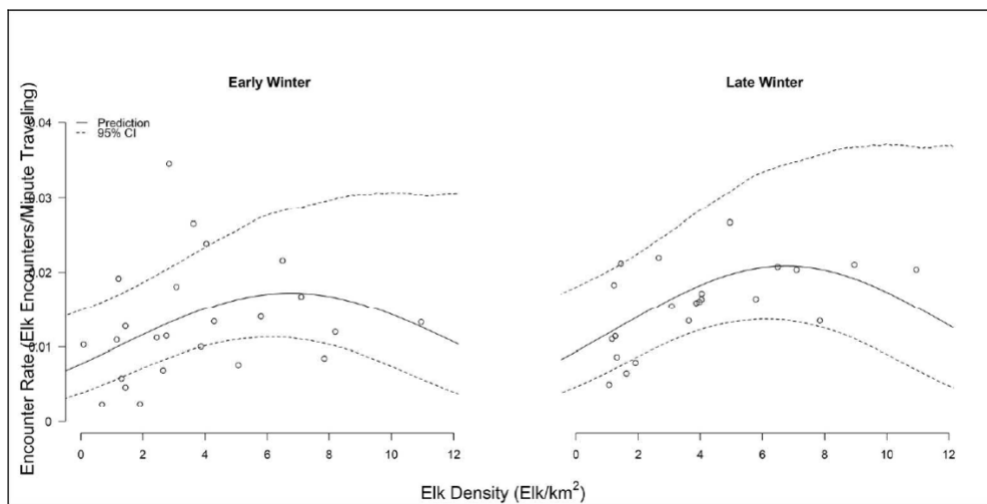


Fig. 3. Courbe de prédiction et intervalles de crédibilité à 95% du modèle non linéaire de densité des wapitis sur les taux de rencontre entre le loup (*Canis lupus*) et le wapiti (*Cervus elaphus*) à différents niveaux de densité des wapitis dans la chaîne du nord du parc national de Yellowstone (années d'hiver 2004-2012)

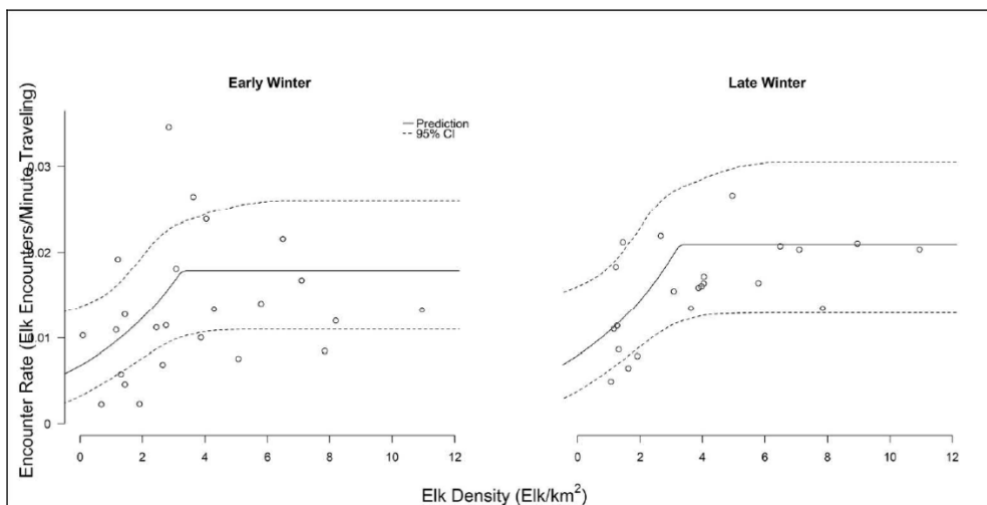


Fig. 4. Courbe de prédiction et intervalles de crédibilité à 95% du modèle asymptotique de densité des wapitis sur les taux de rencontre entre le loup (*Canis lupus*) et le wapiti (*Cervus elaphus*) à différents niveaux de densité des wapitis dans la chaîne du nord du parc national de Yellowstone (années d'hiver 2004-2012)

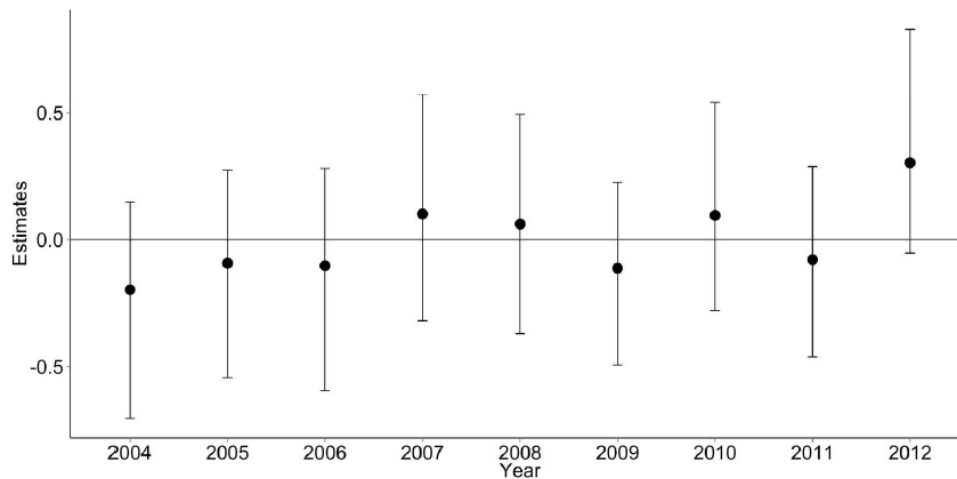


Fig. 5. Moyenne et intervalles crédibles à 95% de la distribution postérieure de l'effet aléatoire de l'année décrivant la variation d'une année à l'autre des taux de rencontre entre le loup (*Canis lupus*) et le wapiti (*Cervus elaphus*) sur la chaîne nord du parc national de Yellowstone (années d'hiver 2004-2012) non pris en compte par les autres paramètres du modèle non linéaire de la densité des wapitis

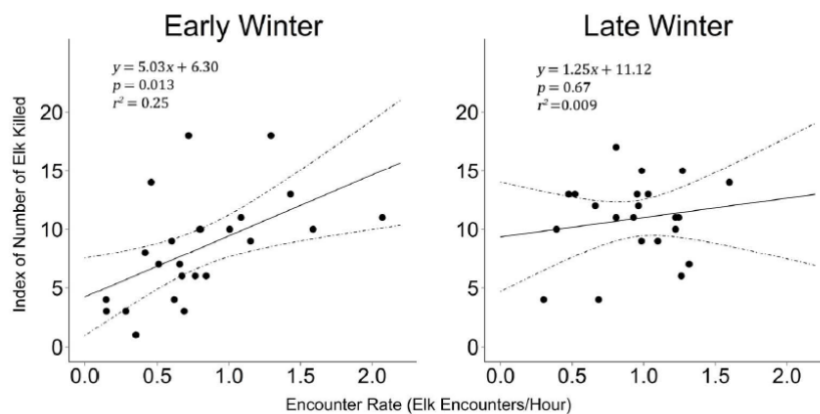


Fig. 6. Ligne de régression linéaire et intervalles de confiance à 95% de l'effet des taux horaires de rencontre entre le loup (*Canis lupus*) et le wapiti (*Cervus elaphus*) lors de la recherche de proies sur le nombre de wapitis tués au début (15 novembre - 15 décembre) et à la fin (1-30 mars) de l'hiver dans la chaîne du nord du parc national de Yellowstone, années d'hiver 2004-2012

DISCUSSION

L'effet non linéaire de la densité de wapitis sur le **taux de rencontre** est un mécanisme qui peut générer l'asymptote associée à une réponse fonctionnelle de type II ou de type III. Ceci, ainsi que des travaux antérieurs qui n'ont pas détecté de changement de proie (Tallian et al. 2017), suggère une réponse fonctionnelle de type II dans ce système principalement loup-wapiti. Cependant, l'utilisation observée de **proies alternatives** par le biais du charognage sur les bisons qui se produit à des densités de wapitis plus faibles (Tallian et al. 2017) pourrait promouvoir une réponse fonctionnelle de type III, car le charognage peut agir pour maintenir des taux de prédation plus faibles que prévu. **Quoi qu'il en soit, notre travail suggère que l'asymptote de la réponse fonctionnelle dans l'un ou l'autre de ces cas peut être au moins partiellement motivée par l'effet non linéaire de la densité de wapitis sur le taux de rencontre.**

D'autres études ont montré qu'à de faibles densités de proies, les taux de prédation augmentent proportionnellement à la densité des proies (Dale et al. 1994 ; Messier 1994 ; Hayes et al. 2000 ; Messier et Joly 2000). De même, l'évaluation visuelle des courbes de prédiction suggère qu'à de faibles densités de proies, il existe une relation quasi-linéaire entre le taux de rencontre et la densité de wapitis, ce qui pourrait conduire à la relation linéaire

entre le taux de prédation et la densité de proies que l'on trouve dans d'autres systèmes à faible densité (Fig. 3-4). Cependant, la relation non linéaire que nous avons trouvée à des densités élevées suggère que les taux de rencontre peuvent être affectés par la formation de groupes de wapitis et/ou peuvent être limités par le temps nécessaire pour évaluer et cibler les wapitis lors d'une rencontre (MacNulty et al. 2007).

Il est difficile de déterminer la relation exacte entre le taux de rencontre et la densité de wapitis à de faibles densités de proies en raison des petits échantillons (Marshall et Boutin 1999). Nous n'avons donc pas été en mesure de déterminer si la relation était réellement linéaire à des densités de wapitis plus faibles ou de tester si une réponse fonctionnelle de type II ou de type III fournissait une meilleure adéquation aux données. En outre, divers autres facteurs influencent la variabilité des taux de rencontre d'une année sur l'autre, ce qui rend difficile la détermination de la forme de la réponse fonctionnelle lorsque les données sont limitées.

Nous avons émis l'hypothèse que les facteurs qui affectent les taux de rencontre et les taux de prédation dans d'autres systèmes d'ongulés influenceraient tous les taux de rencontre des loups et des wapitis dans la NR du YNP. Cependant, nous n'avons pas trouvé de preuves convaincantes que les facteurs affectant les taux de prédation dans ce système (taille des meutes de loups, neige et saison) influencent les taux de rencontre (Fig. 2). Cela suggère que le mécanisme par lequel ces facteurs influencent le taux de prédation est le succès de la chasse, étant donné que le taux de prédation est un produit des taux de rencontre et de succès.

Nous avons émis l'hypothèse que la sévérité de l'enneigement (indexée par l'EEN) réduirait le mouvement des wapitis, augmenterait leur concentration, rendrait leur localisation plus prévisible et augmenterait les taux de rencontre. Cette hypothèse n'a pas été confirmée bien que la rigueur de l'hiver et la profondeur de la neige soient les principaux facteurs du taux de prédation des loups dans YNP et dans d'autres systèmes d'élevage de loups (Mech et al. 1971 ; 1998 ; 2001 ; Peterson 1977 ; Nelson et Mech 1986 ; Smith et al. 2004). Les wapitis évitent la neige épaisse, ce qui les pousse à se concentrer dans les zones moins enneigées (Sweeney et Sweeney 1984 ; Eriksen et al. 2009). En outre, la taille des aires de répartition hivernale des wapitis augmente avec la moyenne de l'ETS (Anderson et al. 2005), ce qui suggère que dans certaines conditions, les emplacements des wapitis où la neige est épaisse peuvent être moins prévisibles (mais cf. Rivrud et al. 2010).

L'épaisseur de la neige influence le plus souvent le succès d'une rencontre lorsque les proies courent dans la neige profonde et nos résultats suggèrent que l'épaisseur de la neige a un effet plus important sur le taux de succès que sur le taux de rencontre (Mech et al. 2015). Ainsi, si l'épaisseur de la couche de neige limite les déplacements des wapitis, elle a un effet plus important sur le succès des rencontres que sur leur occurrence. De plus amples informations sur l'effet de l'accumulation de neige sur les domaines vitaux des wapitis dans les habitats montagneux sont nécessaires pour mieux comprendre la relation entre l'épaisseur de la neige et les déplacements des wapitis.

Bien que cela ne soit pas statistiquement significatif, les taux de rencontre des loups avec les wapitis étaient plus faibles au début de l'hiver qu'à la fin de l'hiver, ce qui correspond aux tendances du taux de prédation (Smith et al. 2004 ; Metz et al. 2012). L'augmentation des

taux de prédation à la fin de l'hiver a été attribuée à un déclin de la condition des wapitis tout au long de l'hiver causé par une nourriture limitée, des coûts de thermorégulation et la gestation qui réduisent les réserves de graisse (DelGiudice et al. 1991 ; Metz et al. 2012). Ainsi, l'augmentation des taux de prédation à la fin de l'hiver peut être due au succès de chasse ainsi qu'à une augmentation des taux de rencontre.

La taille des meutes de loups a eu un effet positif, bien que non statistiquement significatif, sur les taux de rencontre, comme nous l'avions supposé (Fig. 2). La probabilité que les loups tuent des wapitis n'augmente pas dans les groupes de chasseurs de plus de quatre individus (MacNulty et al. 2012). Néanmoins, nos résultats suggèrent que les meutes de loups plus grandes peuvent rencontrer plus de wapitis, peut-être en raison d'un plus grand rayon de recherche ou d'une plus grande motivation des individus à rencontrer des proies puisqu'il y a une relation négative entre l'acquisition de biomasse et la taille de la meute (Metz et al. 2012). Un tel avantage pourrait réduire la charge de parasitisme des loups (MacNulty et al. 2012) et expliquer en partie l'effet positif associé au fait de vivre dans des meutes plus grandes. De plus, les meutes se divisent parfois temporairement, chassant en groupes plus petits et plus efficaces (Mech 1966 ; Metz et al. 2011). Ces groupes de chasse plus petits au sein de grandes meutes et avec des rayons de recherche plus importants peuvent expliquer les taux de rencontre plus élevés dans les grandes meutes. De plus, il est possible que nous ayons sous-estimé les taux de rencontre pour les grandes meutes en raison de leur plus grande tendance à chasser séparément (Metz et al. 2011). La taille des meutes dépend fortement du moment de la dispersion des membres matures, déclenchée par la compétition pour la nourriture et les partenaires (Mech et Boitani 2003). Les meutes connaissent une dispersion accrue et des tailles réduites les années où la nourriture est peu disponible (Messier 1985 ; Peterson et Page 1988). Des taux de rencontre élevés peuvent refléter une plus grande quantité de nourriture, de sorte que les loups individuels retardent la dispersion, ce qui conduit à des meutes plus grandes (Mech et al. 1998). Par conséquent, il peut être difficile d'établir une relation de cause à effet entre la quantité de nourriture, les taux de rencontre et la taille de la meute.

La taille de la meute a été utilisée comme indicateur du rayon de recherche d'une meute en déplacement, et la taille du territoire hivernal comme indicateur de l'utilisation de l'espace par la meute. Nous n'avons pas trouvé de relation significative entre la taille du territoire de la meute et le taux de rencontre des wapitis. La taille du territoire de la meute de loups pourrait dépendre des caractéristiques du paysage et de la disposition des proies dans le paysage, mais pourrait ne pas refléter exactement la disponibilité ou la distribution des proies au cours des différentes saisons. La taille du territoire est souvent corrélée avec la biomasse des proies (Fuller et al. 2003 ; Schmidt et al. 2007), comme dans cette étude ($r = -0,35$, $P = 0,02$), mais elle est aussi limitée par les meutes voisines. En raison de notre échantillon limité de lieux définissant la taille de la meute et du territoire, les tailles des territoires hivernaux peuvent ne pas avoir représenté avec précision l'utilisation de l'espace par les loups au cours de nos sessions d'étude de 30 jours.

Dans d'autres études sur les grands carnivores, la densité des groupes était un meilleur prédicteur des rencontres et du taux de prédation que la densité totale, car un seul animal est généralement prélevé dans un groupe (Huggard 1993 ; Fryxell et al. 2007 ; McLellan et al. 2010). Le regroupement des proies crée un espace vide de proies qui serait comblé si les

individus étaient distribués de manière aléatoire ou uniforme dans le paysage. La taille des groupes de wapitis est corrélée à leur densité, donc malgré l'augmentation de la population, le nombre et la distance entre les groupes de wapitis peuvent rester les mêmes, ce qui pourrait conduire à un taux de rencontre plus faible que celui attendu avec des wapitis distribués de manière aléatoire. La rareté de nos données sur la densité des groupes de wapitis pourrait avoir atténué la relation que nous avons trouvée, car la constance dans la composition des groupes de wapitis est faible, les individus changeant de stratégie de regroupement en fonction du type d'habitat, du risque de prédation, de l'épaisseur de la neige et de la saison (Knight 1970 ; White et al. 2011*b*). Une autre raison pour laquelle nous n'avons pas trouvé d'effet de la densité du groupe de wapitis est qu'elle et la taille du groupe de wapitis sont des fonctions de leur densité ($r = 0,90$, $P < 0,001$ et $r = 0,75$, $P < 0,001$, respectivement).

La plupart des facteurs qui expliquent la variation des taux de prédation des loups sur les wapitis ne sont apparemment pas liés aux taux de rencontre, ce qui soulève la question de savoir comment les taux de rencontre influencent les taux de prédation. Les taux de rencontre étaient corrélés avec le nombre de wapitis tués au début (mais pas à la fin) de l'hiver. Les différences dans les taux de réussite (probabilité d'un abattage, compte tenu d'une rencontre) au début et à la fin de l'hiver peuvent aider à expliquer ce résultat. Les taux de réussite au début de l'hiver varient probablement peu d'une année à l'autre en raison de l'abondance des faons dans le paysage et de leur vulnérabilité inhérente (Metz et al. 2012). En revanche, plus d'adultes apparaissent dans le régime alimentaire à la fin de l'hiver, la variabilité des taux de réussite d'une année à l'autre étant probablement due à la neige et à la baisse de l'état nutritionnel général du troupeau (Mech et al. 2001 ; Cook et al. 2004 ; Metz et al. 2012). Cette variabilité supplémentaire des taux de réussite à la fin de l'hiver peut atténuer la force de la relation entre les taux de rencontre et de mise à mort.

L'absence d'effet significatif de l'ETS, de la taille du territoire et de la saison suggère que les loups **compensent** comportementalement en réponse aux changements de ces facteurs pour maintenir les taux de rencontre. Les loups peuvent modifier leur vitesse de déplacement, leur persistance directionnelle et le temps passé à chercher des proies pour compenser les changements dans l'abondance, la prévisibilité et le mouvement des proies. De plus, les loups peuvent adapter leurs stratégies de chasse pour tirer profit des wapitis en mauvaise condition ou près de caractéristiques vulnérables du paysage, c'est-à-dire des pièges de terrain (Mech et al. 2015). Notre étude a supposé que tous les comportements de recherche observés contribuaient de manière égale à la probabilité d'une rencontre et que toutes les rencontres contribuaient de manière égale au succès de la chasse ; cependant, ce n'est pas toujours le cas. Huggard (1993) a proposé que le temps de recherche d'une meute entre les kills ne diminue pas aussi significativement que prévu à des kills rate élevés parce que la plupart des kills ont lieu dans des zones distinctes et **prévisibles** et que les distances entre ces kills sites restent les mêmes indépendamment du fait que les loups rencontrent des proies dans d'autres lieux **imprévisibles**. Dans notre zone d'étude, les cerfs tués se trouvent également dans des endroits prévisibles, ce qui suggère un mécanisme similaire (Kauffman et al. 2007). D'autres prédateurs modifient leur comportement et leur rythme de recherche lorsqu'ils rencontrent peu de proies afin de les localiser plus efficacement (Biesinger et Haefner 2005 ; Travis et Palmer 2015 ; Ioannou et al. 2008).

La vitesse à laquelle les loups se déplacent dépend de leur activité, et les vitesses de déplacement normales se situent entre 8 et 9 km/h lorsqu'ils chassent (Burkholder 1959, Mech 1966, 1994, Shelton 1966). La vitesse moyenne des meutes de loups dans cette étude était de 3,61 km/h (SD = 0,87, range = 1,98-6,20 km/h), ce qui est similaire à d'autres études sur les vitesses de déplacement des loups (Musiani et al. 1998). Nous ne connaissons pas d'études qui comparent les vitesses de déplacement quotidiennes et le type ou la densité des proies, mais ces facteurs peuvent affecter à la fois la vitesse de déplacement des loups et la distance qu'ils parcourent. De telles variations de comportement pourraient compenser les variations des taux de rencontre. **Les loups se déplacent à des rythmes différents selon les régions.** En hiver sur l'île Royale, les loups ont parcouru en moyenne 14,4 km/jour (Mech 1966) ; en Pologne, 22,8 km/jour (Jedrzejewski et al. 2001) ; et en Italie, 27,4 km/jour (Ciucci et al. 1997). A ces rythmes de déplacement, on peut s'attendre à ce que les loups rencontrent des wapitis de trois à sept fois par jour, en se basant sur la gamme de distances moyennes de déplacement ci-dessus, la vitesse moyenne des loups de cette étude et le taux moyen de rencontre au début et à la fin de l'hiver.

Des études supplémentaires sur le comportement de chasse des loups pourraient nous aider à mieux comprendre comment les loups compensent les variations des facteurs mentionnés ci-dessus pour maintenir les taux de rencontre et les changements dans la densité des wapitis pour maintenir le succès de la chasse. De telles études devraient se concentrer sur la façon dont les loups ajustent leur comportement de chasse pour maintenir des taux de rencontre avec les proies adéquates, malgré les nombreux autres facteurs qui pourraient affecter ces taux.

CONCLUSION

Nous avons trouvé une relation non linéaire entre la densité de wapitis et les taux de rencontre entre loups et wapitis, ce qui suggère un mécanisme possible pour générer l'asymptote associée aux réponses fonctionnelles de type II ou de type III. **La corrélation entre le taux de rencontre et le taux de prédation au début de l'hiver apporte un soutien supplémentaire à l'idée que le taux de rencontre est un mécanisme à l'origine de la réponse fonctionnelle.** Ces résultats soutiennent les modèles théoriques du taux de prédation, mais soulignent également à nouveau l'effet stochastique que le temps et la saison ont dans les systèmes tempérés et la possibilité pour les loups de **compenser** comportementalement en réponse aux changements de ces facteurs pour maintenir les taux de rencontre et les taux de prédation.

BIBLIOGRAPHIE

- Anderson, D.P., Forester, J.D., Turner, M.G., Frair, J.L., Merrill, E.H., Fortin, D., Mao, J.S., et Boyce, M.S. 2005. Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landsc. Ecol.* 20(3) : 257-271.
- Biesinger, Z., et Haefner, J.W. 2005. Proximate cues for predator searching : a quantitative analysis of hunger and encounter rate in the ladybird beetle (*Coccinella septempunctata*). *Anim. Behav.* 69(1) : 235-244. doi:10.1016/j.anbehav.2004.02.023.
- Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S., et Coulson, T. 2006. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *J. Anim. Ecol.* 75(6) : 1393-1405.
- Boyce, M.S. 1991. Migratory behavior and management of elk (*Cervus elaphus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 29(1-4) : 239-250. doi:10.1016/0168-1591(91)90251-R.
- Brennan, A., Cross, P.C., et Creel, S. 2015. Managing more than the mean : using quantile regression to identify factors related to large elk groups. *J. Appl. Ecol.* 52(6) : 1656-1664. doi:10.1111/1365-2664.12514.

- Burkholder, B.L. 1959. Movements and behavior of a wolf pack in Alaska. *J. Wildl. Manage.* 23(1) : 1-11. doi:10.2307/3797740.
- Calenge, C. 2006. Le package "adehabitat" pour le logiciel R : Un outil pour l'analyse de l'utilisation de l'espace et de l'habitat par les animaux. *Ecol. Model.* 197(3-4) : 516-519. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017.
- Cassidy, K.A., MacNulty, D.R., Stahler, D.R., Smith, D.W., et Mech, L.D. 2015. Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park. *Behav. Ecol.* 26(5) : 1352-1360
- Ciucci, P., Boitani, L., Francisci, F., et Andreoli, G. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *J. Zool. (Lond.)* 243(4) : 803-819. doi:10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x.
- Cohen, G.R. et Yang, S. 1994. Mid-p confidence intervals for the Poisson expectation. *Stat. Med.* 13 : 2189-2203.
- Cook, R.C., Cook, J.G., et Mech, L.D. 2004. Nutritional condition of northern Yellowstone elk. *J. Mammal.* 85(4) : 714-722
- Cosner, C., DeAngelis, D.L., Ault, J.S., et Olson, D.B. 1999. Effects of spatial grouping on the functional response of predators. *Theor. Popul. Biol.* 56(1) : 65-75.
- Coughenour, M.B., et Singer, F.J. 1996. Elk population processes in Yellowstone National Park under the policy of natural regulation. *Ecol. Appl.* 6(2) : 573-593. doi:10.2307/2269393.
- Dale, B.W., Adams, L.G., et Bowyer, R.T. 1994. Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 63(3) : 644-652. doi:10.2307/5230.
- DelGiudice, G.D., Singer, F.J., et Seal, U.S. 1991. Physiological assessment of winter nutritional deprivation in elk of Yellowstone National Park. *J. Wildl. Manage.* 55(4) : 653-664. doi:10.2307/3809515.
- Despain, D. G. 1990. Yellowstone vegetation : consequences of environment and history in a natural setting. Roberts Rinehart Publishers, Boulder, CO.
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H.P., Arnemo, J. M., Gundersen, H., Milner, J.M., Liberg, O., Linnell, J., Pedersen, H.C., Sand, H., Solberg, E.J., et Storaas, T. 2009. Encounter frequencies between GPS-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. *Ecol. Res.* 24(3) : 547-557. doi:10.1007/s11284-008-0525-x.
- Farnes, P. E. et Shafer, B. 1975. Summary of snow survey measurements for Montana, 1922-1974. Soil Conservation Service, Bozeman, Mont. Fieberg, J., et Börger, L. 2012. Pourriez-vous s'il vous plaît formuler "home range" comme une question ? *J. Mammal.* 93(4) : 890-902. doi:10.1644/11-MAMM-S-172.1.
- Fryxell, J.M., Mosser, A., Sinclair, A.R., et Packer, C. 2007. Group formation stabilizes predator-prey dynamics. *Nature*, 449(7165) : 1041-1043
- Fuller, T.K., Mech, L.D., et Cochrane, J.F. 2003. Wolf population dynamics. In *Wolves. Behavior, ecology, and conservation*. Edité par L.D. Mech et L. Boitani. University of Chicago Press. pp. 172.
- Hassell, M.P., et Varley, G.C. 1969. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature*, 223(5211) : 1133
- Hayes, R.D., Baer, A.M., Wotschikowsky, U., et Harestad, A.S. 2000. Kill rate by wolves on moose in the Yukon. *Can. J. Zool.* 78(1) : 49-59
- Hebblewhite, M., et Pletscher, D.H. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. *Can. J. Zool.* 80(5) : 800-809.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91(5) : 293-320.
- Houston, D.G. 1982. The northern Yellowstone elk : ecology and management. Disponible sur http://digitalcommons.usu.edu/aspen_bib/4316/ [consulté le 15 janvier 2014].
- Huggard, D.J. 1993. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. I. Prey species. *Can. J. Zool.* 71(1) : 130-139.
- Ioannou, C.C., Ruxton, G.D., et Krause, J. 2008. Search rate, attack probability, and the relationship between prey density and prey encounter rate. *Behav. Ecol.* 19 (4) : 842-846
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B., and Okarma, H. 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Bialowieza Primeval Forest in Poland. *Can. J. Zool.* 79 (11) : 1993-2004
- Kauffman, M.J., Varley, N., Smith, D.W., Stahler, D.R., MacNulty, D.R., and Boyce, M.S. 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. *Ecol. Lett.* 10(8) : 690-700. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01059.x.
- Kery, M. 2010. Introduction à WinBUGS pour les écologistes : Bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses. Academic Press. Pp 149.
- Kittle, A.M., Anderson, M., Avgar, T., Baker, J.A., Brown, G.S., Hagens, J., Iwachewski, E., Moffatt, S., Mosser, A., Patterson, B.R., and others. 2015. Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality. *J. Anim. Ecol.* 84(5) : 1177-1186.
- Knight, R.R. 1970. The Sun River elk herd. *Wildl. Monogr.* 23 : 3-66.
- Kohl, M. T., Stahler, D.R., Metz, M.C., Forester, J.D., Kauffman, M.J., Varley, N. White, P.J., Smith, D.W., et MacNulty, D.R. 2017. Diel predator activity drives adynamic landscape of fear. bioRxiv. 221440. doi : <https://doi.org/10.1101/221440>.

- Kuzyk, G.W., Rohner, C., et Schmiegelow, F.K. 2005. Travel rates of Wolves, *Canis lupus*, in relation to ungulate kill sites in west central Alberta. *Can. Field-Nat.* 119(4) : 573-577
- Lemke, T.O., Mack, J.A., et Houston, D.B. 1998. Winter range expansion by the northern Yellowstone elk herd. *Intermountain Journal of Sciences*, 4:1-9.
- Lotka, A.J. 1925. Elements of physical biology. Williams and Williams. Baltimore, MD
- MacNulty, D.R., Mech, L.D., et Smith, D.W. 2007. A proposed ethogram of large carnivore predatory behavior, exemplified by the wolf. *J. Mammal.* 88(3) : 595-605
- MacNulty, D.R., Smith, D.W., Mech, L.D., Vucetich, J.A., and Packer, C. 2012. Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk. *Behav. Ecol.* 23(1) : 75-82.
- Marshall, J.P. et Boutin, S. 1999. Power analysis of wolf-moose functional responses. *J. Wildl. Manag.* 63(1) : 396-402. doi:10.2307/3802525
- McCullagh, P. et Nelder, J.A. 1989. Generalized linear models (Vol. 37). CRC Press, Boca Raton, FL.
- McCullough, D.R. 1969. The tule elk : its history, behavior, and ecology. *Univ. California Publ. Zool.* 88:1-209.
- McLellan, B.N., Serrouya, R., Wittmer, H.U., et Boutin, S. 2010. Predator-mediated Allee effects in multi-prey systems. *Ecology* 91(1) : 286-292.
- Mech, L.D. 1966. The Wolves of Isle Royale. *Fauna Ser. n° 7*. [Mech, L.D. 1994. Regular and homeward travel speeds of arctic wolves. *J. Mammal.* 75(3) : 741-741.
- Mech, L.D., et Boitani, L. 2003. Wolf social ecology. In *Wolves. Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago. p. 483.
- Mech, L.D., Frenzel, L.D., Jr. et Karns, P.D. 1971. The effect of snow conditions on the ability of wolves to capture deer. In *Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota*. Edited by L. D. Mech, and L. D. Frenzel, Jr. USDA Forest Service Research Paper NC-52. North Central Forest Experimental Station, St. Paul, Minnesota, pp. 51-59.
- Mech, L.D., Adams, L.G., Meier, T.J., Burch, J.W., et Dale, B.W. 1998. The wolves of Denali. U of Minnesota Press, Minneapolis. Minneapolis, MN.
- Mech, L.D., Smith, D.W., Murphy, K.M., et MacNulty, D.R. 2001. Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *J. Wildl. Manag.* 65(4) : 998-1003. doi:10.2307/3803048.
- Mech, L.D., Smith, D.W., et MacNulty, D.R. 2015. *Wolves on the hunt*. The University of Chicago Press.
- Messier, F. 1985. Organisation sociale, distribution spatiale et densité de population des loups en relation avec la densité des orignaux. *Can. J. Zool.* 63(5) : 1068-1077. doi:10.1139/z85-160.
- Messier, F. 1994. Modèles de populations d'ongulés avec prédation : A case study with the North American Moose. *Ecology* 75(2) : 478-488. doi:10.2307/1939551.
- Messier, F., et Joly, D.O. 2000. Commentaire : Régulation des populations d'orignaux par la prédation du loup. *Can. J. Zool.* 78(3) : 506-510. doi:10.1139/z99-220.
- Metz, M.C., Vucetich, J.A., et Smith, D.W. 2011. Effet de la socialité et de la saison sur le comportement de recherche de nourriture du loup gris (*Canis lupus*) : implications pour l'estimation du taux de mortalité estivale (Variation saisonnière du comportement de recherche de nourriture du loup gris). *PLoS One* 6(3): E17332.
- Metz, M.C., Smith, D.W., Vucetich, J.A., Stahler, D.R., and Peterson, R.O. 2012. Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park. *J. Anim. Ecol.* 81(3) : 553-563.
- Musiani, M., Okarma, H., et Jedrzejewski, W. 1998. Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Acta Theriologica.* 43(4) : 409-416.
- National Operational Hydrologic Remote Sensing Center. 2004. Snow data assimilation system (SNODAS) data products at NSIDC, [2003-2013]. Boulder, Colorado USA : National Snow and Ice Data Center. <http://dx.doi.org/10.7265/N5TB14TC>
- Nelson, M.E., et Mech, L.D. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. *Wildl. Monogr.* 77 : 3-53.
- Nelson, M.E., et Mech, L.D. 1986. Relationship between snow depth and gray wolf predation on white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 50(3) : 471-474.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2 : 131-178
- Peterson, R.O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. National Park Service Scientific Monogr. Ser. No. 11. Government Printing Office, Washington, DC.
- Peterson, R.O., et Page, R.E. 1988. The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975-1986. *J. Mammal.* 69(1) : 89-99. doi:10.2307/1381751.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R., et Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging : a selective review wolf theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52 : 137-154.
- Rivrud, I.M., Loe, L.E., et Myrsterud, A. 2010. How does local weather predict red deer home range size at different temporal scales ? *J. Anim. Ecol.* 79(6) : 1280-1295. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01731.x.
- Scarponcini, P. 2002. Generalized model for linear referencing in transportation. *Geo Informatica* 6(1) : 35-55.
- Schaefer, C.L. 2000. Spatial and temporal variation in wintering elk abundance and composition, and wolf response on Yellowstone's Northern Range. Thèse de doctorat, Michigan Technological University.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods Ecol. Evol.* 1(2) : 103-113. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x.
- Schmidt, K., Theuerkauf, J., et Kowalczyk, R. 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Bialowieza Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30(1) : 66-76.

- Shelton, P.C. 1966. Ecological studies of beavers, wolves, and moose in Isle Royale National Park, Michigan. Ph.D., Purdue, Indiana. Disponible sur <http://docs.lib.purdue.edu/dissertations/AAI6613260/> [consulté le 18 avril 2016].
- Signer, J., Balkenhol, N., Ditmer, M., et Fieberg, J. 2015. Does estimator choice influence our ability to detect changes in home-range size ? *Anim. Biotelemetry* 3(1) : 16. doi:10.1186/s40317-015-0051-x.
- Sikes, R.S., and the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *J. Mammal.* 97(3) : 663-688
- Smith, D.W., Drummer, T.D., Murphy, K.M., Guernsey, D.S., and Evans, S.B. 2004. Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in Yellowstone National Park, 1995-2000. *J. Wildl. Manag.* 68(1) : 153-166.
- Smith, D.W., et Bangs, E.E. 2009. Reintroduction of wolves to Yellowstone national Park : history, values, and ecosystem restoration. In *Reintroduction of top-order predators*. Édité par M.W. Hayward et M. Somers. Wiley-Blackwell, Oxford. pp. 92-125
- Stephens, D.W., et Krebs, J.R. 1986. Foraging theory. *Monographies sur le comportement et l'écologie*. Princeton University Press, Princeton N. J.
- Sweeney, J.M., et Sweeney, J.R. 1984. Snow depths influencing winter movements of elk. *J. Mammal.* 65(3) : 524-526. doi:10.2307/1381113.
- Tallian, A., Smith, D.W., Stahler D.R., Metz, M.C., Wallen, R.L., Geremia, C., Ruprecht, J., Wyman, C.T., et MacNulty, D.R. 2017. Predator foraging response to a resurgent dangerous prey (réponse des prédateurs à la recherche de nourriture pour des proies dangereuses). *Funct. Ecol.* 31(7):1418-1429. Doi:10.1111/11365-2435.12866.
- Travis, J.M.J., et Palmer, S.C.F. 2005. Les processus spatiaux peuvent déterminer la relation entre le taux de rencontre des proies et la densité des proies. *Biol. Lett.* 1(2) : 136-138
- Thurber, J.M. et Peterson, R.O. 1993. Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. *J. Mammal.* 74(4) : 879-889
- Vucetich, J.A., Hebblewhite, M., Smith, D.W. et Peterson, R.O. 2011. Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator-prey ratios in three wolf-ungulate systems. *J. Appl. Ecol.* 80(6) : 1236-1245. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01855.x
- White, P.J., Proffitt, K.M., Mech, L.D., Evans, S.B., Cunningham, J.A., et Hamlin, K.L. 2010. Migration of northern Yellowstone elk : implications of spatial structuring. *J. Mammal.* 91(4) : 827-827
- White, P.J., Garrott, R.A., Hamlin, K.L., Cook, R.C., Cook, J.G., et Cunningham, J.A. 2011a. Body condition and pregnancy in northern Yellowstone elk : Evidence for predation risk effects ? *Ecol. Appl.* 21(1) : 3-8
- White, P.J., Proffitt, K.M., et Lemke, T.O. 2011b. Changes in elk distribution and group sizes after wolf restoration. *Am. Midl. Nat.* 167(1) : 174-187. doi:10.1674/0003-0031-167.1.174.