

Taille de la meute de loups et acquisition de nourriture

WOLF PACK SIZE AND FOOD ACQUISITION

PAUL A. SCHMIDT¹ AND L. DAVID MECH^{2,*}

¹Department of Fisheries and Wildlife, University of Minnesota, St. Paul, Minnesota 55108;

²Patuxent Wildlife Research Center, National Biological Service, Laurel, Maryland 20708

Vol. 150, No. 4

The American Naturalist

October 1997

De nombreux chercheurs ont proposé ou accepté l'idée que la raison pour laquelle les loups gris (*Canis lupus*) vivent en groupes ou en meutes est que la chasse en groupe facilite l'acquisition de grandes proies (Murie 1944 ; Mech 1970 ; Zimen 1976 ; Nudds 1978 ; Pulliam et Caraco 1978 ; Bekoff et Wells 1980 ; Rodman 1981). En d'autres termes, une meute de huit loups, par exemple, aurait plus de deux fois plus de succès qu'une meute de quatre. Si cette proposition est valable, la quantité de nourriture acquise par individu devrait augmenter avec la taille de la meute, au moins jusqu'à une certaine taille optimale (Nudds 1978).

Nudds (1978) a utilisé des données éparses de la littérature et a détecté une relation apparente entre la taille des meutes de loups et la nourriture acquise par loup qui impliquait que les meutes plus petites que la taille optimale acquéraient substantiellement moins de nourriture par loup que celles de taille optimale. Il a également supposé qu'il y avait des tailles de meutes **optimales** différentes pour les loups se nourrissant d'orignaux (*Alces alces*) et d'autres grandes proies que pour ceux se nourrissant principalement de cerfs de virginie (*Odocoileus virginianus*), par analogie avec la situation décrite par Caraco et Wolf (1975) pour les lions (*Panthera leo*).

Cependant, Thurber et Peterson (1993) ont utilisé beaucoup plus de données et ont démontré que pour les loups s'attaquant principalement aux orignaux sur l'île Royale, l'acquisition de nourriture par loup diminuait avec l'augmentation de la taille de la meute. Hayes (1995) a trouvé la même chose pour les loups s'attaquant aux orignaux et aux caribous (*Rangifer tarandus*), et Dale et al. (1995) ont conclu que les plus grandes meutes qu'ils ont observées prédatant des orignaux, des caribous et des mouflons de Dall (*Ovis dalli*) n'ont pas acquis plus de nourriture par loup que les plus petites meutes. **Ces résultats ne contredisent pas seulement la notion de taille optimale de la meute de Nudds (1978) mais tendent également à réfuter l'affirmation selon laquelle les loups vivent en meute afin de faciliter la mise à mort de proies plus grandes.** La relation que Thurber et Peterson (1993) ont trouvée implique que, par exemple, chaque membre d'une meute de six à douze loups ne gagne que 60% à 70% de la nourriture que les loups seuls ou les paires acquièrent. Les chiffres de Hayes (1995) indiquent que chaque membre d'une meute de six à douze loups n'acquiert que 35% à 60% de la nourriture que les membres d'une paire acquièrent individuellement. Dans aucune des deux études, il n'a été prouvé que les meutes de trois à cinq loups obtenaient plus de nourriture par loup que les paires, contrairement aux conclusions préliminaires de Nudds (1978).

L'étude de Thurber et Peterson (1993) portait sur une seule population de loups et une seule proie ; l'enquête de Hayes (1995) portait sur deux espèces de proies. Nous examinons ici la littérature basée sur des populations de loups dans de nombreuses régions et impliquant plusieurs espèces de proies pour mieux évaluer la relation entre la taille de la meute de loups et l'acquisition de nourriture et ses implications pour l'hypothèse de la taille optimale de la meute ou l'hypothèse selon laquelle les loups vivent en groupes pour faciliter la mise à mort de proies plus grandes.

Nous avons examiné les taux de prédation de 11 études réalisées entre 1971 et 1989 sur les espèces suivantes : cerf de Virginie, orignal, mouflon, caribou et bison (*Bison bison*) (Tableau 1). Nous avons converti les taux de prédation rapportés en kilogrammes par loup et par jour en utilisant deux approches. Soit les estimations de poids des animaux tués étaient déjà fournies dans les études individuelles, soit les poids consommables des proies étaient basés sur les unités de conversion décrites par Mech (1966).

TABLEAU 1. Synthèse des informations sur lesquelles se fondent les analyses et les chiffres

Prey and Pack Size	<i>N</i>	Food Acquired (kg/wolf/d)	Reference
White-tailed deer:			
3	1	4.5	Stenlund 1955
5	1	.6	Mech and Frenzel 1971
8	1	3.7	Kolenosky 1972
2-9	4	1.6-3.6	Mech 1977
2-7	20	.5-6.8	Fritts and Mech 1981
Moose:			
4	1	1.8	Mech 1977
6-11	6	4.1-12.1	Fuller and Keith 1980
2-9	8	3.5-19.9	Ballard et al. 1987
2-17	5	5.5-14.6	Peterson et al. 1984
4-11	5	8.7-24.8	Dale et al. 1994
Moose/caribou, 2-20	45	2.5-45.2	Hayes 1995*
Caribou:			
4-8	3	5.7-10.2	Ballard et al. 1987
2-15	13	8.6-24.8	Dale et al. 1994
Dall sheep, 6-13	3	8.7-17.9	Dale et al. 1994
Bison, 7-13	8	3.5-7.4	Carbyn et al. 1993
Total	124		

NOTE.— Complete table of data for each data point on figures is available from L. D. Mech.

* Only combined data for moose and caribou were presented.

Nous avons utilisé l'analyse de régression logarithmique (Microsoft 1995) pour calculer l'ajustement des moindres carrés entre la taille de la meute et les kilogrammes par loup et par jour. Les analyses ont été réalisées en utilisant les espèces de proies individuelles ainsi que l'ensemble des données. Comme les loups qui s'attaquent aux cerfs consomment beaucoup moins de nourriture (0,5-6,8 kg/loup/j) que les loups qui s'attaquent aux orignaux et à d'autres espèces (2,5-45,2 kg/loup/j), nous avons également analysé les données séparément pour les cerfs et les orignaux. Les données concernant les autres espèces de proies étaient trop rares pour être analysées séparément.

L'ensemble des données, y compris les loups qui s'attaquent à plus d'une espèce, montre une relation curvilinéaire négative entre la taille de la meute et la quantité de nourriture acquise ($y = -2,9973 \ln(x) + 14,202$; $r^2 = 0,07$). Nous avons trouvé des relations similaires mais plus

fortes lorsque les données ont été examinées séparément pour le cerf et l'orignal (Fig. 1). Aucune analyse n'a montré une augmentation de la nourriture acquise par loup avec l'augmentation de la taille de la meute.

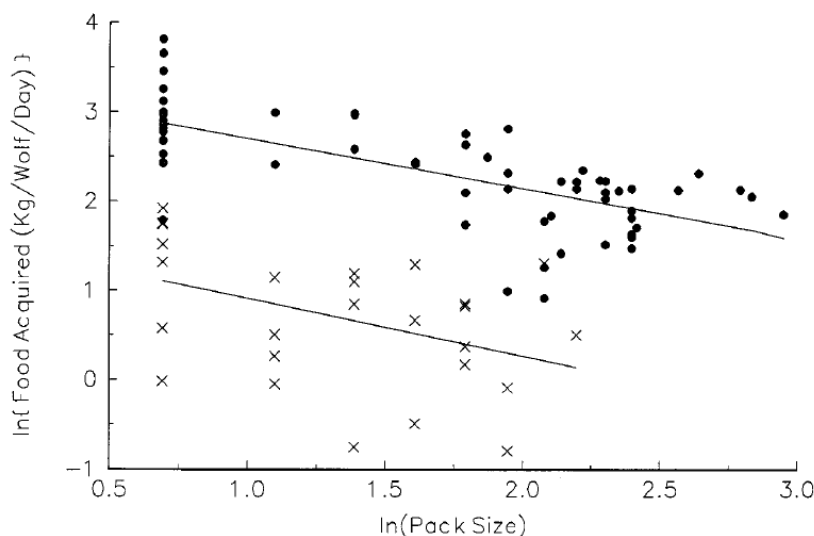


Fig. 1 - Relation entre la quantité de nourriture acquise par loup et la taille de la meute de loups s'attaquant au cerf de Virginie (croix) et à orignaux (points). Pour le cerf, $\ln(y) = 1,5490 - 0,6438 \ln(x)$; $r^2 = 0,19$. Pour l'orignal, $\ln(y) = 3,25494 - 0,5587 \ln(x)$; $r^2 = 0,47$ (Tableau 1). Les données pour les autres espèces proies (Tableau 1) ne sont pas montrées. Pour toutes les données combinées, $\ln(y) = 22,9973 \ln(x) + 14,202$; $r^2 = 0,07$

Nous n'avons trouvé aucune preuve que l'augmentation de la taille de la meute se traduisait par une augmentation de la nourriture acquise par loup. En fait, quelle que soit la façon dont les données ont été examinées - en utilisant les données globales, en utilisant les données par espèce de proie ou en utilisant les données par zone d'étude (Thurber et Peterson 1993 ; Hayes 1995) - la relation indiquait moins de nourriture par loup lorsque la taille de la meute augmentait.

La relation que nous avons trouvée était la plus faible pour l'ensemble des données. Cependant, cela est dû à une différence d'échelle entre les données concernant les loups tuant des cervidés et ceux tuant d'autres proies. Il est possible que les données concernant les loups tuant des cerfs soient sous-estimées (Fritts et Mech 1981 ; Fuller 1989). Quoi qu'il en soit, les analyses individuelles par espèce proie ont montré des relations plus fortes (Fig. 1), similaires à celles des loups s'attaquant aux orignaux sur l'île Royale ($r^2 = 0,30$; Thurber et Peterson 1993) et aux orignaux et caribous au Yukon ($r^2 = 0,40$; Hayes 1995).

Cette étude comprend des données sur des loups s'attaquant à **plusieurs** espèces de proies dans plusieurs régions et montre de façon constante une relation négative entre la taille de la meute et l'acquisition de nourriture par loup, tout comme les autres publications sur le sujet (Thurber et Peterson 1993 ; Hayes 1995). Prises ensemble, ces études et notre analyse fournissent des preuves solides contre l'hypothèse selon laquelle la raison pour laquelle les loups vivent en meute est de faciliter leur prédation sur de grandes proies.

Nous proposons une **hypothèse** de sélection des membres de la famille pour expliquer pourquoi les loups vivent en meute, comme l'ont fait Schoener (1971), Rodman (1981) et Hayes (1995), mais pour une raison légèrement différente. La plupart des meutes de loups

sont composées d'un couple d'adultes et de leur progéniture en cours de maturation (Mech 1970). Presque tous les descendants se dispersent avant l'âge de 3 ans (Fritts et Mech 1981 ; Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987 ; Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991). Nous pensons que les loups vivent en meutes principalement parce que les couples adultes peuvent alors partager efficacement avec leur progéniture le surplus de nourriture résultant de la prédation du couple sur les grands mammifères. Les loups seuls peuvent tuer même leurs plus grandes proies comme les orignaux (Thurber et Peterson 1993) et les bisons (Carbyn et al. 1993), **et même dans les grandes meutes, c'est le couple adulte qui mène l'attaque** (Mech 1966, 1988).

Le soutien le plus clair à notre hypothèse vient du fait que ce sont des paires de loups, plutôt que, par exemple, des meutes de trois ou quatre, qui acquièrent plus de nourriture par loup que chaque membre de meutes plus importantes en moyenne (Fig. 1). De plus, les charognards peuvent usurper un pourcentage élevé de nourriture non consommée (Promberger et al. 1993), de sorte qu'une grande partie du profit énergétique d'un couple pourrait être perdue. **En emmenant leurs jeunes à la chasse, les couples investissent leur profit énergétique dans leur patrimoine génétique et maximisent leur efficacité énergétique.** Jusqu'à ce qu'ils acquièrent une maturité physique et une **expérience** suffisante, les jeunes obtiennent probablement plus de nourriture en restant avec leurs parents qu'en chassant seuls. En outre, ils acquièrent l'expérience de la chasse et de la mise à mort qui favorisera leur survie après la dispersion.

Packer et Ruttan (1988) ont présenté une hypothèse similaire pour les groupes de lions, contrairement à des propositions antérieures mettant l'accent sur la taille optimale des groupes de recherche de nourriture pour cette espèce sociale également (Caraco et Wolf 1975).

LITERATURE CITED

- Ballard, W. B., J. S. Whitman, and C. L. Gardner. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. Wildlife Monograph 98. Wildlife Society, Washington, D.C.
- Bekoff, M., and M. C. Wells. 1980. The social ecology of coyotes. *Scientific American* 242:130–148.
- Caraco, T., and L. L. Wolf. 1975. Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *American Naturalist* 109:343–352.
- Carbyn, L. N., S. M. Oosenbrug, and D. W. Anions. 1993. Wolves, bison and the dynamics related to the Peace-Athabasca Delta in Canada's Wood Buffalo National Park. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.
- Dale, B. W., L. G. Adams, and R. T. Bowyer. 1994. Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 63:644–652.

- — —. 1995. Winter wolf predation in a multiple ungulate prey system, Gates of the Arctic National Park, Alaska. Pages 223–230 in L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip, eds. Ecology and conservation of wolves in a changing world. Occasional Publication No. 35. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.
- Fritts, S. H., and L. D. Mech. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. Wildlife Monograph 79. Wildlife Society, Washington, D.C.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. Wildlife Monograph 105. Wildlife Society, Washington, D.C.
- Fuller, T. K., and L. B. Keith. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. Journal of Wildlife Management 44:583–602.
- Gese, E. M., and L. D. Mech. 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. Canadian Journal of Zoology 69:2946–2955.
- Hayes, R. D. 1995. Numerical and functional responses of wolves and regulation of moose in the Yukon. Master's thesis. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia.
- Kolenosky, G. B. 1972. Wolf predation on wintering deer in east-central Ontario. Journal of Wildlife Management 36:357–369.
- Mech, L. D. 1966. The wolves of Isle Royale. U.S. National Parks Fauna Series No. 7. Government Printing Office, Washington, D.C.
- — —. 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. Natural History Press, New York.
- — —. 1977. Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack. Pages 55–83 in R. L. Phillips and C. Jonkel, eds. Proceedings of the 1975 Predator Symposium. Montana Forest and Conservation Experiment Station, University of Montana, Missoula.
- — —. 1988. The arctic wolf: living with the pack. Voyageur, Stillwater, Minn.
- Mech, L. D., and L. D. Frenzel, eds. 1971. Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota. North Central Forest Experiment Station, USDA Forest Service Research Paper NC-52. St. Paul, Minn.
- Microsoft. 1995. Microsoft Excel for Windows '95, version 7.0. Microsoft Corp., Redmond, Wash.
- Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. U.S. National Park Service Fauna Series No. 5. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Nudds, T. D. 1978. Convergence of group size strategies by mammalian social carnivores. American Naturalist 112:957–960.
- Packer, C., and L. Rutman. 1988. The evolution of cooperative hunting. American Naturalist 132:159–198.
- Peterson, R. O., J. D. Woolington, and T. N. Bailey. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. Wildlife Monograph 88. Wildlife Society, Washington, D.C.
- Promberger, C., R. D. Hayes, and P. Kaczensky. 1993. Interspecific competition between ravens and wolves in the boreal forest. Pages 52–53 in C. Vila and J. Castroviejo, eds. Simposio Internacional obre el Lobo, León, Spain. Consejería de Medio Ambiente y Ordenacion del Territorio, León.
- Pulliam, H. R., and T. Caraco. 1978. Living in groups: is there an optimal group size? Pages 122–147 in J. T. Krebs and N. B. Davies, eds. Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Rodman, P. S. 1981. Inclusive fitness and group size with a reconsideration of group size in lions and wolves. American Naturalist 118:275.
- Schoener, T. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology Systematics 2:369–404.
- Stenlund, M. H. 1955. A field study of the timber wolf (*Canis lupus*) on the Superior National Forest, Minnesota. Technical Bulletin Number 4. Minnesota Department of Conservation, St. Paul.
- Thurber, J. M., and R. O. Peterson. 1993. Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. Journal of Mammology 74:879–889.
- Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. Zeitschrift für Tierpsychologie 40:300–341.