

Les corbeaux anticipent les lieux de prédation des loups à grande échelle

SPATIAL MEMORY

Ravens anticipate wolf kill sites across broad scales

Matthias-Claudio Loretto^{1,2*}, Kristina B. Beck³, Douglas W. Smith⁴, Daniel R. Stahler⁴, Lauren E. Walker^{4†}, Martin Wikelski^{2,5}, Thomas Mueller^{3,6}, Kamran Safi^{2,5}, John M. Marzluff⁷

Science 391 (6790), . DOI: 10.1126/science.adz9467

Résumé

Les charognards dépendent généralement de charognes dispersées de manière irrégulière et imprévisibles. Une hypothèse de longue date suggère que les corbeaux charognards localisent de manière fiable cette nourriture en suivant directement les grands carnivores jusqu'à leurs proies. **Cependant**, grâce au suivi par satellite de 69 corbeaux, 20 loups et 11 couguars dans le parc national de Yellowstone, nous avons constaté que le suivi des prédateurs sur de longues distances était rare. Au lieu de cela, les corbeaux revisitaient régulièrement des sites où les proies des loups étaient courantes, revenant de distances pouvant atteindre 155 kilomètres pour trouver des charognes. Tout comme lorsqu'ils se dirigent vers des sources de nourriture anthropiques permanentes, les corbeaux semblent se souvenir de sources potentielles de charognes identifiées lors de rencontres antérieures avec des loups ou leurs proies. Ces résultats suggèrent que la **mémoire spatiale** et la navigation jouent un rôle considérablement plus important qu'on ne le pensait auparavant chez les charognards, et peut-être chez d'autres espèces à large rayon d'action, dans la recherche de ressources éphémères.

La plupart des animaux vivent dans des environnements **dynamiques** où la disponibilité et la prévisibilité des ressources varient dans l'espace et dans le temps. Lorsque la prévisibilité est élevée, de nombreux animaux ont recours à la **mémoire spatiale** pour améliorer l'efficacité de leur recherche de nourriture (1-4). Lorsque les ressources sont **imprévisibles**, on suppose que les animaux s'appuient moins sur la mémoire et davantage sur des **indices perceptifs**, des recherches aléatoires ou l'échange d'informations sociales (5, 6). Les charognards qui exploitent les proies tuées par les prédateurs sont confrontés au défi de trouver une source de nourriture relativement imprévisible tant dans l'espace que dans le temps (7), et ont souvent une durée de vie courte en raison de la présence d'un grand nombre de concurrents (8, 9). La disponibilité des charognes produites par les prédateurs dépend de l'interaction entre l'abondance des proies et le comportement de chasse des prédateurs (10). En raison de cet approvisionnement en charognes, on trouve des charognards à proximité, voire à la suite de grands carnivores, en particulier d'espèces qui tuent des proies trop

volumineuses pour être consommées immédiatement (11-14). Bien que de nombreuses études se concentrent sur les adaptations morphologiques, physiologiques ou sociales des charognards pour trouver efficacement des charognes (15), on sait peu de choses sur les stratégies de déplacement individuelles et le rôle de la mémoire spatiale par rapport aux indices directs pour localiser les proies tuées par les grands carnivores.

Nous avons testé une hypothèse de longue date selon laquelle les charognards ajustent leurs déplacements pour suivre les grands carnivores. Bien que l'on observe fréquemment des charognards près de grands carnivores sur le terrain – parfois même s'adonnant à un comportement de suivi sur de courtes distances –, il n'est pas certain que ce comportement de suivi reflète une stratégie de recherche de nourriture fréquente à des échelles spatiales et temporelles plus larges. Nous opposons cette hypothèse à une autre, selon laquelle les charognards localisent les charognes en revisitant de manière proactive les sites où celles-ci sont susceptibles de réapparaître en raison d'une forte abondance de carnivores ou d'une densité élevée de proies tuées. Cette alternative implique l'utilisation de la mémoire spatiale issue de rencontres antérieures avec de grands carnivores et/ou leurs proies, plutôt que de se fier à des repères en temps réel indiquant l'emplacement des prédateurs.

Nous nous sommes concentrés sur le système charognard-prédateur des corbeaux communs (*Corvus corax*) et des loups gris (*Canis lupus*), ainsi que sur le système sympatrique des corbeaux et des cougars (*Puma concolor*), un autre grand carnivore ayant des proies similaires (16, 17). Bien que l'on sache peu de choses sur les interactions entre les corbeaux et les pumas, les corbeaux sont l'espèce de charognard la plus présente sur les proies tuées par les loups dans de nombreuses régions (9, 10). On a observé des corbeaux s'orienter et voler aux côtés de loups en déplacement (18), suivre les traces de loups dans la neige (11), se diriger vers les hurlements de loups (19) et se rassembler rapidement autour de proies fraîchement tuées par des loups (20). Ces associations suggèrent que les corbeaux suivent directement les loups comme stratégie viable de recherche de nourriture en hiver, lorsque trouver des charognes peut être particulièrement difficile mais d'une importance cruciale (20). On s'attend à ce que les charognards qui suivent les grands carnivores réduisent leurs efforts de recherche et la compétition intra-groupe en observant directement la prédation ou en étant guidés vers des proies récemment tuées. En revanche, le fait de revisiter des sites où ils ont déjà eu du succès devrait être plus exigeant sur le plan cognitif, car cela nécessite de prédire le comportement et l'utilisation de l'espace d'une autre espèce, ce qui indique la répartition de ses proies. Les corbeaux sont des candidats idéaux pour tester cette idée, car ils sont connus pour leurs capacités cognitives avancées. Par exemple, les corbeaux utilisent leur mémoire spatiale pour récupérer de la nourriture dans leurs cachettes et voler celles de leurs congénères et d'autres espèces (21-23). Les capacités de planification future des corbeaux sont similaires à celles des grands singes (24) et présentent des éléments de théorie de l'esprit (25), ce qui pourrait les aider à prédire et à interpréter le comportement d'autres charognards ou prédateurs. Nous avons cherché à déterminer si les corbeaux suivaient les grands carnivores, à quelle fréquence ils cooccuraient avec eux, comment cette cooccurrence se traduisait par l'utilisation de leurs proies, et – si les corbeaux ne suivaient pas les grands carnivores – si leur utilisation des proies pouvait plutôt s'expliquer par le fait qu'ils revisitaient les zones où des proies avaient été tuées précédemment.

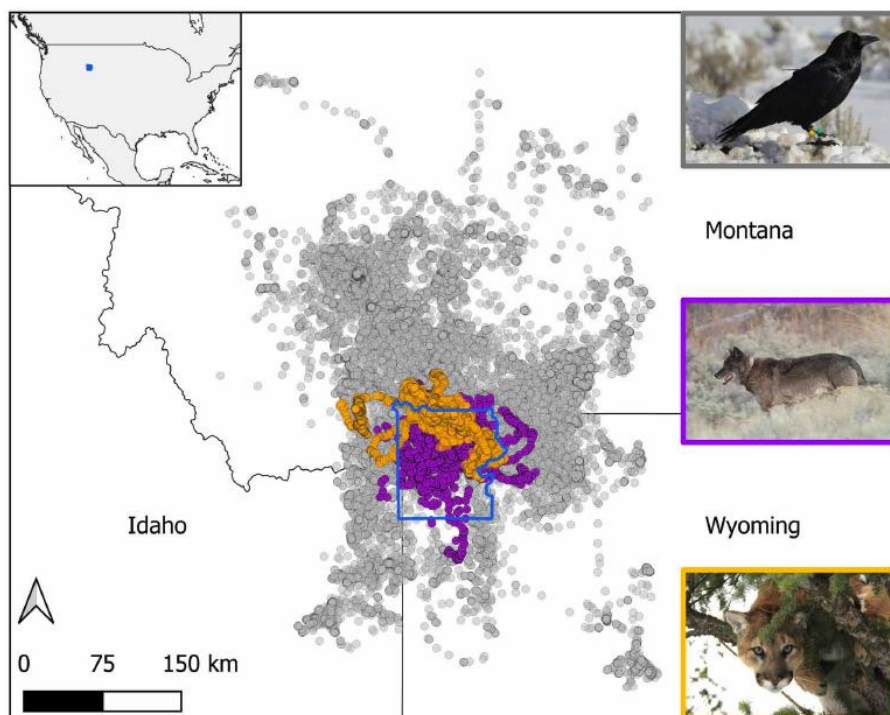


Fig. 1. Déplacements de corbeaux, de loups et de cougars suivis par GPS dans les États du Montana, du Wyoming et de l'Idaho, aux États-Unis. D'octobre 2019 à mars 2022, toutes les localisations des corbeaux (gris), des loups (violet) et des cougars (orange) sont indiquées, à l'exception des positions GPS de deux corbeaux qui se sont éloignés de plus de 350 km de tous les carnivores. Les polygones bleus sur la grande carte et l'encart représentent les limites du parc national de Yellowstone et les lignes noires indiquent les frontières des États. Crédit photo : M.-C.L

Suivi multi-spécifique pour étudier les adaptations des charognards aux mouvements des grands carnivores

Sur une période de 2,5 ans, nous avons recueilli 646 494 positions de 69 corbeaux, 77 085 positions de 20 loups (issus de six meutes et d'un solitaire) et 58 269 positions de 11 cougars équipés de dispositifs de positionnement global (GPS) dans le parc national de Yellowstone ou à moins de 5 km de ses limites (Fig. 1 et Fig. S1). **De plus**, nous avons enregistré la localisation et la date des ongulés tués par des loups ($n = 355$) ou des cougars ($n = 137$), sur la base d'observations sur le terrain et de groupes de données GPS validés sur le terrain provenant d'individus équipés d'un collier (Fig. S2). Pour les carnivores, la fréquence d'échantillonnage GPS était la plus élevée au cours de six périodes d'étude hivernales de six mois, et certaines parties de l'analyse se concentrent spécifiquement sur ces mois [voir les documents supplémentaires (SM)]. Tous les grands carnivores ont montré un comportement de domaine ou territorial et sont restés dans la zone d'étude principale (Fig. 1).

Chez les corbeaux, l'utilisation de l'espace variait selon les stades de vie : 26 étaient des résidents territoriaux à l'année, à l'intérieur ou à proximité des territoires de loups, **et 43 étaient des vagabonds non territoriaux errant à travers l'écosystème du Grand Yellowstone.** La distinction entre les corbeaux **territoriaux** et **vagabonds** reposait respectivement sur une recherche de nourriture centrée sur un lieu fixe avec l'utilisation répétée des mêmes perchoirs nocturnes, et sur des **mouvements nomades** avec des changements fréquents de perchoirs nocturnes (voir SM). **En hiver, les corbeaux territoriaux et errants ont tous deux présenté, en moyenne, un déplacement quotidien plus important que les carnivores** (Fig. S3 et Tableaux SI à S3 ; voir le Tableau S4 pour une comparaison de l'utilisation saisonnière de l'espace).

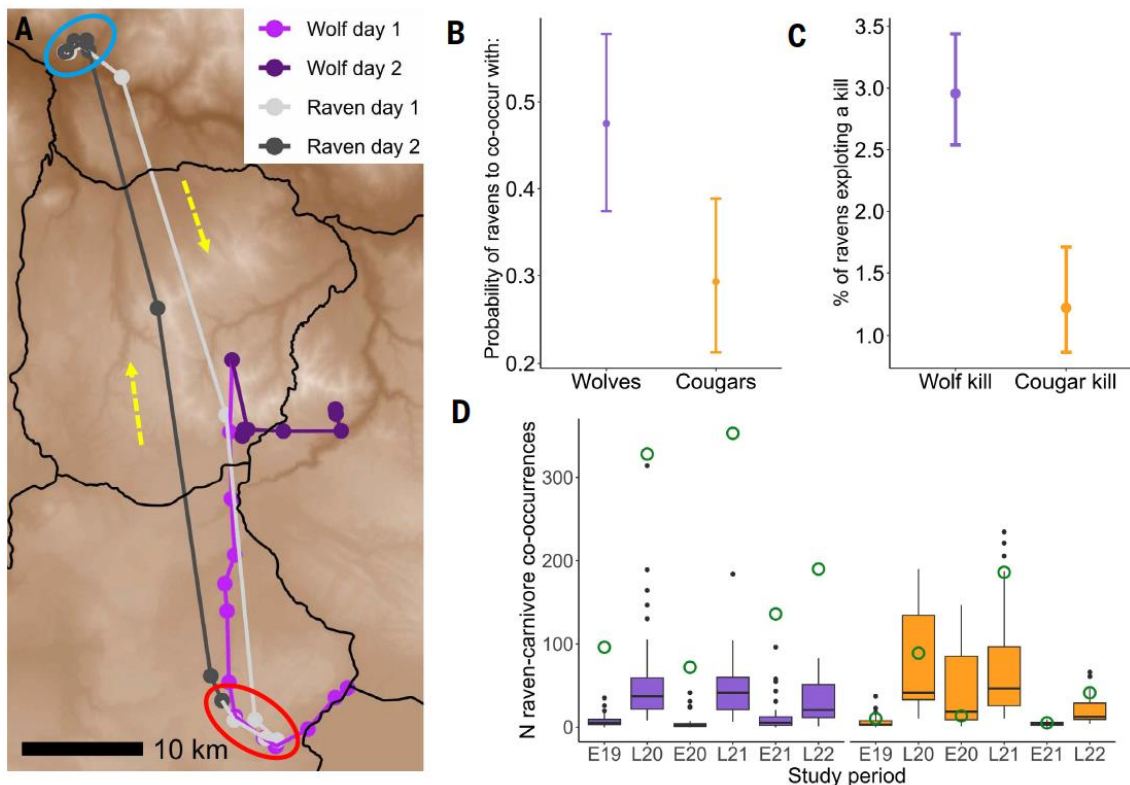


Fig. 2. Cooccurrences entre les corbeaux et les grands carnivores. (A) Un corbeau errant a volé en direction d'une zone bénéficiant d'apports anthropiques (ellipse bleue) située à l'extérieur du parc national de Yellowstone, parcourant environ 60 km jusqu'à un territoire de loups (direction indiquée par la flèche jaune), où il a rencontré un loup équipé d'un collier GPS. Le corbeau et le loup sont restés à proximité l'un de l'autre, parcourant 4 km en 2 heures (ellipse rouge), ce qui constitue le seul cas de suivi sur longue distance enregistré en 2,5 ans. Alors que le corbeau passait la nuit au repos, le loup a continué à se déplacer, et le corbeau est retourné vers les sources de nourriture anthropiques le lendemain. Les points et les lignes colorées représentent les positions GPS avec des trajectoires de déplacement interpolées. Les lignes noires indiquent les routes principales et le dégradé brun montre l'altitude allant de 1 500 m (foncé) à 3 500 m (clair), illustrant que ce corbeau ne suivait pas simplement les caractéristiques du paysage. (B) La probabilité qu'un corbeau coexiste avec un loup était significativement plus élevée qu'avec un puma. Les prévisions du modèle font référence à au moins une cooccurrence au cours d'une période d'étude hivernale d'un mois. (C) Les corbeaux ont exploité les proies tuées par les loups plus fréquemment que celles tuées par les cougars. Les estimations du modèle indiquent le pourcentage de tous les corbeaux équipés d'un GPS ayant consommé des proies tuées par des loups ou des cougars dans les 7 jours suivant la mort de l'animal. (D) Les corbeaux étaient attirés par les loups. Les cercles verts indiquent les cooccurrences observées entre les corbeaux et les loups ou les cougars au cours de chaque période d'étude hivernale d'un mois. Les boîtes à moustaches colorées représentent le nombre de cooccurrences attendues selon un modèle nul généré par la randomisation des trajectoires quotidiennes des carnivores (loups, violet ; cougars, orange). Les corbeaux ont cooccur avec les loups significativement plus souvent que ne le laisserait supposer le hasard.

Les corbeaux suivaient rarement les loups, mais ils se trouvaient en présence de ceux-ci plus souvent qu'en présence de pumas

Les corbeaux étaient capables de suivre les loups sur des distances considérables et pendant de longues périodes ; **cependant**, ce comportement était rare. Au cours de 2,5 années de suivi, nous n'avons enregistré qu'un seul cas de suivi sur longue distance – défini ici comme une cooccurrence de plus d'une heure tout en se déplaçant sur une distance supérieure à 1 km. Dans ce cas, un corbeau errant et un loup se sont déplacés ensemble dans la même direction sur 4 km pendant deux heures (Fig. 2A). Bien qu'une fréquence d'échantillonnage GPS plus élevée ou un plus grand nombre d'individus équipés d'un émetteur GPS auraient pu révéler d'autres observations de ce comportement, la poursuite sur de longues distances ne peut être considérée comme une stratégie courante ni efficace pour localiser les proies tuées par les loups. **La poursuite doit être encore moins probable pour les proies tuées par les cougars, car nous n'avons constaté aucun cas de poursuite entre un corbeau et un couguar.**

Les corbeaux errants et territoriaux étaient significativement plus susceptibles de coexister au moins une fois au cours d'une période d'étude hivernale d'un mois avec un loup équipé d'un collier GPS qu'avec un puma équipé d'un collier GPS [probabilité moyenne transformée = 0,48, intervalle de confiance (IC) à 95% = 0,38 à 0,59 pour les loups ; probabilité moyenne = 0,29, IC à 95% = 0,21 à 0,39 pour les pumas ; Fig. 2B ; coefficients du modèle : Tableau S5]. Compte tenu du paysage principalement ouvert, nous avons défini la cooccurrence comme la présence d'un corbeau et d'un carnivore à moins de 500 mètres l'un de l'autre (voir SM). Il est à noter que, dans les six études hivernales, le nombre observé de cooccurrences corbeaux-loups était supérieur à ce que l'on aurait pu attendre au hasard sur la base de permutations des trajectoires GPS quotidiennes, contrairement aux cooccurrences avec les couguars (Fig. 2D). Cela démontre que les corbeaux ont pu s'associer intentionnellement aux loups, tandis que la cooccurrence avec les couguars résultait probablement d'un chevauchement aléatoire ou d'une utilisation opportuniste des mêmes ressources.

Les associations des corbeaux avec les loups, supérieures au hasard, ont entraîné des avantages mesurables en matière de recherche de nourriture. Au total, 48,5% des proies tuées par les loups et 24,8% de celles tuées par les couguars ont été utilisées par au moins un corbeau équipé d'un émetteur GPS au cours des 7 premiers jours suivant la mort de l'animal. Une proportion significativement plus élevée de corbeaux équipés d'un émetteur GPS a exploité les ongulés tués par les loups par rapport aux proies des couguars (proportion moyenne après transformation inverse = 0,029, IC à 95% = 0,025 à 0,034 pour les loups ; proportion moyenne = 0,012, IC à 95% = 0,009 à 0,016 pour les couguars ; rapport de cotes = 0,405, $z = -4,86$, $P < 0,0001$; Fig. 2C, Tableau S6 ; voir également la Fig. S4 et le Tableau S7 pour une analyse utilisant une variable de réponse binaire). Ces proportions semblent faibles car nous avons inclus tous les corbeaux équipés d'un émetteur GPS situés dans un rayon de 350 km autour d'un carnivore muni d'un collier GPS – un rayon légèrement supérieur à la distance maximale de retour observée (327 km) vers la zone d'étude. Les meutes de loups sont relativement visibles pendant la chasse, car elles opèrent en groupe, principalement dans des zones ouvertes (26), et émettent parfois des signaux acoustiques en hurlant lorsqu'elles lancent une chasse ou à proximité d'une proie abattue (27, 28). En revanche, les couguars tuent moins fréquemment (par individu), chassent seuls (à l'exception des mères avec leurs petits), recouvrent leurs proies entre les repas pour les dissimuler aux charognards, et chassent en utilisant des stratégies d'embuscade et de traque, principalement dans des terrains boisés et accidentés au sein de notre zone d'étude (16, 17). Ces différences rendent probablement les loups plus détectables pour les charognards tels que les corbeaux, même en l'absence d'un comportement de suivi constant et indépendamment du fait que les corbeaux soient des vagabonds ou des individus territoriaux résidant au sein des territoires des loups.

Retours sur les sites sur de longues distances

Les corbeaux tiraient profit de leurs associations avec les loups, mais faisaient preuve d'une stratégie plus dynamique que le simple fait de suivre des loups individuels ou des meutes. Au lieu de rester constamment près des carnivores, les corbeaux retournaient périodiquement dans des zones à forte activité carnivore ou sur d'anciens sites de proies en fonction de la disponibilité alimentaire anticipée, tout en se nourrissant principalement ailleurs. Entre ces retours, les corbeaux individuels s'éloignaient considérablement des loups (distance médiane : 33 km par rapport aux loups équipés d'un collier GPS, distance maximale : 327

km). Les corbeaux effectuaient des retours répétés vers des loups ou des meutes spécifiques (Fig. 3A). Il est à noter que le seul cas observé de comportement de suivi potentiel pouvait également être classé comme un retour, car il s'agissait d'un déplacement directionnel de plus de 60 km vers un territoire de loups, suivi d'un retour au point de départ le lendemain (Fig. 2A). **Dans l'ensemble**, la fréquence de ces retours variait considérablement tant entre les individus qu'au sein d'un même individu. Sur les 69 corbeaux suivis, 49 ont été associés à des loups au moins deux jours différents, un individu ayant présenté des associations pendant 48 jours distincts. **L'intervalle entre deux visites consécutives variait considérablement, avec une médiane de 15 jours et un maximum de 363 jours.** Bien qu'une partie de cette variation reflète probablement des différences dans la durée du suivi (Fig. S1), elle met également en évidence des différences individuelles marquées dans le comportement de revisite.

Les déplacements des corbeaux vers les proies tuées par les loups étaient souvent très **directionnels**, couvrant des distances allant jusqu'à 155 km en une seule journée (Fig. 3B). **Comme les proies tuées par les loups sont regroupées dans des zones particulières du nord de Yellowstone et ne sont pas réparties de manière aléatoire, nous émettons l'hypothèse que les corbeaux trouvent ces proies en s'appuyant sur leur mémoire spatiale, peut-être représentée par une carte cognitive de la présence moyenne à long terme des loups et/ou de l'abondance des proies tuées par les loups.** Pour **tester** cette **hypothèse**, nous avons créé une carte de l'abondance des carcasses basée sur le nombre total de proies tuées par les loups enregistrées au cours de notre étude, agrégées en cellules de 3 km (Fig. 3B et Fig. S5). La proportion de corbeaux équipés d'un émetteur GPS visitant une proie tuée par un loup était significativement plus élevée dans les cellules de grille présentant une plus grande abondance de proies tuées par les loups que dans les zones où les proies étaient auparavant rares (modèle linéaire généralisé mixte, avec erreur bêta-binomiale : estimation = 0,04, SE = 0,01, $P < 0,001$; Fig. 3C ; cet effet restait le plus marqué lorsque l'on ne tenait compte que des proies tuées par les loups, même par rapport à des modèles incluant les proies tuées par les couguars et d'autres carcasses d'ongulés ; Tableau S8). **Cela indique que les corbeaux peuvent apprendre et mémoriser les zones où les proies tuées par les loups sont abondantes et celles où elles ne le sont pas.**

Nous avons également comparé la directionnalité des déplacements sur de longues distances vers les proies tuées par les loups avec celle des déplacements vers les sources de nourriture anthropiques permanentes (telles que les décharges, les bassins de décantation ou les zones urbaines), qui constituent la source de nourriture la plus **prévisible** pour les corbeaux en hiver (Fig. S2 et Tableau S9). **Plus précisément**, nous avons analysé les trajectoires des premières visites des corbeaux vers les proies tuées par les loups (représentant une faible prévisibilité) et les avons comparées aux déplacements vers les sources anthropiques permanentes les plus fréquemment visitées dans la zone d'étude (très haute prévisibilité). Seules les trajectoires contenant au moins quatre localisations GPS et dont la longueur du trajet dépassait la distance médiane en ligne droite vers une ressource (78 km) ont été incluses.

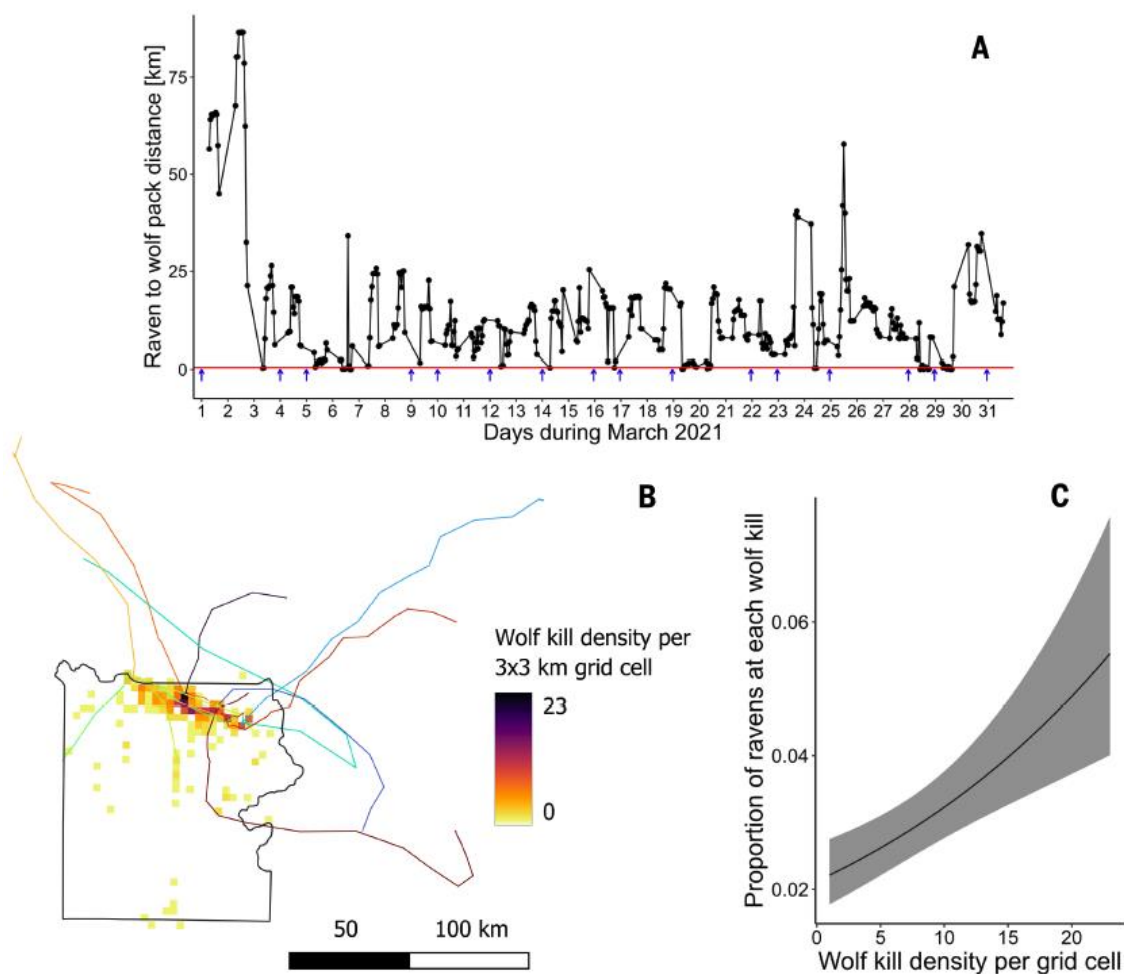


Fig. 3. Comportement des corbeaux en matière de revisite des lieux de chasse. (A) Les corbeaux côtoient fréquemment les loups, mais exploitent entre-temps des ressources situées à distance. La distance entre un corbeau errant et une meute de loups en mars 2021 est indiquée. Les flèches bleues indiquent les dates des proies chassées par la meute. (B) Déplacements sur de longues distances pour exploiter des zones susceptibles d'abriter des proies tuées par des loups. Sont représentées 10 trajectoires GPS de corbeaux (voir la figure S5 pour d'autres exemples) au cours desquelles les individus ont parcouru plus de 40 km pour s'approcher d'une proie tuée par des loups pour la première fois (c'est-à-dire la distance entre leur première position GPS de la journée et l'emplacement de la proie). Les pixels colorés représentent le nombre de proies tuées par les loups dans chaque cellule de 3×3 km de la grille au cours de la période d'étude de 2,5 ans, les couleurs plus foncées indiquant des densités de proies plus élevées. Le polygone noir indique les limites du parc national de Yellowstone. (C) La proportion de corbeaux équipés d'un émetteur GPS exploitant une proie tuée par un loup augmente de manière significative lorsque l'abondance des sites de proies est plus élevée dans une zone. Les valeurs de proportion sont généralement faibles car elles se rapportent à tous les corbeaux équipés d'un émetteur GPS dans un rayon de 350 km au cours des 7 premiers jours suivant la mort de la proie

Comme **indicateur** simple de la direction du mouvement (29), nous avons calculé l'écart moyen de toutes les positions GPS par rapport à chaque trajet en ligne droite reliant la première position enregistrée de la journée (ou la dernière position connue près d'une ressource) à la destination de cette journée – qu'il s'agisse d'une proie du loup ou d'une ressource anthropique. **Nous n'avons constaté aucune différence significative de directionnalité entre les déplacements vers les proies tuées par les loups ($n = 125$ trajectoires) et ceux vers les sources de nourriture anthropiques ($n = 705$ trajectoires).** **Cependant,** les corbeaux territoriaux s'écartaient significativement moins d'un itinéraire direct (écart moyen transformé en arrière : $1\,562 \pm 139$ m) que les vagabonds ($2\,493 \pm 177$ m), sur la base de trajectoires dont la longueur médiane du trajet en ligne droite était de 27,8 km (intervalle : 7,8 à 170,0 km), telle qu'estimée par un modèle linéaire généralisé mixte avec une erreur gamma (estimation = 0,46, SE = 0,10, $P < 0,001$; voir également le Tableau S10). Ces résultats suggèrent que, malgré des différences marquées en matière de prévisibilité, les

corbeaux s'orientent avec précision vers ces deux types de ressources, les individus territoriaux se déplaçant de manière plus directionnelle que les vagabonds lorsqu'ils anticipent l'emplacement des ressources.

Naviguer dans un paysage de ressources potentielles en charognes

Bien que l'emplacement et le moment précis des mises à mort spécifiques par les loups soient imprévisibles, la distribution spatiale plus large des sites de mise à mort et des charognes en général (30) est largement déterminée par les caractéristiques du paysage qui créent des terrains de chasse **prévisibles**. Dans ces zones, le **risque de prédation** pour les wapitis, principale proie des loups dans ce système, peut être jusqu'à 10 fois plus élevé que la moyenne du paysage (31). En hiver, ces zones – à haut risque pour les proies et très lucratives pour les charognards – sont généralement des prairies plates, ouvertes et enneigées situées près des cours d'eau et des routes (26, 31), des habitats facilement explorables par des charognards aériens à large rayon d'action tels que les corbeaux. En survolant occasionnellement ces zones, les corbeaux peuvent recueillir des informations sur la présence des loups, les lieux de mise à mort, les caractéristiques de l'habitat associées au succès de la chasse, ou simplement la répartition des os et autres restes de carcasses dans le paysage. **En revanche**, les cougars occupent des paysages topographiquement plus accidentés et moins ouverts, possèdent des territoires de chasse distincts (16) et **cachent** fréquemment leurs proies ; ensemble, ces facteurs réduisent la capacité des corbeaux à prédire et à acquérir des informations à partir de la présence des cougars ou de la répartition des lieux de mise à mort, ce qui contribue à expliquer leur cooccurrence nettement plus faible avec les cougars. Bien que la résolution temporelle actuelle de nos données de suivi GPS nous empêche d'analyser le comportement de recherche à petite échelle des corbeaux, nous pouvons néanmoins évaluer des schémas plus généraux d'association spatiale. **Tous les corbeaux territoriaux de cette étude occupaient des zones situées à l'intérieur ou à proximité des territoires de loups, ce qui leur offrait probablement des occasions plus fréquentes d'acquérir des informations sur la répartition des lieux de proies** (Fig. S6). Cela pourrait expliquer pourquoi les corbeaux territoriaux se déplacent généralement de manière plus directionnelle que les corbeaux errants lorsqu'ils anticipent l'emplacement des ressources, même si les corbeaux territoriaux et errants ne différaient pas dans leur cooccurrence avec les loups et les cougars ni dans leur utilisation de ces proies.

Bien que les stratégies de recherche à petite échelle des corbeaux restent à élucider, leur succès de recherche de nourriture repose non seulement sur des indices en temps réel (20), mais aussi sur la **prévisibilité** des zones riches en ressources, et ces stratégies ne s'excluent pas mutuellement. Le fait que les charognards puissent se nourrir pendant plusieurs jours des restes de grandes carcasses d'ongulés, telles que celles généralement fournies par les loups (32), atténue la nécessité d'être au bon endroit au bon moment. En plus de mémoriser des emplacements spécifiques pour exploiter les ressources anthropiques, les corbeaux semblent également apprendre que des zones plus vastes du paysage peuvent être associées à une disponibilité accrue de charognes et/ou à l'activité des loups. **Par conséquent, ils se déplacent aussi efficacement depuis des zones éloignées vers les ressources anthropiques que vers les zones où les proies tuées par les loups sont abondantes**. Pour la recherche locale à une échelle plus fine, les corbeaux s'appuient probablement sur des **indices perceptifs**, notamment des informations sociales provenant d'autres charognards (par exemple, l'activité locale, les trajectoires de vol, les vocalisations des corbeaux) (33, 34), ainsi que sur le suivi à

courte distance et l'observation du comportement des loups, tels que leurs déplacements, la chasse (20) et les hurlements (19). La combinaison de la revisite des sites et d'une forte abondance de loups peut faire des proies tuées par les loups une source de nourriture hautement prévisible pour les corbeaux et peut-être d'autres espèces de charognards.

La connaissance d'un **paysage de ressources** par les corbeaux s'aligne sur des stratégies similaires observées chez les baleines bleues suivant les floraisons printanières de phytoplancton (35) ou chez les chimpanzés utilisant une mémoire spatiale à long terme pour revisiter les arbres fruitiers (36). Le même mécanisme pourrait également être utilisé par d'autres espèces d'oiseaux nécrophages dotées d'une grande capacité de déplacement (par exemple, d'autres corvidés, des vautours, des aigles) pour compléter leurs adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales en vue d'une détection efficace des charognes.

REFERENCES AND NOTES

1. L. Harten, A. Katz, A. Goldshtein, M. Handel, Y. Yovel, *Science* **369**, 194–197 (2020).
2. N. Ranc, P. R. Moorcroft, F. Ossi, F. Cagnacci, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **118**, e2014856118 (2021).
3. S. Toledo et al., *Science* **369**, 188–193 (2020).
4. J. F. Welklin et al., *Science* **385**, 1111–1115 (2024).
5. T. Mueller, W. F. Fagan, *Oikos* **117**, 654–664 (2008).
6. L. Riotte-Lambert, J. Matthiopoulos, *Trends Ecol. Evol.* **35**, 163–174 (2020).
7. E. E. Wilson, E. M. Wolkovich, *Trends Ecol. Evol.* **26**, 129–135 (2011).
8. T. L. Devault, O. E. Rhodes Jr., J. A. Shivik, *Oikos* **102**, 225–234 (2003).
9. N. Selva, M. A. Fortuna, *Proc. Biol. Sci.* **274**, 1101–1108 (2007).
10. C. C. Wilmers, D. R. Stahler, R. L. Crabtree, D. W. Smith, W. M. Getz, *Ecol. Lett.* **6**, 996–1003 (2003).
11. L. D. Mech, *The Wolves of Isles Royale* (U.S. National Park Service, U.S. Government Printing Office, 1966).
12. D. C. Houston, in *Serengeti, Dynamics of an Ecosystem*, A. R. E. Sinclair, M. N. Griffiths, Eds. (Chicago Press, 1979), pp. 263–286.
13. S. Cooper, *Afr. J. Ecol.* **29**, 130–136 (1991).
14. J. S. Hunter, S. M. Durant, T. M. Caro, *Afr. J. Ecol.* **45**, 275–281 (2007).
15. M. Moleón, J. A. Sánchez-Zapata, N. Selva, J. A. Donazar, N. Owen-Smith, *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **89**, 1042–1054 (2014).
16. M. T. Kohl et al., *Ecol. Lett.* **22**, 1724–1733 (2019).
17. T. K. Ruth, P. C. Buotte, M. G. Hornocker, *Yellowstone Cougars: Ecology before and during Wolf Restoration* (Univ. Press of Colorado, 2019).
18. L. D. Mech, *The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species* (Univ. of Minnesota Press, 1970).
19. F. H. Harrington, *Condor* **80**, 236–237 (1978).
20. D. Stahler, B. Heinrich, D. Smith, *Anim. Behav.* **64**, 283–290 (2022).
21. K. B. Beck, M.-C. Loretto, T. Bugnyar, *Anim. Behav.* **164**, 51–64 (2020).
22. T. Bugnyar, B. Heinrich, *Anim. Cogn.* **9**, 369–376 (2006).
23. V. Careau, N. Lecomte, J.-F. Giroux, D. Berteaux, *J. Ethol.* **25**, 79–82 (2007).
24. C. Kabadayi, M. Osvath, *Science* **357**, 202–204 (2017).
25. T. Bugnyar, S. A. Reber, C. Buckner, *Nat. Commun.* **7**, 10506 (2016).
26. M. T. Kohl et al., *Ecol. Monogr.* **88**, 638–652 (2018).
27. S. Nowak et al., *J. Ethol.* **25**, 231–237 (2007).
28. J. B. Theberge, M. T. Theberge, *Can. J. Zool.* **100**, 799–809 (2022).
29. T. Mueller, R. B. O'Hara, S. J. Converse, R. P. Urbanek, W. F. Fagan, *Science* **341**, 999–1002 (2013).
30. J. Morant et al., *Ecosystems* **26**, 383–396 (2023).
31. M. J. Kauffman et al., *Ecol. Lett.* **10**, 690–700 (2007).
32. M.-C. Loretto et al., in *Yellowstone Birds: Abundance and Diversity in the World's First National Park*. D. W. Smith, L. E. Walker, K. E. Duffy, Eds. (Princeton Univ. Press, 2023), pp. 221–235.
33. B. Heinrich, J. M. Marzluff, *Behav. Ecol. Sociobiol.* **28**, 13–21 (1991).
34. J. M. Marzluff, B. Heinrich, C. S. Marzluff, *Anim. Behav.* **51**, 89–103 (1996).
35. B. Abrahms et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **116**, 5582–5587 (2019).
36. K. R. L. Janmaat, S. D. Ban, C. Boesch, *Anim. Behav.* **86**, 1183–1205 (2013).
37. M.-C. Loretto, Supplementary data and code for "Ravens anticipate wolf kill sites across broad scales," Edmond (2026); <https://edmond.mpg.de/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.17617/3.MLORIX>.