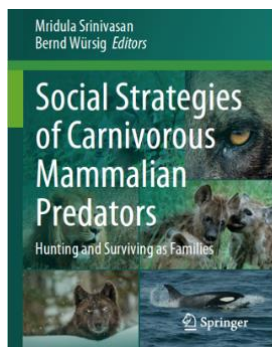


## Les loups dans un monde humain : les dynamiques sociales du carnivore social le plus emblématique de l'hémisphère nord



### Chapter 4 Wolves in a Human World: Social Dynamics of the Northern Hemisphere's Most Iconic Social Carnivore



Aimee Tallian, Paolo Ciucci, Cyril Milleret, Douglas Smith, Daniel Stahler, Camilla Wikenros, and Andrés Ordiz

© This is a U.S. government work and not under copyright protection in the U.S.; foreign copyright protection may apply 2023  
M. Srinivasan, B. Würsig (eds.), *Social Strategies of Carnivorous Mammalian Predators*, Fascinating Life Sciences, [https://doi.org/10.1007/978-3-031-29803-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-031-29803-5_4)

[https://doi.org/10.1007/978-3-031-29803-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-031-29803-5_4)

### Résumé

Les loups comptent parmi les espèces sauvages les plus étudiées au monde, mais notre compréhension de l'influence de l'homme sur leur dynamique sociale n'en est qu'à ses débuts. Ce chapitre offre un aperçu de la **dynamique sociale** des loups, notamment les principes fondamentaux de leur mode de vie, de leur reproduction, de leur chasse et de leur survie, ainsi que les avantages et les inconvénients liés à la vie en groupe, et la manière dont les pressions humaines peuvent affecter leur comportement social.

Les loups sont une espèce à courte durée de vie et au cycle de vie rapide, qui fait preuve d'une grande flexibilité comportementale. Leur unité sociale principale est un groupe familial multigénérationnel, également appelé « meute ». La dynamique de groupe (par exemple, le nombre d'individus, la structure d'âge, la composition et la cohésion) et les stratégies de recherche de nourriture (par exemple, le choix des proies, les tactiques de chasse et le comportement de charognage) varient considérablement et dépendent généralement du contexte. En d'autres termes, elles diffèrent selon les systèmes, les saisons, le type, la taille et la densité des proies, la densité des congénères et des autres concurrents, le type d'habitat et les caractéristiques du paysage, ainsi que les niveaux de perturbation anthropique. Quel que soit le système, la vie en groupe offre aux loups toute une série d'avantages, notamment la défense du territoire, la reproduction, la chasse et la défense de la nourriture. Cependant, ceux-ci doivent être mis en balance avec les inconvénients inhérents à la vie en groupe, tels que la compétition intraspécifique au sein de la meute, par exemple la compétition pour la nourriture.

Les perturbations anthropiques peuvent modifier directement et indirectement le comportement des loups. Par exemple, les loups modifient leurs schémas de déplacement spatiaux et temporels ainsi que leur utilisation de l'espace au sein de paysages modifiés par l'homme et en réponse aux perturbations humaines, ce qui peut affaiblir leur rôle écologique en tant que prédateurs apicaux. Les humains affectent également directement la dynamique de la meute et le comportement social en tuant des individus, par le biais de prélèvements tant légaux qu'illégaux. En passant en revue les recherches récentes menées sur des

populations de loups vivant sous différents niveaux de protection, nous suggérons que la structure sociale des meutes de loups semble être comparativement plus complexe (c'est-à-dire qu'elle inclut davantage de classes d'âge et de relations complexes) dans les systèmes où la mortalité anthropique est faible. **De plus**, une mortalité anthropique élevée dans toutes les classes d'âge et de sexe peut modifier les schémas de dispersion et réduire la cohésion et la fonctionnalité de la meute, ce qui peut finalement favoriser la dissolution de la meute. En retour, cela pourrait augmenter les taux de renouvellement des meutes et réduire à la fois la durée de vie des individus et la longévité des meutes, avec des implications écologiques et de conservation potentiellement importantes.

Les conséquences des perturbations anthropiques sur la **dynamique sociale** sont probablement particulièrement importantes, car peu de populations de loups vivent dans des environnements exempts de présence humaine et de son impact. Les loups sont souvent considérés comme une espèce **résiliente**, ce qui signifie qu'on peut les chasser et que leurs effectifs se rétablissent rapidement. **En effet**, les loups peuvent sembler résilients sur le plan numérique, mais la composition de leurs meutes et leur dynamique sociale sont probablement plus fragiles. Ceci est important car les changements dans la taille et la composition d'une meute peuvent affecter sa capacité à chasser avec succès ses proies, à élever ses petits et à défendre son territoire, ainsi que son écologie globale, sa dynamique de population et les effets en cascade sur l'écosystème.

**Mots-clés** : Comportement, *Canis lupus*, Coopération, Recherche de nourriture, Loup gris, Mortalité d'origine humaine, Comportement de chasse, Meute, Prédation, Socialité



Rendu artistique de Britney Danials. Crédit photo original : Jacob W. Frank (au centre). Crédit illustration : Britney Danials (en bas à droite et à gauche)

*« C'est le matin, alors que j'atteignais le sommet d'une grande colline dans la vallée de Pelican, que j'ai aperçu pour la première fois la meute des Mollies. Cette colline, le « point d'observation » (ou « OP ») de Pelican Valley, est devenue mon refuge hivernal temporaire pendant mes études supérieures au parc national de Yellowstone. La meute, forte d'environ 17 loups, harcelait un grand bison mâle dans la partie centrale de la vallée, chacun se relayant pour se jeter sur l'arrière-train du mastodonte. Le bison, campant sur ses positions sur une parcelle de terre nue balayée par le vent au milieu d'un paysage enneigé, se retournait vers ses assaillants, balançant sa grosse tête et ses cornes pour tenter de dissuader les loups. C'était un combat incroyable à observer : le mâle affaibli par l'hiver tentant de se défendre contre un harcèlement incessant, les loups essayant de tuer l'une des proies les plus dangereuses d'Amérique du Nord. Le risque était élevé pour les deux camps, et la vie ou la mort une issue potentielle pour l'un ou l'autre. La scène s'est déroulée tout au long de la journée et jusque dans la soirée. Les loups attaquaient par intermittence, puis se reposaient et attendaient, ne laissant jamais le bison se détendre ou s'éloigner. Le mâle chargeait, balançant la tête et donnant des coups de patte pendant les attaques, puis se tenait debout, épuisé, tandis que certains loups se reposaient et que d'autres tournaient autour de lui, sans un instant de répit, sans aucune chance de s'échapper. Le lendemain matin, le mâle était mort et les loups se nourrissaient. Nous n'avons jamais vu la mise à mort, qui s'est sûrement produite pendant la nuit lorsque le mâle a finalement succombé à l'épuisement, ou commis une erreur comme s'enfoncer dans la neige profonde en tentant de s'enfuir. Observer cet événement se dérouler pendant presque une journée entière nous a vraiment fait comprendre à quel point il peut être difficile pour les loups de survivre, et à quel point la vie en groupe est importante pour leur réussite.*

*Les loups sont des carnivores sociaux qui vivent, chassent et survivent en groupes. Ce chapitre offre un aperçu général de la dynamique sociale des loups ainsi que des avantages et inconvénients de la vie en groupe, et examine comment les comportements sociaux peuvent être affectés par les perturbations humaines. La chasse en groupe est une stratégie sociale clé ; nous passons donc en revue ce que nous savons actuellement, et ce que nous ignorons, sur le comportement alimentaire des loups, et explorons comment les comportements et les tactiques de chasse varient selon les espèces proies et à travers les habitats et les écosystèmes. Les loups comptent parmi les carnivores sociaux les plus étudiés au monde, et nous en savons déjà beaucoup sur la manière dont*

*ils évoluent dans des paysages dominés et modifiés par l'homme. Pourtant, nous n'avons qu'une image émergente de la manière dont les humains affectent la dynamique sociale des loups. Nous proposons ici plusieurs hypothèses novatrices sur la façon dont les humains pourraient influencer la sociabilité et le comportement des loups, notamment comment la mortalité induite par l'homme peut modifier la composition de la meute et potentiellement d'autres comportements sociaux, tels que la dispersion. Ces hypothèses ont été formulées en (i) passant en revue les études les plus récentes et pertinentes sur la démographie et l'écologie sociale des loups, et (ii) en comparant des populations de loups vivant sous différents niveaux de protection contre la mortalité induite par l'homme. Peu de populations de loups étudiées échappent à une forme ou une autre de prélèvement légal ou illégal, ce qui a limité les possibilités de comparaison. Nous suggérons toutefois qu'il existe des preuves étayant l'idée que les perturbations humaines peuvent perturber le comportement social des loups, et concluons que la préservation de l'intégrité de ces dynamiques sociales doit être intégrée dans les paradigmes de conservation et de gestion ». - Aimee Tallian*

## 4.1. INTRODUCTION

Caractérisés par des liens sociaux étroits et une grande flexibilité comportementale, les loups gris (*Canis lupus*) constituent une espèce incroyablement **adaptable** (Packard, 2019). Les loups peuvent se nourrir d'une grande variété de proies et d'autres ressources alimentaires et s'établir dans un large éventail d'habitats et de conditions environnementales. Cette **flexibilité comportementale** et leur nature **opportuniste** et **généraliste** ont conduit à une répartition historique de l'espèce qui s'étendait autrefois sur la quasi-totalité de l'hémisphère nord (MacNulty, Staler, Coulson, et al., 2020 ; Paquet & Carbyn, 2003). Les loups étaient présents partout où subsistaient de grandes populations d'ongulés et au-delà, par exemple dans les écosystèmes côtiers de l'extrême nord (Fuller et al., 2003).

Au cours des derniers siècles, les persécutions à grande échelle et les efforts d'éradication menés par les humains ont considérablement réduit leur aire de répartition en Amérique du Nord, en Europe et en Asie du Sud-Est (Fritts et al., 2003 ; Ripple et al., 2014). **Cependant**, la recolonisation naturelle et les efforts de rétablissement ont permis aux populations de se reconstituer dans certaines régions depuis la fin du XX<sup>ème</sup> siècle, y compris dans des paysages dominés par l'homme (Fig. 4.1 ; Boitani, 2003 ; Boyce, 2018 ; Chapron et al., 2014). Les effectifs de loups ont rebondi au cours des dernières décennies en Scandinavie et en Europe occidentale et méridionale, fortement dominées par l'homme (Chapron et al., 2014 ; Wabakken et al., 2001). Dans le nord de l'Eurasie, notamment en Russie et en Finlande, les loups ont persisté tout au long des derniers siècles (Pusenius et al., 2020), bien qu'avec de grandes variations dans les tendances et les densités locales.

Des déclinés ont également été observés au Moyen-Orient et en Asie (Ambarli et al., 2016), bien que ces populations de loups soient actuellement considérées comme stables dans l'ensemble (UICN, 2020). En Amérique du Nord, les loups parcourent la majeure partie du Canada, de l'Alaska et plusieurs régions du nord-ouest et du nord du Midwest des États-Unis contigus (Fig. 4.1). **La réintroduction des loups dans le parc national de Yellowstone au milieu des années 1990 est l'une des « expériences » les plus célèbres menées dans la nature** (Boyce, 2018). Les loups sont également revenus récemment de manière naturelle dans des environnements où l'empreinte humaine est plus forte qu'à Yellowstone, comme certaines zones du parc national de Banff au Canada (Hebblewhite, White, et al., 2005). Parallèlement à leur rétablissement, les loups sont progressivement devenus l'image par excellence de la

nature sauvage du Nord, et sans doute le carnivore social le plus emblématique de l'hémisphère nord (Fig. 4.2).



**Fig. 4.1.** Répartition mondiale des loups (*Canis lupus*), représentée en marron. Source des données utilisées dans la figure : UICN (2019)



**Fig. 4.2.** Un loup gris dans le parc national de Yellowstone. Les loups gris sont devenus l'image même de la nature sauvage du Nord

Comparés à de nombreux autres grands carnivores sociaux, les loups constituent une espèce à courte durée de vie et au cycle de vie rapide (MacNulty, Stahler, Coulson, et al., 2020), ce qui influence probablement la plupart des aspects de leur comportement, y compris leur dynamique sociale (Stahler, Smith, et al., 2020). Les espèces au cycle de vie rapide se

caractérisent par une croissance rapide, une maturité précoce, une fécondité élevée, ainsi qu'une durée de vie et un temps de génération courts (Gaillard et al., 2016). Les loups atteignent leur pic de condition physique et de capacité de prédation vers l'âge de 3 à 4 ans (MacNulty, Smith, Vucetich, et al., 2009 ; Sand et al., 2006b). Bien que certains individus puissent vivre jusqu'à l'adolescence, les loups ne dépassent généralement pas l'âge de 4 à 5 ans à l'état sauvage (Mech, 1988).

À Yellowstone, par exemple, le taux de survie diminue après l'âge de 6 ans environ (Cubaynes et al., 2014 ; MacNulty, Smith, Vucetich, et al., 2009), bien que l'âge moyen soit souvent plus bas dans les populations de loups chassées que dans celles non chassées (Hayes et al., 1991). La plupart des loups se reproduisent pour la première fois à l'âge de 2 ans (Fuller, 1989 ; Fuller et al., 2003 ; Peterson et al., 1984 ; Wikenros et al., 2021), bien que dans certaines régions, les femelles ne se reproduisent pas avant l'âge de quatre ans (Mech et al., 1998, 2016 ; Mech & Seal, 1987), donnant naissance en moyenne à 5-6 petits par portée (Mac Nulty, Smith, Vucetich, et al., 2009 ; Mech, 1970). Ces durées de **génération courtes** permettent une croissance rapide de la population et des changements évolutifs (Bromham, 2011 ; Galtier et al., 2009), ce qui facilite une adaptation plus rapide aux fluctuations environnementales (Gamelon et al., 2014). **Ainsi, la flexibilité comportementale** des loups et leur cycle de vie rapide ont probablement favorisé leur large aire de répartition historique et leur grande adaptabilité à divers habitats, et facilitent actuellement leur rétablissement dans certaines régions.

#### 4.2. L'unité sociale : aperçu général

La vie d'un loup s'articule généralement autour de la meute, l'unité sociale principale de l'espèce. **Les loups sont territoriaux, ce qui signifie qu'ils occupent une zone géographique qu'ils défendent vigoureusement.** Dans sa forme la plus simple, une meute se compose d'un couple reproducteur territorial et de sa progéniture, qui comprend généralement un nombre proportionnel de mâles et de femelles (Stahler, Smith, et al., 2020). Le couple dominant s'accouple et se reproduit pendant l'hiver, donnant naissance à des louveteaux au printemps suivant. **Un nombre et des âges variés de descendants peuvent rester au sein de la meute pendant plusieurs années, créant au fil du temps une unité familiale multigénérationnelle qui comprend généralement des parents de premier ordre (par exemple, frères et sœurs, parents/descendants) et de deuxième ordre (par exemple, demi-frères et demi-sœurs, grands-parents/petits-enfants) (Stahler, Smith, et al., 2020).** **Cependant, la composition** de la meute (par exemple, la structure d'âge, le rapport des sexes, les liens de parenté et l'accouplement pluriel ou non) et la taille de la meute sont **dynamiques** et peuvent varier au sein d'un même écosystème et d'un écosystème à l'autre en fonction du type et de l'abondance des proies, de la densité des loups et de facteurs anthropiques (Borg et al., 2015 ; Stahler, Smith, et al., 2020 ; Thurber et al., 1994). **Les meutes ont tendance à présenter une composition et un comportement plus complexes à mesure que leur taille augmente. Par exemple, les meutes plus importantes peuvent compter un couple reproducteur supplémentaire ou subordonné (c'est-à-dire une reproduction plurale) et être moins cohésives, ou se déplacer ensemble moins souvent, que les meutes plus petites (Stahler, Smith et al., 2020).** **Il est erroné de croire que les meutes de loups sont structurées par une relation hiérarchique distincte (par exemple, mâle/femelle alpha, bêta, etc.), où tous les membres de la meute sont en compétition permanente pour gravir les échelons sociaux**

(Schenkel, 1947). **Cette idée fausse**, qui perdure depuis longtemps, trouve son origine dans des études menées sur des loups en captivité (Rabb et al., 1967 ; Zimen, 1975). **Dans la nature, les positions de leadership correspondent généralement à la domination des parents sur leurs petits** (Mech, 1999).

Le mâle et la femelle dominants se partagent généralement les **rôles de direction**, par exemple en lançant les activités de la meute (Packard, 2003 ; Peterson et al., 2002), **bien que des données récentes provenant de Yellowstone suggèrent que la femelle dominante « occupe souvent le rôle de direction le plus élevé »** (Stahler, Smith, et al., 2020). Les individus subordonnés sont plus susceptibles d'assumer des rôles de direction ou de lancer des activités de la meute dans les meutes plus importantes comptant un plus grand nombre d'adultes (Peterson et al., 2002 ; Stahler, Smith, et al., 2020). **Il existe également une division générale du travail au sein de la meute**, où la femelle dominante dirige la reproduction et les soins aux petits et le mâle dominant l'approvisionnement en nourriture, tandis que les subordonnés coopèrent pour s'occuper des jeunes, chasser et défendre le territoire (Cassidy et al., 2015, 2017 ; MacNulty et al., 2012 ; MacNulty, Smith, Mech, et al., 2009 ; Mech, 1999). **Les meutes de loups ont tendance à être plus soudées en hiver** (Benson & Patterson, 2015 ; Metz et al., 2011), et le couple reproducteur reste très proche avant de s'installer dans la tanière (Nordli, 2018). **En été, les meutes ont tendance à être moins soudées, en particulier lorsque celles-ci sont plus grandes** (Metz et al., 2011 ; Packard, 2003). Cela s'explique souvent par le fait que les activités de la meute tournent autour de l'élevage des petits, les individus ou les petits groupes (par exemple, 2 à 4 individus) d'adultes quittant la tanière ou les lieux de rendez-vous pour chasser et rapporter de la nourriture, tandis que d'autres individus restent avec les petits pour s'en occuper (Murie, 1944 ; Packard, 2003). **De plus, les loups ont tendance à chasser des proies plus petites en été, telles que les nouveau-nés d'ongulés (par exemple, Mech, 1966 ; Metz et al., 2012 ; Murie, 1944 ; Sand et al., 2008), ce qui nécessite moins de chasseurs pour les abattre par rapport à des proies plus grosses.**

Un couple reproducteur constitue généralement le **noyau** de toute meute (Mech, 1970 ; Smith et al., 1997), et l'établissement d'un territoire par un couple reproducteur est le signe de la formation d'une nouvelle meute. Bien que l'on imagine souvent qu'il s'agit de la rencontre entre un mâle et une femelle solitaires et indépendants (Mech, 1970), **la manière dont les nouvelles meutes se forment est aussi diverse et variée que la composition et le comportement des meutes.** **À Yellowstone, par exemple, seuls 14% des nouvelles meutes ont été fondées par un mâle et une femelle solitaires.** La majorité des meutes ont été formées par des **groupes d'individus** issus de différentes meutes d'origine qui se sont **réunis** (Stahler, Smith, et al., 2020). Stahler, Smith et al. (2020) suggèrent que cela se produit probablement plus souvent dans les zones où la densité de loups est élevée (par exemple, Yellowstone) et/ou où les taux de survie ultérieurs des loups solitaires en dispersion sont faibles (Fuller et al., 2003 ; Jimenez et al., 2017 ; Smith et al., 2010), par exemple en raison de la chasse humaine ou de rencontres avec d'autres meutes établies (Cassidy et al., 2015). **Bien que cela soit moins courant, les meutes établies peuvent également se scinder pour former de nouvelles meutes, ce qui se produit généralement lorsqu'il y a plusieurs couples reproducteurs au sein du groupe** (Stahler, Smith, et al., 2020).

Alors que les reproducteurs dominants ont généralement un mandat de 1 à 8 ans (Mech et al., 1998), un couple peut établir une **lignée génétique** qui persiste pendant plusieurs

décennies au sein d'un territoire, en particulier dans les populations de loups non chassées. Par exemple, des données empiriques suggèrent qu'une lignée familiale a persisté dans le parc national de Denali pendant plus de 50 ans (Haber, 1996). À Yellowstone, les lignées familiales persistent en moyenne pendant 10 à 12 ans, bien que des données génétiques suggèrent que la lignée familiale de la meute des Mollies persiste depuis 25 ans et continue de se perpétuer (Stahler, Smith, et al., 2020).

### 4.3. Avantages et inconvénients de la vie en groupe

La théorie suggère que les animaux forment des groupes lorsque les avantages de la vie en communauté l'emportent sur les inconvénients liés au maintien d'une distance avec leurs congénères (Markham et al., 2015). En vivant en groupe et en adoptant des comportements sociaux coopératifs, les individus peuvent améliorer leur *fitness*, c'est-à-dire leur capacité à transmettre leurs gènes à la génération suivante. Pour les loups, la vie en groupe offre toute une série d'avantages, notamment la défense du territoire (Cassidy et al., 2015 ; Mech & Boitani, 2003), l'élevage coopératif (Clutton-Brock, 2002 ; Mech, 1970), la chasse coopérative (MacNulty et al., 2012, 2014) et la défense de la nourriture (Vucetich et al., 2004). **Cependant**, la taille de la meute peut être régulée par la compétition intraspécifique au sein de la meute, par exemple la compétition pour la nourriture (Peterson & Ciucci, 2003).

Vivre en grands groupes permet aux loups de mieux se défendre et de mieux défendre leur territoire (Mech & Boitani, 2003). Ceci est important car (1) les territoires donnent accès à des habitats et à des proies essentiels, et (2) en l'absence de chasse par l'homme, les conflits intraspécifiques constituent souvent la principale cause de mortalité chez les loups (Cubaynes et al., 2014 ; Mech et al., 1998). À Yellowstone, les chances de remporter un combat interterritorial sont 20% plus élevées pour la plus grande des meutes en compétition (Cassidy et al., 2015 ; Smith et al., 2015). Cela suggère que les meutes plus importantes pourraient être plus avantageuses dans les zones à forte densité de loups, comme on l'observe dans le nord des Rocheuses aux États-Unis (Sells et al., 2022), où les conflits interterritoriaux sont plus fréquents (Stahler, Smith, et al., 2020). Il est intéressant de noter que les meutes de loups peuvent perdre leur territoire lorsqu'elles manquent une année de reproduction ou perdent des louveteaux, probablement parce que la taille réduite de la meute qui en résulte limite la capacité de défense du territoire (Smith et al., 2015).

La taille de la meute influe également sur les performances reproductives des loups. Par exemple, Stahler et al. (2013) ont démontré que la taille de la meute était le deuxième facteur le plus important de succès reproductif chez les loups de Yellowstone. Dans ce cas, la survie de la portée augmentait avec la taille de la meute, tandis que la production de louveteaux atteignait son maximum lorsque la meute comptait huit membres (Stahler et al., 2013). Ces auteurs ont suggéré que la diminution de la production de petits dans les meutes plus importantes est probablement le signe d'une forte compétition intra-meute affectant l'état corporel des mères (Stahler et al., 2013). Il est intéressant de noter que la taille optimale de la meute pour la guérison des maladies (par exemple, la gale sarcoptique) a également été estimée à huit individus (Almberg et al., 2015). Les meutes étant généralement des groupes familiaux, les facteurs immédiats déterminant la taille de la meute sont la survie et la dispersion des petits. Cela signifie que la taille des meutes est rythmée par les naissances, la mortalité et les événements de dispersion, la taille de la meute étant généralement plus

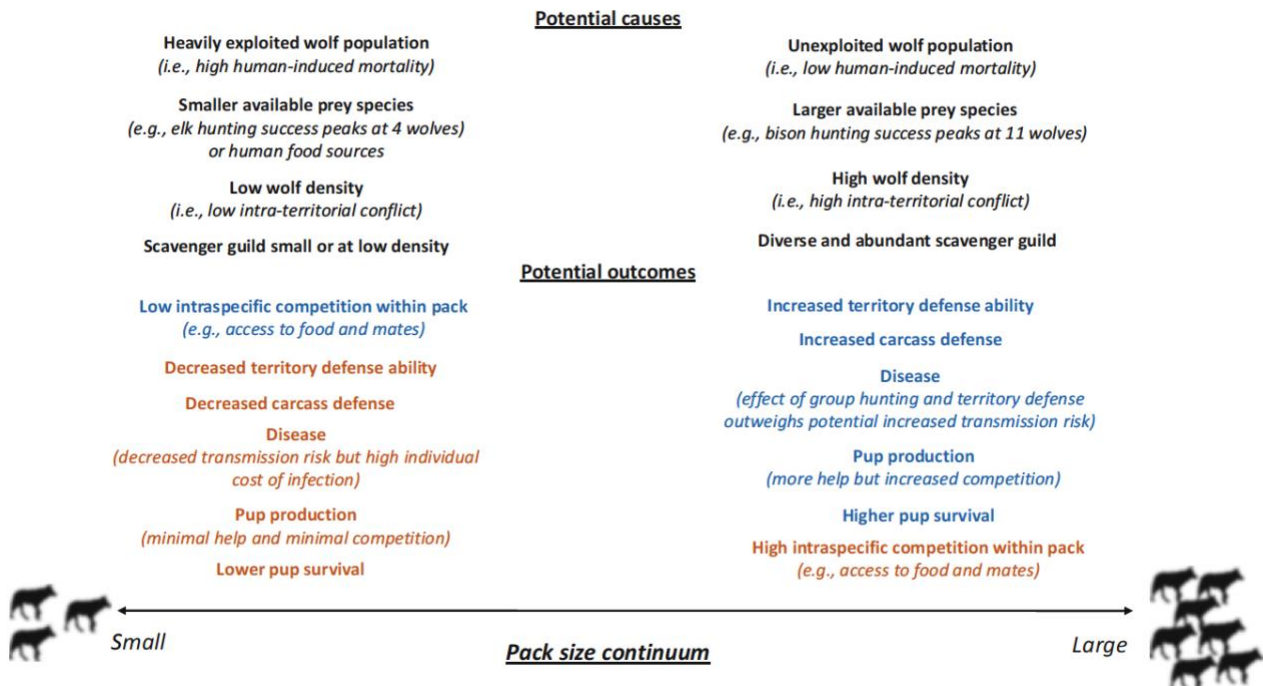
importante en été, juste après la mise-bas, qu'à une période plus tardive de l'année (c'est-à-dire l'hiver ; Fernández-Gil et al., 2020).

La mesure dans laquelle la taille des proies détermine celle des meutes de loups reste un sujet de débat. Certaines recherches soutiennent l'idée que des meutes plus importantes peuvent persister dans les zones où elles chassent des proies plus grandes et plus dangereuses. Par exemple, Barber-Meyer et al. (2016) ont suggéré que les meutes de loups d'Amérique du Nord qui se nourrissaient principalement d'originaux étaient plus grandes que celles qui chassaient le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). **En effet**, les meutes qui chassent des ongulés de plus grande taille comme l'orignal et le bison (*Bison bison*) ont tendance à être les plus grandes jamais recensées (Carbyn et al., 1993 ; Mech et al., 1998). **Cependant, d'autres chercheurs suggèrent que la capacité de recherche de nourriture liée à la taille des proies n'est probablement pas le facteur déterminant de la taille des meutes** (Fuller et al., 2003), bien qu'elle puisse jouer un rôle plus important dans les écosystèmes moins perturbés. **De plus**, il est difficile de déterminer si l'hétérogénéité de la taille des meutes résulte de stratégies de recherche de nourriture spécifiques aux proies **ou** de l'efficacité de cette recherche, un dilemme classique du type « qui est venu en premier » (Mech et al., 2015).

Nudds (1978) a émis **l'hypothèse** que les meutes confrontées à un déclin drastique de l'abondance des proies ongulées se dissoudraient en groupes plus petits et plus efficaces. Cela semble correspondre à la petite taille constante des meutes (2 à 4 individus) observée chez les populations de loups à faible densité vivant au sein de communautés d'ongulés disparues et se nourrissant de déchets humains, comme cela a été observé en Italie au début des années 1970 et 1980 (Ciucci et al., 1997 ; Macdonald et al., 1980 ; Peterson & Ciucci, 2003), ainsi qu'une étude plus récente montrant que la taille des meutes de loups diminuait en fonction d'un indicateur de la disponibilité des proies (Sells et al., 2022). **De plus, bien que les meutes de loups plus importantes soient plus efficaces pour chasser de grosses proies (MacNulty et al., 2014), l'augmentation de la taille de la meute n'implique pas nécessairement une augmentation de l'acquisition de nourriture par individu** (Schmidt & Mech, 1997 ; Thurber & Peterson, 1993). **Ainsi**, la **compétition** pour la nourriture influence probablement les événements de dispersion, jouant un rôle clé dans la régulation de la taille des meutes (Peterson & Ciucci, 2003). **En effet**, les recherches montrent que les loups vivant dans des meutes plus importantes ont moins accès à la biomasse alimentaire au niveau individuel (Zimmermann et al., 2015), et que les loups persistent souvent dans des meutes plus importantes que celles considérées comme optimales pour la recherche de nourriture (Schmidt & Mech, 1997 ; Thurber & Peterson, 1993).

**Pourtant**, vivre en grandes meutes peut s'avérer utile pour l'acquisition de nourriture, car les grandes meutes ont tendance à être plus efficaces pour rivaliser avec les charognards (Hayes et al., 2000 ; Vucetich et al., 2004 ; Wilmers et al., 2003). Par exemple, les grandes meutes perdent moins de nourriture au profit des charognards, tels que les corbeaux (*Corvus corax* ; Vucetich et al., 2004), qui sont connus pour s'associer de préférence aux loups dans le cadre d'une stratégie de recherche de nourriture (Stahler et al., 2002). On ne sait pas clairement si la taille plus importante des meutes confère également un avantage en termes de défense des carcasses face à des concurrents dominants, tels que les ours bruns (*Ursus arctos*), mais il est raisonnable de le supposer sur la base d'observations anecdotiques et de travaux menés sur les lycaons (*Lycan pictus* ; Carbone et al., 1997). Il convient de noter que **tant** la taille **que** la

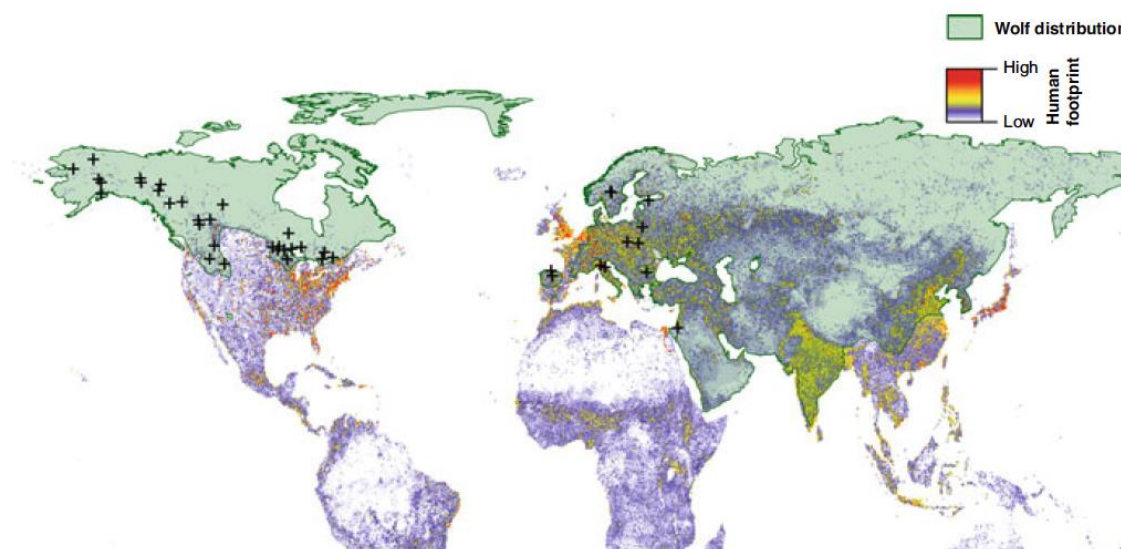
composition des meutes de loups sont fortement influencées par les perturbations humaines, y compris la chasse légale et illégale au loup, que nous abordons plus en détail dans la dernière section du chapitre, la section 4.7.



**Fig. 4.3.** Facteurs potentiels et conséquences observées liés à la taille des meutes de loups. Les conséquences sont répertoriées sous forme d'avantages potentiels (en bleu) et de coûts (en marron) liés à la vie au sein de petites et de grandes meutes, ce qui suggère qu'il existe un compromis entre les avantages individuels de la vie en grand groupe et le coût de la compétition intraspécifique. Il convient de noter que cela signifie que certains résultats sont en réalité optimisés avec des meutes de taille moyenne ; par exemple, la production de petits à Yellowstone est maximisée lorsque les meutes ne comptent pas plus de 8 loups (Stahler et al., 2013).

**Alors, quelle est la taille optimale d'une meute de loups ?** Il n'y a pas de réponse unique à cette question, car la sociabilité est **adaptative** et dépend du **contexte**. La taille de la meute est vraisemblablement une adaptation dynamique visant à atténuer la compétition intraspécifique au sein de la meute, tout en maximisant les avantages de la défense du territoire, de la reproduction coopérative et de l'acquisition de nourriture dans des conditions environnementales très variées (par exemple, des systèmes qui varient en termes de type, de taille et de densité des proies, de densité des congénères et d'autres concurrents, de type d'habitat et de caractéristiques du paysage, ainsi que de perturbations anthropiques ; Fig. 4.3). **Ainsi**, la taille des meutes de loups varie considérablement d'un système d'étude à l'autre. Les résultats de Fernandez-Gil et al. (2020), mis à jour par d'autres études (voir Milleret, 2021), indiquent une **taille moyenne** de meute de loups de 5,2 (écart-type = 2,3) dans l'hémisphère nord ( $N = 48$  études) (Fig. 4.4 et 4.5). Les tailles de meutes rapportées avaient tendance à être plus élevées en Amérique du Nord (Fig. 4.5), la meute Druid de Yellowstone, avec 37 individus, étant la plus grande confirmée (Stahler, Smith, et al., 2020). **En comparaison**, en Europe, les plus grandes meutes de loups observées en Scandinavie comptaient 12 individus (Svensson et al., 2021), et une observation rare de 16 individus a été signalée une fois dans la péninsule Ibérique (Nakamura et al., 2021). **Cependant**, les loups sont une espèce insaisissable, et il est difficile d'obtenir des estimations fiables de la taille et de la composition des meutes. **Ainsi**, la méthode de suivi utilisée (par exemple, le pistage dans la neige, l'observation directe, l'analyse génétique ou le suivi par GPS), ainsi que la saisonnalité et la cohésion de la meute en fonction des conditions environnementales locales (par exemple, la

présence de neige, la visibilité, etc.) influencent probablement les estimations de la taille des meutes (Fernandez-Gil et al., 2020), ce qu'il est important de garder à l'esprit lors de la comparaison des résultats entre différents systèmes. Les conditions environnementales, les événements démographiques au sein de la meute (par exemple, la mort d'individus), la présence de meutes voisines, la disponibilité et les caractéristiques des proies, ainsi que la présence d'autres carnivores concurrents ne sont que quelques exemples parmi les nombreux facteurs complexes et interdépendants qui régissent la dynamique des meutes de loups (Fig. 4.3).

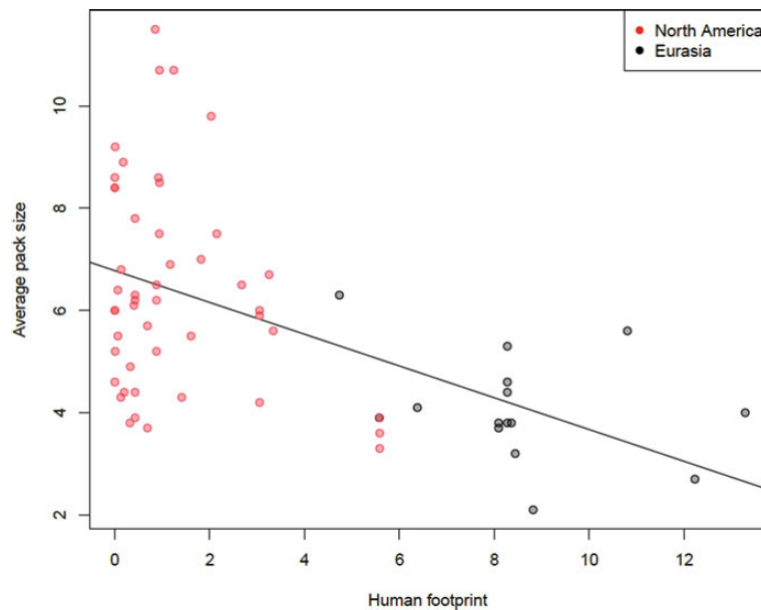


**Fig. 4.4.** Répartition mondiale des loups (en vert) superposée à un indice de l'empreinte humaine (Venter et al., 2018). Les signes « + » noirs indiquent les zones d'étude qui ont fourni les données utilisées pour la Fig. 4.5. Source des données sur la répartition des loups utilisées dans la figure : UICN (2019)

## 4.4. Comportement alimentaire du loup : ce que nous savons et ce que nous ignorons

### 4.4.1. Régime alimentaire du loup

Les loups sont avant tout des prédateurs. **Cependant**, leur régime alimentaire peut être très varié, selon l'écosystème et la saison, allant des grands ongulés sauvages et du bétail domestique à des proies plus petites comme le castor (*Castor canadensis*, *Castor fiber*), le lièvre (*Lepus* spp.) et les oiseaux, en passant par les poissons, la loutre de mer (*Enhydra lutris*) et les phoques dans les écosystèmes côtiers (Mech et al., 2015 ; Newsome et al., 2016 ; Peterson & Ciucci, 2003). On les a également observés en train de manger de l'herbe et des fruits, d'apporter des baies à leurs petits (Gable et al., 2017 ; Homkes et al., 2020) et de se nourrir de déchets humains (Newsome et al., 2016 ; Peterson & Ciucci, 2003). **La composition du régime alimentaire des loups varie considérablement d'un biome à l'autre et d'un continent à l'autre (Newsome et al., 2016) et peut même varier localement.** Dans les paysages hétérogènes et modifiés par l'homme du sud de l'Europe, par exemple, même des meutes de loups voisines présentent des variations relativement importantes dans leurs proies principales (Ciucci, Artoni, et al., 2018 ; Nores et al., 2008). **Pourtant**, les loups se nourrissent principalement d'ongulés, ou d'animaux à sabots, et leur espèce d'ongulé de prédilection varie en fonction de la communauté de proies locale (Newsome et al., 2016).



**Fig. 4.5.** Taille moyenne des meutes de loups dans les zones d'étude d'Amérique du Nord et d'Eurasie en hiver, en fonction de l'indice d'empreinte humaine (Venter et al., 2018). Les résultats de Fernández-Gil et al. (2020) ont été mis à jour à l'aide d'autres études (voir Fig. 4.4 et Milleret, 2021) pour établir ce graphique ( $N = 48$  études)

#### 4.4.2. Sélection des proies

La théorie prédit que les prédateurs sélectionnent leurs proies en fonction de leur abondance relative dans le paysage et qu'ils « basculent » d'une espèce de proie à l'autre à mesure que leur abondance relative fluctue (Murdoch, 1969 ; Murdoch & Oaten, 1975). Les loups suivent ce schéma, du moins dans une certaine mesure. Par exemple, les loups du sud de la Scandinavie ont changé de proie, passant de l'élan (*Alces alces*) au chevreuil (*Capreolus capreolus*), un ongulé de plus petite taille, dès que la densité de chevreuils a été suffisamment élevée (Sand et al., 2016). **Cependant**, le choix des proies ne repose pas seulement sur l'abondance des espèces, mais aussi sur **l'accessibilité** des proies (c'est-à-dire leur vulnérabilité face à la prédation). Le changement de proie peut être moins marqué, voire ne pas se produire du tout, lorsque la proie alternative est dangereuse ou difficile à tuer (Garrott et al., 2007). À Yellowstone, par exemple, les loups ne se sont pas tournés vers le bison alors que celui-ci devenait relativement plus abondant que le wapiti (*Cervus elaphus*) (Tallian, Smith, et al., 2017), probablement en raison du risque élevé de blessure lors de la chasse (MacNulty et al., 2014). **Il est intéressant de noter que les loups ont progressivement intégré les bisons à leur régime alimentaire à mesure que leur abondance augmentait, mais ils ne l'ont pas fait en changeant de proie, mais plutôt en modifiant leur stratégie de recherche de nourriture, passant de la chasse à la récupération de charognes** (Tallian, Smith, et al., 2017).

#### 4.4.3. La nécrophagie et les nécrophages

Les loups sont d'habiles nécrophages, et la nécrophagie en tant que stratégie de recherche de nourriture est pratiquée dans la majeure partie de leur aire de répartition (Peterson & Ciucci, 2003). **En effet**, il est probable que les loups se nourrissent des carcasses d'ongulés chassés par l'homme depuis le Paléolithique (Fritts et al., 2003). **Aujourd'hui**, ils continuent de se nourrir de restes fournis par l'homme, y compris les déchets (Newsome et al., 2016 ; Peterson & Ciucci, 2003), ainsi que de restes d'ongulés morts de causes naturelles (Tallian, Smith, et al., 2017) et de proies tuées par d'autres prédateurs (par exemple, le puma ; *Puma concolor* ; Stahler, Wilmers, et al., 2020). Leurs schémas de prédation sont également étroitement liés à la communauté de charognards présente sur le territoire. Par exemple, les loups qui

coexistent avec les ours bruns en Scandinavie ont des taux de proies tuées plus faibles que les loups allopatriques (Tallian, Ordiz, et al., 2017), ce qui résulte à la fois d'une interférence et d'une concurrence par exploitation entre les deux espèces (Tallian et al., 2021). **En Scandinavie, les ours se nourrissent souvent des proies tuées par les loups, alors que l'inverse n'a pas été documenté** (Ordiz et al., 2021 ; Ordiz, Krofel, et al., 2020). Dans l'ensemble, ces études suggèrent que les ours limitent probablement la capacité de recherche de nourriture des loups, c'est-à-dire qu'ils limitent l'accès des loups à la biomasse alimentaire. C'est probablement parce que les loups perdent de la biomasse de leurs proies au profit de divers charognards, des corbeaux aux ours, qu'ils ont développé la stratégie consistant à manger vite et à consommer rapidement leurs proies (Vucetich et al., 2004).

#### 4.4.4. Prédateur vs. proie

**Au-delà du comportement de charognage, il semble probable que les loups soient capables d'évaluer le rapport coût-bénéfice de la chasse dans un système à proies multiples, en sélectionnant l'espèce de proie qui offre le plus de profit** (c'est-à-dire l'apport en biomasse) avec le moins de risque de blessure (Weaver, 1994). Le cerf wapiti semble être la proie idéale pour les loups ; sa taille moyenne offre un bon compromis en termes de difficulté de chasse, de risque de blessure et de gain en biomasse (Mech et al., 2015). Cela souligne que les loups sont confrontés à des dangers considérables (c'est-à-dire un risque de blessure, voire de mort) lorsqu'ils chassent des proies de grande taille et potentiellement dangereuses (MacNulty, 2002 ; Mech et al., 2015 ; Mech & Peterson, 2003). Les loups et leurs proies ongulées sont engagés dans une « course à l'armement » (Dawkins & Krebs, 1979 ; Lima & Dill, 1990 ; Mitchell & Lima, 2002) qui se manifeste tant à **l'échelle évolutive** à long terme qu'à l'échelle comportementale à court terme. Les loups tentent de repérer, de poursuivre, de maîtriser et de tuer leurs proies (MacNulty et al., 2007), tandis que les proies ont recours à des adaptations physiques et comportementales pour réduire les risques à chacune de ces étapes.

Les **tactiques** utilisées par les ongulés pour éviter les rencontres et déjouer les attaques sont nombreuses et variées (Caro, 2005) et comprennent la synchronisation des naissances (Ims, 1990), l'utilisation stratégique de certains habitats dans le temps et l'espace (Fortin et al., 2009 ; Kohl et al., 2019 ; Mao et al., 2005 ; Palmer et al., 2021), la migration (Fryxell et al., 1988), un comportement insaisissable tel que le mouvement constant (c'est-à-dire les jeux de cache-cache ; Harvey & Fortin, 2013 ; Simon et al., 2019), le déploiement d'armes défensives (Metz et al., 2018), le regroupement (Caro, 1994 ; Tallian, Smith, et al., 2017) et le recours à un comportement agressif (MacNulty, 2002 ; Mech et al., 2015). Les loups doivent surmonter toute une série de défenses pour réussir leur chasse, et dans l'ensemble, ils y parviennent parce qu'ils vivent et chassent en groupes sociaux. Mais ils ne sont en aucun cas des prédateurs « parfaits ». **En réalité, la plupart des tentatives de prédation échouent, et le succès de la chasse varie selon les écosystèmes, en fonction des types de proies et des conditions environnementales** (Mech, 1966 ; Murie, 1944 ; Sand et al., 2006a). Selon le système et la proie, le taux de réussite de la chasse (c'est-à-dire le nombre de rencontres avec des proies aboutissant à une mise à mort) varie entre 1 et 56% (Mech et al., 2015). **En général**, il semble que le nombre de mises à mort réussies par proie rencontrée soit généralement plus élevé avec des proies plus petites ou moins dangereuses (MacNulty, Stahler et Smith, 2020), ou lorsque les ongulés ne sont pas habitués aux loups récemment réintroduits (Sand et al., 2006a).

#### 4.4.5. Coordination ou coopération ?

Les théories sur les stratégies de chasse spécifiques ont varié au fil du temps, mais aucun modèle unique et solide n'apparaît de manière cohérente dans la littérature, que ce soit entre les espèces de proies ou au sein d'une même espèce (Mech et al., 2015). Une question fondamentale est la suivante : les loups utilisent-ils des **stratégies complexes de haut niveau** (c'est-à-dire la prévoyance, la compréhension et la planification) lorsqu'ils chassent leurs proies (Mech, 2007) ? La réponse n'est pas claire. Si la plupart des biologistes pensent que les loups ont recours à « une forme de stratégie coopérative », cela n'a jamais été vérifié empiriquement et reste anecdotique (Mech et al., 2015 ; Peterson & Ciucci, 2003). Un comportement de **chasse stratégique** d'ordre supérieur peut en effet exister, ou bien il pourrait se développer « naturellement » à mesure que les loups apprennent à se mettre en valeur les uns par rapport aux autres pour susciter une réaction favorable de la part de la proie. Par exemple, des modèles suggèrent que des comportements de chasse apparemment complexes et coopératifs chez les loups, notamment la **poursuite, l'encerclement, la chasse en relais et l'embuscade**, peuvent émerger à partir de règles de mouvement individuelles très simples (Muro et al., 2011). Les loups sont certainement capables d'apprendre et de comprendre les relations de cause à effet, et d'utiliser ces capacités cognitives pour s'adapter à leur environnement (Lampe et al., 2017). Il a été suggéré que « ces capacités cognitives s'étendent à la stratégie de chasse » (Gable et al., 2018). Mech (2007) a déclaré que les loups sont « **des animaux intelligents et peuvent faire preuve de prévoyance, de compréhension et de planification lorsqu'ils chassent leurs proies** », et que la coordination lors de la chasse est probablement guidée par des repères visuels plutôt qu'auditifs (Mech, 2007).

Pourtant, la coordination (par exemple, ne pas se gêner mutuellement) est différente de la coopération (par exemple, agir ensemble pour obtenir un résultat optimal). La coopération ou les interactions mutuellement bénéfiques entre congénères découlent souvent de comportements qui profitent à l'individu, plutôt qu'au seul groupe (Bergstrom et al., 2003). Dans le contexte du comportement de chasse des loups, on s'attend à ce que les loups individuels « s'abstiennent de participer à la chasse en présence de compagnons compétents susceptibles de réussir par eux-mêmes » (MacNulty et al., 2012, p. 81). Mech a remarqué ce phénomène pour la première fois en 1970, alors qu'il étudiait une meute de 15 loups, observant que « rarement toute la meute participait à la mise à mort ; généralement, seuls 5 ou 6 animaux entraient en contact avec la proie » (Mech, 1970, p. 42). Connue sous le nom de « profiteurs » (MacNulty et al., 2012), il s'agit d'un concept clé du niveau de coopération qui s'observe entre les loups lors de la chasse, et nous y reviendrons dans la section 4.6. Quels que soient les individus ayant participé à une chasse donnée, le résultat est que la plupart des membres de la meute reçoivent un repas, bien que l'ordre de repas (par exemple, le couple dominant se nourrit souvent en premier) puisse limiter l'accès pour certains individus subordonnés (Mech et al., 2015 ; Peterson & Ciucci, 2003).

## 4.5. Tactiques de chasse du loup

Les tactiques de chasse du loup sont aussi **flexibles** et **variées** que le reste de leur comportement social et peuvent varier considérablement d'un système à l'autre et selon le type de proie. Cela s'explique probablement par le fait que les circonstances spécifiques entourant chaque chasse sont différentes, et que les chasses elles-mêmes constituent des

**opérations dynamiques** plutôt que des actions contrôlées. Par exemple, les interactions peuvent se produire dans différents habitats et sur différents terrains, dans des conditions météorologiques et paysagères variées, avec des proies présentant des conditions physiques, des tailles de groupe, des compositions de groupe et des niveaux de vigilance variés, et avec des meutes dont la taille, la composition et la cohésion varient, ainsi que des individus dont la condition physique, l'état énergétique et la motivation varient (par exemple, en cas de maladie ou selon le niveau de faim).

#### 4.5.1. Utilisation du paysage

Il est essentiel de reconnaître d'abord le rôle que joue le paysage dans le succès de la chasse au loup. Les caractéristiques du terrain et du paysage peuvent conférer aux loups un avantage ou un désavantage en tant que prédateurs, car elles peuvent influencer chaque étape du processus de prédation (par exemple, l'efficacité de la recherche, les taux de rencontre, les taux d'attaque, le succès de la capture ; MacNulty et al., 2007, Martin et al., 2018). L'efficacité de la recherche, et donc les taux de rencontre, peuvent augmenter en terrain ouvert par rapport à un terrain fermé (Hebblewhite, Merrill et al., 2005) ou lorsqu'il y a davantage d'éléments linéaires d'origine humaine dans le paysage (par exemple, routes, lignes électriques, sentiers, etc.) qui permettent aux loups de se déplacer plus rapidement et plus loin (Dickie et al., 2017). Le succès des attaques et des captures peut, à l'inverse, augmenter dans les habitats fermés qui offrent moins de voies de fuite aux proies (Hebblewhite, Merrill, et al., 2005 ; Kunkel & Pletscher, 2000), ou dans d'autres conditions qui empêchent la fuite ou la défense des proies.

La **neige profonde**, par exemple, confère souvent aux loups un avantage décisif lors de la chasse aux grands ongulés (Peterson & Allen, 1974). Les fortes chutes de neige augmentent la prédation des loups sur les cerfs (Nelson & Mech, 1986), les wapitis (Becker et al., 2009 ; Carbyn, 1983 ; Huggard, 1993), les orignaux (Post et al., 1999) et les bisons (Mech et al., 2015 ; Smith et al., 2000 ; Tallian, 2017). Les hivers rigoureux et les fortes chutes de neige entravent les stratégies défensives des proies (Mech & Peterson, 2003) et détériorent l'état physique des ongulés (DelGiudice, 1998 ; Gaillard et al., 2000), affaiblissant les individus et les rendant ainsi plus **vulnérables** à la prédation. **Il est intéressant de noter qu'une plus grande épaisseur de neige a entraîné une augmentation de la taille des meutes et des taux de réussite de chasse/de mise à mort dans le parc national de l'Isle Royale** (Post et al., 1999), ainsi qu'une diminution des distances de poursuite lors d'attaques réussies lors de la chasse de grandes proies en Scandinavie (Wikenros et al., 2009). Sans surprise, dans les régions où les hivers sont moins rigoureux, la pénétrabilité et l'épaisseur de la neige peuvent jouer un rôle moins important (Hayes et al., 2000).

#### 4.5.2. Les jeunes, les vieux et les faibles

Cela nous amène à la **tactique** de chasse du loup la plus largement acceptée et observée : **cibler** les ongulés qui sont soit jeunes, soit vieux, soit faibles. Les loups ont tendance à choisir des faons, des veaux, des animaux d'un an et des individus plus âgés et sénescents, ou des animaux souffrant de maladies, de blessures, d'anomalies ou se trouvant dans un état d'affaiblissement quelconque (MacNulty, Stahler et Smith, 2020 ; Mech et Peterson, 2003). **Cela inclut la sélection d'animaux plus âgés et sénescents (Metz et al., 2020 ; Wright et al., 2001) ainsi que de juvéniles parmi presque toutes les espèces d'ongulés qu'ils chassent** (par exemple, Ciucci et al., 2020 ; Jedrzejewski et al., 2012 ; Lodberg-Holm et al., 2021 ; Metz et

al., 2012 ; Nores et al., 2008 ; Sand et al., 2005), et le ciblage de troupeaux comportant des veaux lors de la chasse de proies plus grandes, comme observé avec les bisons à Yellowstone (Tallian, 2017) et au parc national Wood Buffalo, au Canada (Carbyn & Trotter, 1987). La **sélection** des ongulés jeunes, âgés et faibles est en effet forte. Par exemple, Hoy et al. (2021) ont constaté que parmi leurs principales espèces de proies, l'orignal sur l'île Royale et le wapiti à Yellowstone, les loups ne se tournaient pas vers des classes d'âge et de sexe moins vulnérables (c'est-à-dire les adultes en pleine force de l'âge) même lorsque les classes d'âge et de sexe plus vulnérables (c'est-à-dire les veaux et les adultes sénescents) étaient rares.

La **sélection** d'individus vulnérables est probablement une adaptation à la chasse de proies relativement dangereuses, plus grandes qu'eux-mêmes et difficiles à maîtriser. Les ongulés donnent des coups de sabots, piétinent et encornent pour se défendre (Caro, 2005), ce qui devient plus dangereux pour les loups à mesure que la taille relative de leurs proies augmente (Mukherjee & Heithaus, 2013). **Pourtant, leur nez pourrait bien être leur meilleur allié pour se défendre ; il est probable que les loups puissent détecter l'état d'affaiblissement de leurs proies** (R.O. Peterson, comm. pers. dans Mech et al., 2015). **Par exemple, les chiens domestiques (*Canis familiaris*) sont capables de détecter le cancer chez les humains grâce à leur odorat (Willis et al., 2004). Le nez des loups est probablement encore plus sensible aux maladies et à l'état physique des proies ; ainsi, un odorat aigu fournit une mine d'informations communes à tous les membres de la meute.** En s'attaquant aux individus les plus faibles et les plus vulnérables, les loups risquent moins d'être blessés ou tués. **Cependant, comme il n'existe pas de règles strictes en matière de chasse aux ongulés, même la stratégie consistant à cibler les proies jeunes et affaiblies n'est pas systématiquement employée.** Par exemple, Metz et al. (2018) ont constaté que les wapitis mâles qui perdaient leurs bois plus tôt dans l'année étaient préférentiellement tués par les loups, même si les wapitis qui perdaient leurs bois tôt étaient en meilleure condition nutritionnelle que ceux qui les conservaient plus longtemps. Cela suggère que la perte cyclique de leur armement défensif, plutôt que leur état physique affaibli, rendait les wapitis mâles en âge de reproduction plus vulnérables à la prédation par les loups (Metz et al., 2018). **En d'autres termes, la vulnérabilité des proies peut se manifester sous diverses formes.**

#### 4.5.3. *Se déplacer, poursuivre, maîtriser*

Les loups sont classiquement considérés comme des prédateurs cursoriaux qui « se nourrissent grâce à leurs pattes » (Mech, 1970, p. 149). Ils sont capables de parcourir de longues distances en peu de temps (Wabakken et al., 2007) et se déplacent généralement à travers le paysage à la recherche de proies. Les loups s'approchent généralement de leurs proies, telles que les bisons, les wapitis et les bœufs musqués (*Ovibos moschatus*), en terrain découvert sans tenter de les traquer (Mech et al., 2015). **En conséquence, la poursuite et la maîtrise constituent sans doute la technique de chasse aux ongulés la plus courante, et celle que les biologistes ont le plus souvent observée sur le terrain (Mech et al., 2015). Ainsi, ce type de chasse est souvent considéré comme une chasse « directe » (Peterson & Ciucci, 2003).**

**Box 4.1. Panel Showing Different Hunting Tactics Used by Wolves with Different Sized Prey**

(A) Larger packs are better able to hunt large prey; elk hunting success peaks at 4 wolves, while bison hunting success peaks at 11 wolves (MacNulty et al., 2012, 2014).



(B) Smaller prey are generally more likely to flee, thus wolves give chase in an attempt to bring them down. However, larger prey, such as bison, are more likely to stand their ground, thus wolves encircle and continually harass.

(continued)

**Box 4.1** (continued)



(C) A sequence showing wolves grabbing an elk by the hind quarters and neck, and grabbing a bison by the hind quarters, avoiding its dangerous head.

(continued)

**Box 4.1 (continued)**



**En effet**, lorsque les ongulés courent, les loups sont plus enclins à attaquer (Mech, 1966 ; Tallian, Smith, et al., 2017). La meute poursuit l'ongulé en tentant de le rattraper, de le ralentir, de le maîtriser ou de le mettre à terre. Elle y parvient généralement en saisissant le cou, le museau et/ou l'arrière-train de l'animal avec ses dents et en s'y accrochant, utilisant son poids pour ralentir l'animal et le faire tomber (Mech, 1966). Cela peut nécessiter plusieurs poursuites et attaques répétées avant que l'individu ne succombe (Wikenros et al., 2009). Dans ce cas, les loups risquent d'être frappés de leurs pattes et sont souvent ballottés lorsque l'animal tente de les secouer pour s'en débarrasser (Mech et al., 2015) ; **comme l'a observé l'un des coauteurs, les blessures sont relativement courantes**. La durée de la poursuite, ou la distance parcourue par les loups avant qu'ils ne réussissent ou n'abandonnent, varie, mais semble être corrélée à l'état énergétique de la proie, à ses réserves de graisse (Paquet, 1989), ou au comportement anti-prédateur et au cycle de vie prédateur-proie (Wikenros et al., 2009). La **durée de la poursuite**, ou l'effort fourni, peut également être corrélée à l'état énergétique de la meute et au temps écoulé depuis son dernier repas.

Certaines poursuites peuvent être très longues. Par exemple, des loups ont été observés en train de poursuivre un cerf dans le Minnesota sur plus de 20 km, bien qu'on ignore si cette poursuite s'est terminée avec succès pour le cerf ou pour les loups (Mech & Korb, 1978). Certaines données suggèrent que les loups pourraient pratiquer une « course de relais » lors de longues poursuites (Peterson & Ciucci, 2003). Dans ce cas, le chasseur de tête se replacerait à l'arrière du groupe tandis qu'un autre prendrait le relais. L'ancien meneur continuerait la poursuite, mais économiserait de l'énergie en empruntant des raccourcis en ligne droite à travers les méandres du parcours.

Les preuves à l'appui de ce phénomène sont variables et semblent principalement observées chez le caribou (*Rangifer tarandus*) (Kelsall, 1968 ; Olson, 1938), sauf voir (Mech et al., 2015). Une fois encore, on peut se demander si cette tactique découle d'une stratégie coopérative ou de simples règles comportementales qui profitent à l'individu. Par exemple, les loups « profiteurs » qui contribuent peu à l'arrière de la meute pourraient rester à cette position si le chasseur de tête persévère, obtenant tout de même un repas à la fin. **Cependant**, si le chasseur de tête fait un faux pas ou prend du retard, il peut être avantageux pour l'individu à l'arrière de prendre la tête, sous peine de manquer le repas.

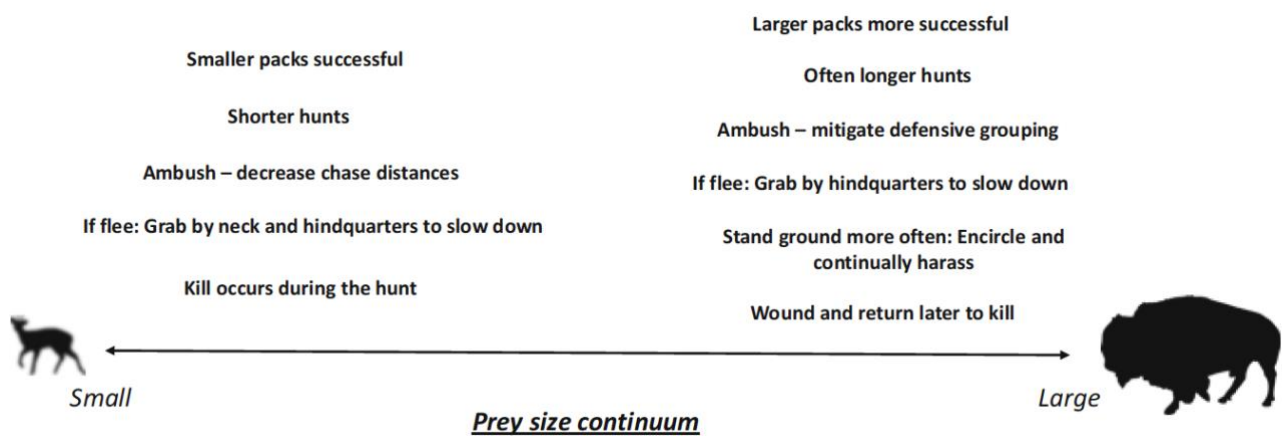
#### 4.5.4. *Embuscade, poursuite, maîtrise*

Comme mentionné, les loups sont généralement considérés comme des prédateurs coursiers plutôt que des prédateurs d'embuscade ; par exemple, ils parcourent de longues distances sur de vastes zones à la recherche de proies et s'en approchent rapidement à découvert une fois celles-ci repérées, plutôt que d'attendre dans des zones où ils sont susceptibles de rencontrer des proies et d'utiliser le camouflage pour laisser la proie s'approcher d'eux avant d'attaquer (Preisser et al., 2007 ; Schmitz, 2005). **Cependant**, il s'agit là de définitions apparemment manichéennes pour des comportements qui sont par nature dynamiques et fluides. **Les loups recourent également à l'effet de surprise lorsqu'ils chassent**. Ils utilisent le couvert pour traquer leur proie et emploient même des stratégies d'embuscade, comme attendre que la proie s'approche d'eux (Gable et al., 2018 ; Kelsall, 1968 ; Mech, 2007). Les meutes tentent parfois de s'approcher furtivement de groupes de proies, même en terrain découvert (Mech et al., 2015), et la présence d'un couvert permettant de traquer peut augmenter le succès de la chasse chez les loups (Kunkel & Pletscher, 2001). Si le comportement d'embuscade semble

être corrélé aux proies de petite taille, telles que le lièvre et le castor (Gable et al., 2018 ; Kelsall, 1968), Mech (2007) a observé des loups combinant traque et embuscade lors d'une tentative de prédation sur un bœuf musqué sur l'île d'Ellesmere, au Canada. Dans certaines circonstances, **l'effet de surprise** confère probablement un avantage considérable lors de la chasse, par exemple en limitant les mouvements défensifs de la proie (par exemple, en attaquant avant que la proie ne puisse se regrouper avec ses petits vulnérables au centre) ou en réduisant la distance de poursuite avant l'attaque (Mech, 2007 ; Mech et al., 2015).

#### 4.5.5. La taille de la proie a son importance

La taille de la proie peut, en partie, dicter la tactique de chasse utilisée par les loups (Fig. 4.6). Par exemple, les grands ongulés dangereux peuvent prendre beaucoup de temps à tuer. Dans certains cas, les loups peuvent blesser un individu et revenir plus tard pour achever leur proie lorsque l'animal est affaibli, ce qui a été observé chez l'original et le bison (Mech et al., 2015). Dans d'autres cas, la « chasse » peut durer des heures, voire des jours (MacNulty, 2002). Par exemple, avec les bisons mâles, la proie la plus grande et la plus dangereuse des loups (Carbyn et al., 1993 ; Mech et al., 2015 ; Mech & Peterson, 2003), les loups se relaient pour encercler et harceler continuellement un animal (Carbyn & Trotter, 1988 ; MacNulty, 2002). Ce harcèlement continu signifie que la proie se trouve dans un état de défense plus ou moins constant, ce qui l'empêche de se nourrir et de se reposer. Les loups affaiblissent ainsi leur proie jusqu'à ce qu'ils soient en mesure de la maîtriser, ou la harcèlent jusqu'à ce qu'elle « commette une erreur » et se déplace vers une partie du paysage qui la rend plus vulnérable aux attaques (par exemple, la neige profonde ; Mech & Peterson, 2003).



**Fig. 4.6.** Relation hypothétique entre les comportements de chasse du loup et la taille des proies. Les tactiques de chasse du loup sont adaptatives ; il s'agit donc de tendances générales plutôt que de règles immuables

#### 4.5.6. Jeux de cache-cache

Enfin, les loups modifient la zone dans laquelle ils chassent en jouant une sorte de « jeu de cache-cache » avec leurs proies (Bergerud, 1985 ; Bergerud et al., 1984 ; Mitchell, 2009 ; Mitchell & Lima, 2002 ; Sih, 2005). Les loups se déplacent continuellement à travers le paysage à la recherche de proies affaiblies et/ou de proies qui pourraient être moins méfiantes, tandis que les proies se déplacent constamment pour éviter toute prévisibilité spatiale. **Par exemple, les loups alternent l'utilisation de leur territoire, ne restant jamais trop longtemps au même endroit et revisitant certaines zones après plusieurs jours, vérifiant périodiquement la vulnérabilité de différents groupes de proies** (Demma & Mech, 2009 ; Jedrzejewski et al., 2001 ; Mech et al., 2015 ; Weaver, 1994). Les espèces proies jouent

également ce jeu. Par exemple, Simon et al. (2019) ont constaté que les bisons adoptaient des tactiques de déplacement complexes, à la fois proactives et réactives, en fonction de la répartition à long terme et de la présence immédiate des loups. La structure du paysage à petite échelle peut également générer des schémas spatiaux contrastés de risque de prédation, ainsi que des zones de refuge pour les ongulés sympatriques, comme cela a été démontré avec l'élan et le chevreuil en Scandinavie après la recolonisation des loups (Gervasi et al., 2013).

Les recherches suggèrent qu'en l'absence de loups à court terme (par exemple, en l'espace de quelques jours), la vigilance des proies diminue et les groupes de proies peuvent se disperser davantage ou se déplacer vers des paysages plus risqués à la recherche de nourriture (Fortin et al., 2009 ; Osada et al., 2015 ; Tallian, 2017). Par exemple, pendant l'hiver dans la Pelican Valley de Yellowstone, un environnement relativement hostile pour l'hivernage des bisons, ces derniers ont réagi à la présence prolongée de loups dans la vallée (les loups étaient absents pendant au moins 7 jours) en se déplaçant vers des « zones » plus sûres, ou des zones sans neige, pour se nourrir (Tallian, 2017). **De plus**, la réponse des proies au risque de prédation peut varier dans le temps comme dans l'espace, car elles doivent trouver un équilibre entre leurs besoins quotidiens, tels que la nourriture et l'eau, et leur crainte de la prédation. Par exemple, les wapitis réagissent différemment au risque de prédation par les loups et les couguars (*Puma concolor*) à Yellowstone en évitant le schéma de chasse nocturne, en pente raide et en forêt des couguars, et le schéma de chasse crépusculaire, en prairie ouverte, des loups (Kohl et al., 2018, 2019). **De même**, dans la forêt vierge de Bialowieza en Pologne, les wapitis ont réagi aux signaux olfactifs du lynx (*Lynx lynx*) en réduisant la durée de leurs visites sur les sites, en augmentant leur vigilance et en réduisant leur recherche de nourriture (Wikenros, Kuijper, et al., 2015). Les proies peuvent ainsi minimiser les menaces provenant de plusieurs prédateurs au sein d'un même écosystème grâce à des changements comportementaux nuancés. **Cependant**, Cusack et al. (2020) n'ont observé qu'une **faible** réponse spatiale chez les femelles wapitis face au risque de prédation par les loups à Yellowstone, ce qui suggère que l'intensité de la réponse spatiale des ongulés aux loups varie probablement.

Il est important de noter que l'intensité de la **réponse spatiale** des ongulés face aux loups varie en fonction de leur état nutritionnel : les animaux en situation de stress nutritionnel atténuent leur comportement anti-prédateur (Oates et al., 2019), ce qui peut brouiller l'interprétation de la réponse spatiale des proies si ce facteur n'est pas pris en compte.

La technique de chasse adoptée par les loups dépend probablement des ongulés eux-mêmes et de leurs stratégies défensives générales, ainsi que du comportement que la proie ciblée adopte lorsqu'elle est attaquée. Celles-ci comprennent la fuite ou la course (par exemple, couramment chez le caribou, l'antilope d'Amérique, le cerf et d'autres petites proies), l'utilisation d'un terrain propice à la fuite (par exemple, chez les espèces de chèvres et de moutons), le fait de rester sur place et de se battre (par exemple, chez le bison, l'orignal et le bœuf musqué), ou une combinaison des trois (par exemple, le wapiti peut utiliser toutes ces stratégies au cours d'une même séquence d'attaque ; Mech et al., 2015). **Les loups sont plus enclins à tendre des embuscades aux proies plus petites, qui ont davantage tendance à fuir, tandis qu'ils peuvent recourir à la technique consistant à blesser et à attendre pour les proies plus grandes et plus dangereuses telles que l'orignal et le bison, qui sont plus susceptibles de**

tenir leur position (Fig. 4.6). **Pourtant**, ces techniques ne s'excluent pas mutuellement, et plusieurs d'entre elles peuvent être employées au cours d'une même chasse. Bien qu'aucun schéma commun global ne se dégage au sein des espèces de proies ni entre elles, ce qui semble clair, c'est que les loups s'efforcent de tirer parti de la situation qui se présente à eux, avec plus ou moins de succès.

## 4.6. L'unité sociale et la recherche de nourriture : une adaptation dynamique

La meute offre un avantage fondamental aux loups en matière de recherche de nourriture. Bien que les loups solitaires soient capables de chasser de grosses proies (Mech et al., 1998 ; Thurber & Peterson, 1993), des données provenant de Yellowstone suggèrent que les loups avaient 2% de chances de réussir à tuer un wapiti lorsqu'ils étaient seuls (MacNulty, Stahler, & Smith, 2020), ce qui constitue un désavantage considérable si l'on considère un taux de réussite local moyen d'environ 24% au niveau de la meute (MacNulty, 2002). Les loups sont en effet plus efficaces pour se nourrir en meute, mais dans quelle mesure la vie en groupe et la taille de la meute contribuent-elles au succès de la chasse ?

### 4.6.1. Succès de la chasse

Des recherches menées à Yellowstone suggèrent que les loups réussissent le mieux à chasser le wapiti lorsque au moins quatre membres de la meute participent activement à la chasse (MacNulty et al., 2012). **Il convient de noter que cela fait référence au nombre d'individus participant activement à la chasse à un moment donné, et non à la taille globale de la meute.** Il est intéressant de noter que MacNulty et al. (2012) ont également constaté que le succès de chasse, ou la probabilité de capturer une proie, diminuait en réalité lorsque la taille du groupe de chasseurs dépassait quatre individus, probablement parce que davantage d'individus ménageaient leurs efforts dans les groupes plus importants. **Cependant**, les meutes de loups chassant le bison, une proie considérablement plus grande et plus dangereuse que le wapiti, ont obtenu les meilleurs résultats lorsque 9 à 13 membres au moins participaient activement à la chasse, et des données suggèrent que le succès aurait pu continuer à augmenter avec une taille de groupe de chasse supérieure à ce nombre (MacNulty et al., 2014). **Ainsi**, le parasitisme, ou le fait de ne pas fournir d'efforts, est susceptible de se produire plus souvent dans les meutes plus importantes où davantage de membres sont présents pour accomplir des tâches, sauf lors de la chasse de proies plus grandes et plus dangereuses qui nécessitent davantage d'efforts et de coopération pour être maîtrisées (Packer & Ruttan, 1988).

**Cela soulève la question de la spécialisation des rôles dans la chasse, et du rôle qu'elle joue dans la dynamique et le succès de la chasse.** Des données empiriques suggèrent que les individus peuvent varier leur rôle et leur participation d'une chasse à l'autre, ce qui contribue à répartir largement le risque et l'effort au sein de la meute (Mech et al., 2015). La taille corporelle fait également une différence, et en général, les loups plus grands sont de meilleurs chasseurs d'ongulés (MacNulty, Smith, Mech, et al., 2009 ; Mech et al., 2015). **Les loups de plus grande taille sont plus performants dans les tâches liées à la force, telles que mordre et abattre la proie, tandis que les loups plus petits ont tendance à exceller dans les tâches liées au mouvement** (par exemple, courir après la proie ; MacNulty, Smith, Mech et al., 2009). **Ainsi**, une plus grande taille corporelle augmente probablement l'avantage d'un loup lors de

la chasse à des proies plus grandes, mais pourrait être moins avantageuse lors de la chasse à des proies plus petites et plus rapides. **En général**, les mâles ont tendance à mieux réussir les tâches liées à la force car ils sont souvent de plus grande taille, tandis que les femelles sont plus douées pour la poursuite (MacNulty, Smith, Mech, et al., 2009 ; MacNulty, Stahler, & Smith, 2020).

Le succès de chasse individuel des loups atteint son apogée vers l'âge de 3-4 ans, ce qui suggère que les loups deviennent des chasseurs moins habiles à mesure qu'ils vieillissent en raison de la sénescence physiologique (MacNulty, Smith, Vucetich, et al., 2009). **De même**, les jeunes animaux, tels que les louveteaux de l'année et les louveteaux d'un an, contribuent peu au succès de la chasse, ce qui suggère qu'ils en sont encore au stade **d'apprentissage** (MacNulty, Smith, Vucetich, et al., 2009). **Ainsi**, ce sont les mâles et les femelles de la meute en âge de procréer qui sont les plus susceptibles d'assumer des rôles de premier plan dans le processus de chasse. **Des recherches menées en Scandinavie montrent que c'est l'âge du mâle reproducteur, plutôt que la taille de la meute, qui influe sur le succès de la chasse** (Sand et al., 2006b). Cela pourrait s'expliquer par le fait que les meutes en Scandinavie se composent principalement d'un seul couple reproducteur et de leur progéniture (Chapron et al., 2016). **Ainsi**, les meutes sont de petite taille et composées principalement de jeunes chasseurs inexpérimentés, de sorte que l'âge, la taille et l'expérience des adultes dominants jouent un rôle plus crucial.

#### 4.6.2. *Apprentissage social*

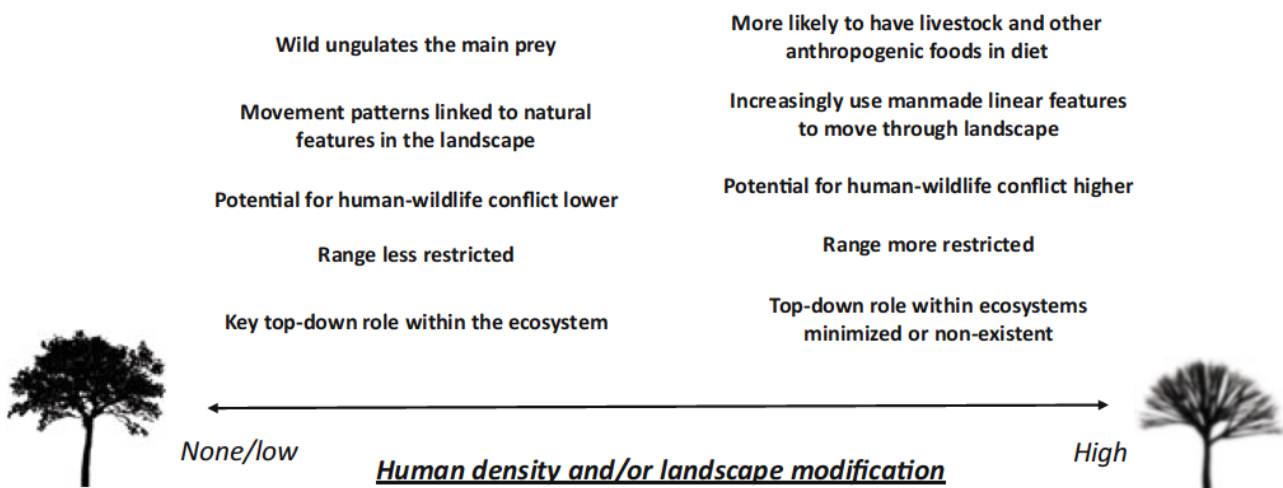
**Les meutes de loups peuvent-elles s'améliorer dans la chasse d'une nouvelle proie à mesure qu'elles acquièrent de l'expérience avec celle-ci ?** Bien que cela reste empiriquement incertain, les loups sont tout à fait capables **d'apprendre** (Lampe et al., 2017 ; Packard, 2003). Il est probable que les loups apprennent ensemble par essais et erreurs et qu'ils évoluent et s'adaptent à des stratégies de groupe fondées sur des objectifs communs, une compréhension partagée et le **langage corporel** (Mech, 2007). À l'instar d'autres grands carnivores (Lowry et al., 2016), des données empiriques suggèrent que certains individus et certaines meutes deviennent « plus efficaces » pour chasser certains types de proies que d'autres et continuent à exploiter ces proies avec succès, contrairement à d'autres meutes. **Les meutes de loups à longue durée de vie qui conservent leurs membres au fil du temps ont donc probablement plus de succès dans ce qu'elles font, toutes choses égales par ailleurs, car ces individus ont simplement plus d'expérience à travailler ensemble pour surmonter les obstacles que constituent les défenses anti-prédateurs et les contraintes du paysage local** (Mech, 2007). **Ainsi**, certaines meutes peuvent devenir plus habiles à chasser certains types de proies, ce qui pourrait expliquer pourquoi des meutes voisines choisissent parfois des proies relativement différentes (par exemple, Mech et al., 1998 ; Nores et al., 2008), comme mentionné précédemment.

**Cela soulève la question suivante : les loups deviennent-ils de meilleurs chasseurs de proies spécifiques au fil des générations ?** En d'autres termes, la **culture** et **l'apprentissage intergénérationnel** contribuent-ils au succès de la chasse chez les loups ? Il est difficile de répondre à cette question, car l'étude de l'apprentissage et de la transmission culturelle sur plusieurs générations chez les loups sauvages est semée d'embûches. **Pourtant**, de nombreux biologistes spécialistes des loups estiment que cet argument repose sur des fondements solides (Fritts et al., 1992). Par exemple, Steve Fritts pense que les louveteaux apprennent

une « image de recherche de proie » de leurs parents et de leur meute natale, ce qui aiderait à expliquer pourquoi certains loups vivant dans des paysages anthropiques s'attaquent au bétail tandis que d'autres ne le font pas (Fritts et al., 1992). Cela implique que les meutes de loups peuvent être capables d'apprendre à chasser de nouvelles proies, mais cela nécessite de surmonter leur prédisposition envers ce qu'ils considèrent comme des proies.

#### 4.7. L'homme, l'écologie du loup et la dynamique sociale

L'homme influence la démographie et le comportement du loup par deux voies principales : (a) la modification des conditions écologiques (c'est-à-dire la transformation des paysages et du climat) et (b) la chasse au loup. La modification des paysages peut prendre de multiples formes, allant de paysages fortement dominés et modifiés par l'homme (par exemple, les zones urbaines) à des paysages présentant une densité humaine relativement faible mais qui sont tout de même modifiés par l'homme (par exemple, les infrastructures, les zones forestières gérées et les zones agricoles). **De même**, la chasse au loup, qu'elle soit légale ou illégale (c'est-à-dire le braconnage), peut se produire sur l'ensemble du gradient de densités humaines et de modifications du paysage, y compris dans des zones protégées telles que les réserves naturelles. Ci-dessous, nous présentons ce que l'on sait actuellement sur la manière dont ces deux facteurs influencent le comportement et la dynamique sociale des loups. Bien que nous reconnaissons que les humains peuvent avoir un impact sur l'écologie des loups de diverses manières (par exemple, les pressions humaines peuvent affecter la génétique des loups par la consanguinité et l'hybridation avec les chiens), nous nous concentrons ici spécifiquement sur la manière dont les humains influencent la dynamique sociale et le comportement des loups.



**Fig. 4.7.** Relation hypothétique entre l'écologie du loup et le niveau de densité de population humaine et/ou de modification du paysage par l'homme

##### 4.7.1. Les loups dans les paysages modifiés par l'homme

Les loups sont des prédateurs apicaux capables de **limiter** les populations d'espèces proies et de mésoprédateurs (c'est-à-dire les prédateurs de taille moyenne), tant sur le plan numérique que comportemental (voir par exemple Boyce, 2018 pour un résumé de ces sujets). **Cependant**, le comportement et l'écologie des loups peuvent être fondamentalement modifiés lorsqu'ils persistent dans des paysages dominés ou modifiés par l'homme (Fig. 4.7). Par exemple, le rôle écologique des loups peut être affaibli dans des paysages fortement

modifiés par l'homme, ce qui peut altérer la structure et le fonctionnement de l'écosystème (Ordiz et al., 2013). Cela peut être dû à divers facteurs, notamment les modifications comportementales que les loups adoptent pour survivre à proximité immédiate des humains et dans des habitats modifiés par l'homme (Ordiz et al., 2013, 2021), la modification de la composition des meutes et de la structure sociale due à la mortalité induite par l'homme (que nous abordons en détail dans la section 4.7.2), ou par des conditions écologiques globalement modifiées dans lesquelles les humains usurpent l'influence descendante par le biais d'une production primaire accrue et d'une régulation des prédateurs et des proies (Darimont et al., 2015 ; Muhly et al., 2013).

Les loups, tant dans les paysages dominés par l'homme que dans ceux modifiés par l'homme, adaptent leurs schémas d'activité quotidiens et leur utilisation de l'habitat (Ciucci et al., 1997 ; Mancinelli et al., 2019) ; cela peut à son tour modifier spatialement et temporellement leur rôle écologique en tant que prédateurs apicaux (Fritts et al., 2003 ; Ordiz et al., 2013, 2021). Des facteurs liés à l'activité humaine, tels que la densité de population et le réseau routier, influencent la sélection de l'habitat des loups à plusieurs échelles spatiales, allant du niveau du paysage (par exemple, là où les loups établissent de nouveaux territoires) à des mouvements et des choix d'habitat à plus petite échelle au sein de leurs domaines vitaux (par exemple, là où ils choisissent des emplacements spécifiques tels que des sites de rendez-vous) (Ciucci, Boitani, et al., 2018 ; Ordiz et al., 2015 ; Ordiz, Uzal, et al., 2020 ; Sanz-Pérez et al., 2018 ; Thiel, 1985). Les loups évitent les humains tant sur le plan spatial que temporel, en particulier pendant la journée (Milleret et al., 2018), et se cachent dans des endroits encore plus dissimulés après des rencontres directes avec des personnes (Wam et al., 2012). Cependant, les loups privilégient également les routes (Newton et al., 2017 ; Zimmermann et al., 2014) et d'autres éléments linéaires artificiels (Latham et al., 2011) par rapport aux sentiers naturels lorsqu'ils sont disponibles, ce qui peut modifier les taux de rencontre avec les proies et les schémas de prédation (Dickie et al., 2017 ; Whittington et al., 2011), bien que cela ne semble pas être le cas dans tous les systèmes (par exemple, les loups évitent les routes en Finlande ; Kaartinen et al., 2005). De même, dans les régions boréales, les modifications apportées par l'homme aux conditions d'enneigement locales, par exemple le tassement de la neige dû à des activités hivernales telles que la motoneige, ont altéré les schémas de déplacement des loups, leur comportement de chasse et leur succès de chasse (Paquet et al., 2010). Enfin, dans les paysages dominés par l'homme, les zones de prédilection des loups ont tendance à se situer dans les parties les plus inaccessibles de leur domaine vital ; par exemple, en Italie, on les trouve principalement dans les régions de haute altitude et les plus boisées (Mancinelli et al., 2018).

Dans ces paysages fortement dominés par l'homme, les loups s'attaquent plus souvent au bétail, largement répandu, et exploitent d'autres ressources alimentaires anthropiques, telles que les déchets, ce qui réduit comparativement la pression de prédation sur les ongulés sauvages, c'est-à-dire un « effet bouclier » (Zimen & Boitani, 1975 ; Zlatanova et al., 2014).

L'utilisation de ressources alimentaires anthropiques facilement accessibles (par exemple, les charognes de gros animaux d'élevage) est même observée dans des zones où l'abondance de proies sauvages est élevée, ce qui réduit le rôle des loups en tant que prédateurs et affecte probablement aussi les effets en cascade de la prédation (Ciucci et al., 2020). De même, la grande disponibilité de bétail non protégé augmente la fréquence des prédateurs par les loups,

ce qui modifie les interactions prédateur-proie et alimente les conflits avec les éleveurs (Marino et al., 2016 ; Recio et al., 2020). Les conflits entre loups et bétail deviennent à leur tour une raison principale de l'abattage **en représailles** et/ou de la gestion létale des loups dans les paysages dominés par l'homme (Fritts et al., 1992). À l'échelle du paysage, cela peut limiter l'expansion des loups et la connexion transfrontalière des populations de loups, comme illustré en Espagne (Quevedo et al., 2018). **De plus, l'abattage des loups peut avoir des effets indésirables sur la gestion, entraînant une augmentation des prédateurs sur le bétail, ce qui est probablement une conséquence de la rupture de la structure sociale de la meute** (par exemple, Fernández-Gil et al., 2016). **De même**, dans d'autres pays Européens qui assistent au retour des loups après des décennies d'absence (Chapron et al., 2014), les collisions routières et la mortalité illégale peuvent limiter la poursuite de l'expansion des populations (par exemple, en Europe du Nord ; Sunde et al., 2021).

L'histoire du rétablissement des loups en Scandinavie, un paysage fortement modifié avec une densité humaine relativement faible (Fig. 4.4), met en évidence la manière dont les humains peuvent influencer le fonctionnement d'écosystèmes entiers. Ici, les humains ont modifié la couverture terrestre à grande échelle et les conditions de l'habitat par des pratiques forestières intensives (Ausilio et al., 2021 ; Gicquel et al., 2020), modifié la diversité et la densité des ongulés (Wikenros et al., 2020 ; Wikenros, Sand, et al., 2015), augmenté la biomasse disponible pour les espèces nécrophages (Wikenros et al., 2013) et, de manière générale, altéré la dynamique prédateur-proie (Sand et al., 2006a ; Wikenros et al., 2009 ; 2016). Ces résultats sont similaires à ceux observés dans d'autres écosystèmes, qui suggèrent que les modifications anthropiques prennent le pas sur les effets ascendants et descendants, y compris ceux des loups (Muhly et al., 2013). **Cependant**, seul le temps dira si le rétablissement actuel des grands carnivores dans plusieurs parties de leurs anciennes aires de répartition permettra de restaurer des interactions prédateur-proie et des processus de régulation plus naturels.

#### 4.7.2. Les loups et la mortalité d'origine humaine

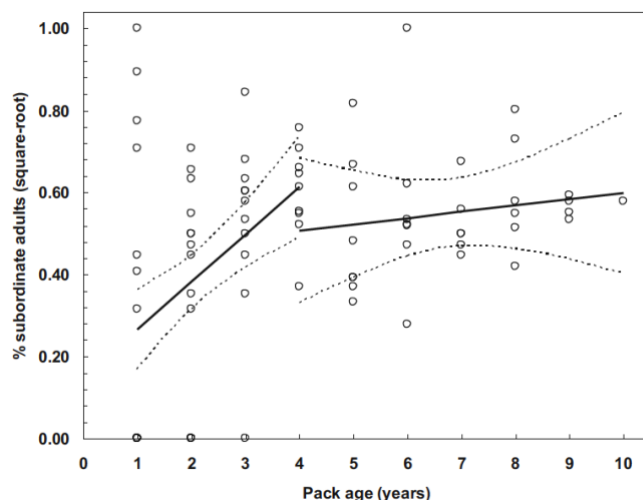
À l'échelle mondiale, la plupart des décès de grands carnivores sont causés par l'homme (par exemple, Woodroffe & Ginsberg, 1998), et les loups ne font pas exception (Fuller, 1989 ; Liberg et al., 2020 ; Peterson et al., 1984 ; Smith et al., 2010). Il est bien établi que la mortalité due à l'activité humaine réduit la taille des meutes de loups (Sells et al., 2022). Par exemple, Fernandez-Gil et al. (2020) ont constaté que la taille moyenne des meutes en Espagne avait diminué de 22% pendant l'hiver, probablement en raison d'une combinaison de dispersion naturelle et de mortalité due à l'activité humaine.

**Cependant**, les études sur la dynamique sociale des loups sont rares, et celles portant sur la manière dont les humains influencent cette dynamique sociale par le biais de la chasse sont pratiquement inexistantes. Cela est pertinent car la plupart des populations de loups sont exploitées par les humains et subissent des niveaux de mortalité d'origine humaine modérés à élevés, résultant à la fois de la chasse légale et illégale (par exemple, Liberg et al., 2020 ; Peterson et al., 1984 ; Smith et al., 2010). **Nous examinons ici les schémas de composition des meutes à Yellowstone au cours des 10 années qui ont suivi la réintroduction, explorons comment la mortalité induite par l'homme pourrait affecter la sociabilité et le comportement des loups, et proposons plusieurs hypothèses novatrices sur la manière dont la chasse aux loups pourrait déclencher des changements dans la dynamique des meutes.**

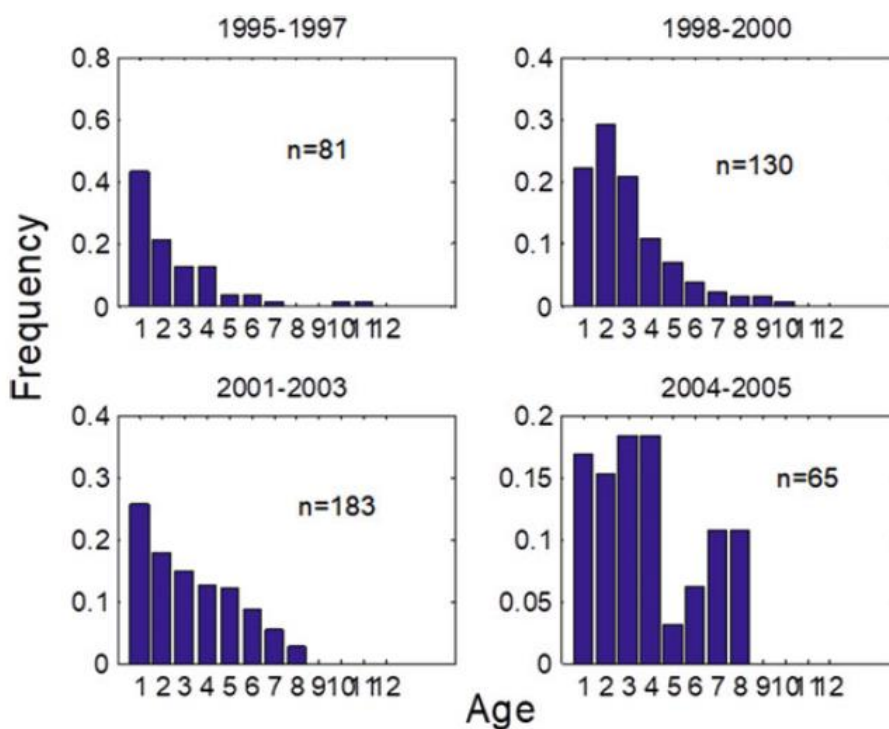
#### 4.7.3. Complexité des meutes et structure d'âge de la population

Sur la base de leur structure d'âge et de leur composition, nous suggérons que les meutes de loups peuvent être divisées en meutes **simples** et **complexes**. Les meutes simples sont composées d'un couple reproducteur et de la progéniture de l'année, tandis que les meutes complexes comprennent le couple reproducteur, la progéniture de l'année et d'autres classes d'âge, y compris des dérivés de celles-ci tels que >1 couple reproducteur (Packard, 2003). **La composition et la structure d'âge des meutes sont probablement fortement influencées par la mortalité due à l'activité humaine.** Dans leur analyse de la structure d'âge des populations de loups, Fuller et al. (2003) ont rapporté que les louveteaux constituaient la classe d'âge la plus importante, ce qui suggère que la structure d'âge de la plupart des populations de loups comprend une forte proportion de louveteaux, et que les structures de meutes simples (c'est-à-dire un couple reproducteur et des louveteaux) sont assez courantes dans l'ensemble des systèmes. Étant donné que la plupart des études sur la composition des meutes de loups ont été menées dans des systèmes où les loups sont chassés, on comprend mal comment la structure d'âge de la population et la composition des meutes pourraient évoluer dans des circonstances plus naturelles. Des données récentes provenant de Yellowstone suggèrent toutefois que la composition des meutes de loups pourrait être plus complexe (c'est-à-dire un couple reproducteur, des louveteaux et plusieurs autres classes d'âge) et que la population pourrait être plus âgée dans les populations non chassées.

Nous avons ici étudié la structure d'âge et la composition des meutes de loups au cours des 10 années qui ont suivi la réintroduction des loups à Yellowstone en 1995-1996. Pendant cette période, la chasse au loup était illégale dans les zones entourant le parc, et il n'y avait pratiquement pas de braconnage à l'intérieur du parc (Smith et al., 2010). **Ainsi**, les dix premières années suivant la réintroduction reflètent l'évolution de la composition des meutes et de la structure d'âge de la population après l'établissement initial du territoire, en l'absence ou avec très peu de pression due à l'exploitation humaine. **Nos résultats suggèrent qu'à mesure que les meutes vieillissaient, leur composition devenait de plus en plus complexe, car elles comptaient de plus en plus d'individus plus âgés ayant survécu et ne s'étant pas dispersés.** Par exemple, la proportion d'adultes subordonnés dans une meute a augmenté au cours des quatre premières années d'existence de celle-ci (Fig. 4.8). **De plus**, les jeunes de l'année constituaient la classe d'âge la plus importante dans les années qui ont suivi immédiatement la réintroduction, mais par la suite, la structure d'âge des meutes s'est progressivement uniformisée au fil du temps (Fig. 4.9). Dix ans après la réintroduction, les meutes comptaient à peu près autant d'individus âgés de 1 à 4 ans qu'un nombre élevé d'adultes plus âgés (Fig. 4.9), ce qui a accru la proportion de meutes complexes par rapport aux meutes simples au sein du système (Fig. 4.10). Cela suggère que la formation de **meutes complexes** prend du temps et que la chasse humaine continue au sein d'une population de loups peut modifier la structure de la population et la dynamique des meutes ; **par conséquent**, les meutes dans les populations de loups exploitées sont probablement plus simples (Fig. 4.11). **De plus**, le pourcentage moyen de louveteaux dans la population de Yellowstone a diminué au fil du temps, passant de 45% entre 1997 et 2000 à 31% (2001-2009) puis à 34% (2010-2020).



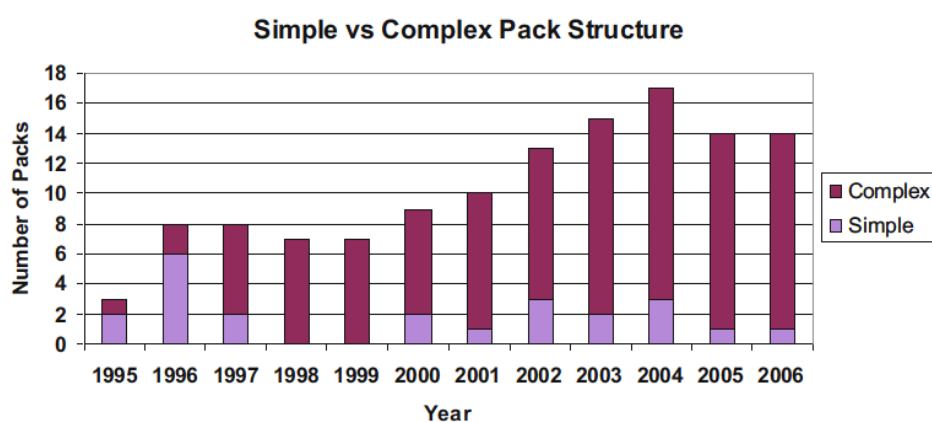
**Fig. 4.8.** Pourcentage d'adultes subordonnés (sur une échelle logarithmique) au sein d'une meute, en fonction de l'âge de celle-ci, dans le parc national de Yellowstone. Les données ont été recueillies au cours des dix premières années qui ont suivi la réintroduction des loups à Yellowstone en 1995-1996



**Fig. 4.9.** Nombre de loups de différents âges au sein des meutes, ou structure d'âge des meutes, au cours des dix premières années qui ont suivi la réintroduction des loups dans le parc national de Yellowstone en 1995-1996. Les jeunes de l'année constituaient la classe d'âge la plus importante dans les années qui ont suivi immédiatement la réintroduction (en haut à gauche). Au cours des années suivantes, la structure d'âge des meutes s'est progressivement équilibrée, et après 10 ans, on comptait à peu près autant de loups âgés de 1 à 4 ans qu'un nombre élevé d'adultes plus âgés (en bas à droite)

Il existe peu d'autres populations de loups permettant une comparaison avec les données de Yellowstone, car la composition des meutes et la structure d'âge de la population sont rarement connues (Smith, Cassidy, et al., 2020). Trois études portant sur des populations de loups protégées peuvent être au moins partiellement comparées à celles de Yellowstone en termes de complexité potentielle des meutes et de structure d'âge globale de la population : le nord-est du Minnesota, l'île Royale et Denali, c'est-à-dire toutes situées en Amérique du Nord. Dans le nord-est du Minnesota, 57% des loups avaient moins de 3 ans et 82% moins de 4 ans (Mech, 2006), bien qu'aucune donnée n'ait été présentée sur la composition des

meutes. Les données de l'île Royale montrent que le pourcentage annuel de louveteaux dans leur population s'élevait en moyenne à environ 30% entre 1971 et 1995, ce qui est considérablement moins qu'au Minnesota, mais comparable à Yellowstone (Peterson et al., 1998). **De même**, à Denali, le pourcentage annuel de louveteaux dans la population à l'automne s'élevait en moyenne à 33% (fourchette de 7 à 48%) entre 1986 et 1994 (Mech et al., 1998). Au cours de cette même période à Denali, la taille moyenne des meutes était de 8,9 (fourchette de 2 à 29), chaque meute comptant en moyenne 2 à 17 membres par an, et on a recensé quatre cas de reproduction multiple (Mech et al., 1998). La plupart des loups de Denali se sont dispersés entre 2 et 3 ans, ce qui suggère qu'ils sont restés avec leur meute natale pendant au moins un an ou deux (Mech et al., 1998). À Denali, Mech et al. (1998) suggèrent « qu'une meute typique se composerait de deux reproducteurs adultes, quatre petits, deux jeunes d'un an et un jeune de deux ans » (p. 39). Dans l'ensemble, cela suggère que la zone protégée de Denali abrite probablement aussi des meutes plus complexes. La comparaison de ces régions avec des populations de loups chassées suggère que les meutes des populations non chassées pourraient présenter une structure d'âge relativement plus âgée, un concept introduit pour la première fois il y a plusieurs décennies par Fuller et Novakowski (1955). Un exemple extrême de ce phénomène a été observé dans le centre-nord de la zone subarctique en 1960, où les loups se remettaient d'efforts de contrôle intensifs et où les louveteaux représentaient environ 73% de la population (Kelsall, 1968). **Plus récemment, Ballard et al. (1997) ont également constaté que les meutes issues de populations de loups fortement exploitées présentent une structure d'âge plus jeune avec une proportion plus élevée de louveteaux.**

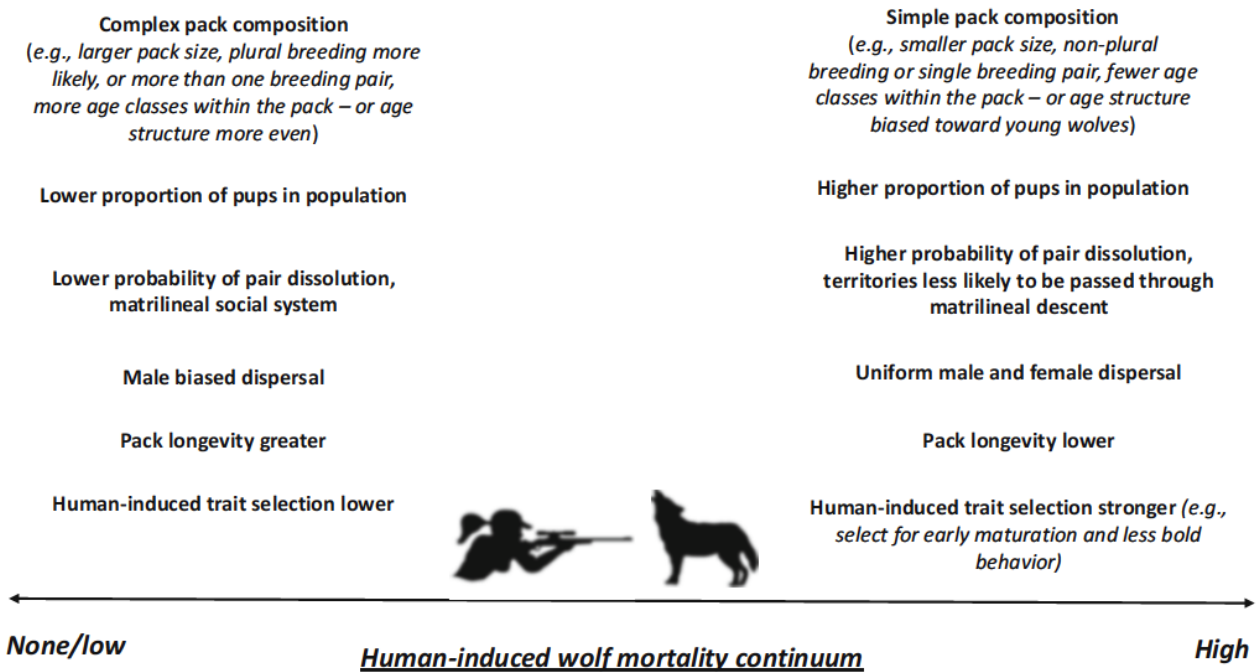


**Fig. 4.10.** Nombre et proportion de meutes présentant une structure simple ou complexe au cours des dix premières années qui ont suivi la réintroduction du loup dans le parc national de Yellowstone en 1995-1996. Les meutes simples se composent d'un couple reproducteur et de la progéniture de l'année en cours, tandis que les meutes complexes se composent d'un couple reproducteur et de la progéniture de plusieurs années, ou de dérivés de celles-ci comprenant plus de deux reproducteurs et de nombreuses classes d'âge, au lieu de se limiter aux seuls petits

#### 4.7.4. Dispersion spécifique au sexe

Il est possible que l'exploitation humaine affecte également la dynamique sociale des meutes. **La mortalité des loups peut briser la cohésion de la meute et rompre les lignées génétiques, entraînant un déplacement par des meutes voisines ou la formation de nouvelles meutes** (Stahler, Smith, et al., 2020). Bien que de tels effets se produisent à la suite d'une mortalité naturelle (par exemple, via des conflits inter-meutes ou le vieillissement naturel), ils peuvent se produire à des **taux plus élevés** lorsque la mortalité résulte de la chasse (Borg et al., 2015 ; Brainerd et al., 2008). Les schémas de dispersion, y compris la dispersion spécifique au sexe, peuvent également être affectés (Fig. 4.11). À l'instar de la composition des meutes, l'étude

de populations de loups fortement manipulées pourrait conduire à des conclusions biaisées sur les conditions naturelles de la dispersion spécifique au sexe chez les loups. Les recherches suggèrent que la dispersion spécifique au sexe chez les loups varie selon les systèmes, allant d'une tendance généralement favorable aux mâles (Ballard et al., 1987) avec des taux de dispersion relativement élevés chez les femelles (Jimenez et al., 2017), à des taux de dispersion égaux entre les sexes (Peterson et al., 1984). **Dans la zone protégée de Yellowstone, cependant, le système de dispersion est fortement biaisé en faveur des mâles, c'est-à-dire que les loups mâles sont beaucoup plus susceptibles de se disperser que les femelles** (Smith, Cassidy, et al., 2020).



**Fig. 4.11.** Relation hypothétique entre la dynamique sociale des loups et le niveau de mortalité des loups due à l'activité humaine (légale et illégale)

**En général**, la dispersion spécifique au sexe est liée au système d'accouplement d'une espèce, la dispersion favorisant les femelles se produisant dans les systèmes patrilineaires, et celle favorisant les mâles dans les systèmes matrilineaires (Greenwood, 1980). Les loups semblent fonctionner selon un système matrilineaire, où les femelles plus jeunes sont plus susceptibles de rester avec la meute pour aider à élever les louveteaux, en attendant leur tour pour prendre la relève en tant que reproductrice principale (Smith, Cassidy, et al., 2020). **En effet, le renouvellement des reproducteurs est généralement rapide (2 à 3 ans), ce qui signifie que la femelle suivante a moins de chances d'être accouplée avec son père, mais plutôt avec un nouveau mâle arrivant dans la meute** (Smith, Cassidy, et al., 2020). **Cependant**, il est possible qu'une forte exploitation humaine perturbe ce système (Fig. 4.11). Par exemple, si la mortalité est élevée dans toutes les classes d'âge et de sexe, et que la dissolution des meutes est courante (c'est-à-dire que le système matrilineaire est rompu), alors les mâles et les femelles peuvent bénéficier de la même manière de la dispersion pour rechercher de nouveaux partenaires et territoires. Bien que plausible, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre les conséquences de la mortalité induite par l'homme sur la dispersion spécifique au sexe chez les loups. Pour l'instant, cependant, nous savons que les perturbations humaines constituent l'un des déterminants les plus importants de la dispersion des loups, par exemple

en termes de distance parcourue, de durée et de succès des événements de dispersion (Morales-González et al., 2021 ; Sanz-Pérez et al., 2018).

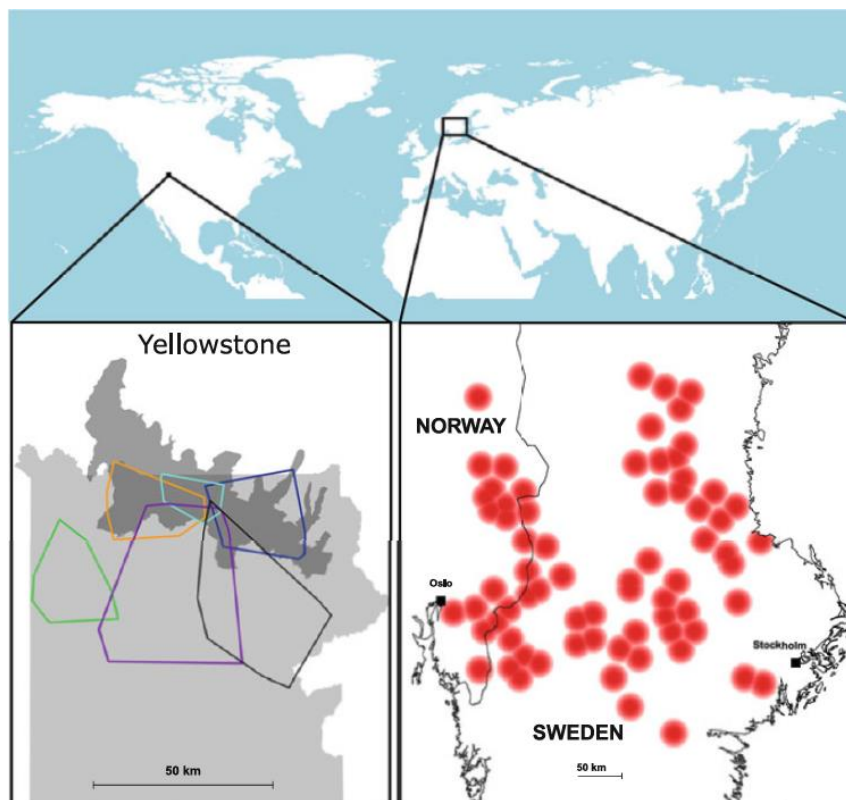
#### 4.7.5. Comparaison des systèmes

La **dynamique sociale** des loups, notamment la complexité des meutes et les schémas de dispersion, est déterminée par un large éventail de facteurs écologiques. Par exemple, les meutes de loups peuvent présenter une plus grande complexité dans les systèmes où la densité de loups ou celle des proies est élevée. Comme mentionné précédemment, la taille de la meute influe sur l'issue des conflits territoriaux, et un plus grand nombre d'individus plus grands et plus âgés facilite probablement la défense du territoire (Cassidy et al., 2015 ; Smith et al., 2015). L'abondance de nourriture dans un système peut également permettre la formation de meutes plus grandes et plus complexes, car la compétition intraspécifique pour la nourriture au sein de la meute, un élément clé qui limite la taille des groupes chez les espèces sociales, peut être atténuée (Peterson & Ciucci, 2003). **Il existe donc certainement d'autres facteurs importants de complexité des meutes, outre la mortalité due à l'homme, qui doivent être pris en compte lors de la comparaison des dynamiques sociales entre les systèmes.**

À titre d'expérience de réflexion, nous pouvons comparer Yellowstone au système Scandinave, tout aussi bien étudié, qui présente des taux plus élevés de mortalité due à l'homme (Fig. 4.12, Encadré 4.2). En Scandinavie, les meutes ont tendance à être simples plutôt que complexes, et aucune observation de plusieurs couples reproducteurs au sein d'une même meute n'a été rapportée (Chapron et al., 2016). En Scandinavie, les nouvelles meutes sont généralement constituées par la réunion de mâles et de femelles solitaires, tandis qu'à Yellowstone, elles se forment couramment par dispersion de groupes (Stahler, Smith, et al., 2020). **De plus, la longévité** des meutes est généralement plus courte en Scandinavie, où les taux de dissolution des couples sont élevés (la probabilité annuelle moyenne de dissolution d'un couple est de 0,32) et où la mortalité due à l'homme joue un rôle clé (Milleret et al., 2017). La mortalité due à l'activité humaine chez les loups de Yellowstone était faible entre 1995 et 2009, et se limitait principalement aux collisions avec des véhicules (Smith et al., 2010), mais elle a augmenté depuis que la chasse au loup a été initiée le long de la limite du parc en 2009 (par exemple, en 2012, environ 12% de la population de loups de Yellowstone a été abattue alors qu'elle s'aventurait hors des limites du parc ; données non publiées du YNP), et a récemment explosé en 2022. L'agressivité intraspécifique est un facteur clé de la mortalité des loups à Yellowstone (Cubaynes et al., 2014), alors qu'il n'existe que des preuves anecdotiques de mortalité induite par des conflits intraspécifiques en Scandinavie (Milleret et al., 2017).

**Cependant**, la Scandinavie présente également des **densités** de loups plus faibles (Liberg et al., 2020 ; Smith et al., 2010) et une base de proies moins diversifiée qu'à Yellowstone, ce qui complique les comparaisons. Pourtant, la densité de loups a augmenté en Scandinavie, et bien que la densité moyenne au sein de l'aire de répartition des loups soit relativement faible, les densités locales réelles varient considérablement et peuvent être élevées dans certaines zones (Encadré 4.2). **Bien que la biomasse de proies disponible soit potentiellement plus faible en Scandinavie, l'accès à la nourriture ne semble pas constituer un facteur limitant pour les loups de cette région, comme en témoignent leurs taux de mise à mort relativement élevés par rapport à d'autres populations de loups** (Sand et al., 2005). Si Yellowstone dispose peut-

être d'une plus grande biomasse de proies sur le terrain, toutes les proies ne sont pas également vulnérables à la prédation ; par exemple, les bisons sont relativement invulnérables, bien que les loups aient de plus en plus commencé à exploiter la biomasse des bisons en se nourrissant de charognes (Tallian, Smith, et al., 2017). La **complexité** des meutes à Yellowstone est également restée relativement stable depuis la réintroduction, malgré une **diminution par quatre** de la population de wapitis, leur principale espèce proie (MacNulty, Stahler, Wyman, et al., 2020 ; Smith, Cassidy, et al., 2020). Bien qu'il soit difficile d'établir des comparaisons directes entre des systèmes exploités et des systèmes relativement protégés présentant des contextes écologiques et historiques variés, nous suggérons que les facteurs naturels déterminant la complexité des meutes pourraient être supplantés par les effets de la mortalité induite par l'homme, un autre sujet qui mérite d'être approfondi.



**Fig. 4.12.** Les systèmes étudiés dans le parc national de Yellowstone, aux États-Unis, et en Scandinavie (Suède et Norvège), tels que mentionnés dans l'encadré 4.2, avec des encadrés présentant un exemple de répartition des meutes de loups dans chaque système en 2019 (Smith, Stahler et al., 2020 ; Wabakken et al., 2020)

**Encadré 4.2.** Comparaison entre les impacts humains (A) et l'écologie et la démographie des loups (B) dans le parc national de Yellowstone et en Scandinavie. Les statistiques concernant Yellowstone sont calculées à l'échelle de l'ensemble du parc, sauf mention contraire (NR) pour la Northern Range, et dans l'aire de répartition des loups en Scandinavie. La densité des loups a été estimée comme la densité moyenne entre 1997 et 2020 à Yellowstone et calculée pour 2018/2019 en Scandinavie. À noter que la proportion de louveteaux est basée sur le nombre de louveteaux nés à Yellowstone et sur la proportion estimée de louveteaux au sein de la population en Scandinavie

	Yellowstone National Park	Scandinavia	Citation
<i>(A) Human impacts</i>			
Area type	Protected area (but wolves do range outside the park)	Largely unprotected area (but includes some protected areas)	
Human density	0.40 residents per km <sup>2</sup> (25.6–105 tourists per km <sup>2</sup> )	10–132 residents per km <sup>2</sup>	<a href="http://www.nps.gov/yell">www.nps.gov/yell</a> ; Wikenros et al. (2020)
Road density	0.06 km/km <sup>2</sup> paved roads 0.03 km/km <sup>2</sup> unpaved roads	0.19 km/km <sup>2</sup> paved roads 0.88 km/km <sup>2</sup> unpaved roads	<a href="http://www.nps.gov/yell">www.nps.gov/yell</a> ; Zimmermann et al. (2014)
Rate of harvest (legal and illegal)	0–12% (0% before 2009; after 2009 mean 2–3% ranging up to 12%)	5–15% (legal harvest) 15–24% (“potential” illegal harvest) (measured independently 2010–2016)	Liberg et al. (2020); Smith, Cassidy, et al. (2020)
<i>(B) Wolf ecology and demography</i>			
Wolf density	13.0 wolves per 1000 km <sup>2</sup> 40.4 wolves per 1000 km <sup>2</sup> (NR)	1.6 wolves per 1000 km <sup>2</sup> range 0–28.6 per 1000 km <sup>2</sup>	Bischof et al. (2020); Smith, Stahler, et al. (2020)
Mean pack size	Mean = 10.7 (range 2–37)	Mean = 5.6 (range 2–12)	Chapron et al. (2016); Smith, Cassidy, et al. (2020); Svensson et al. (2019)
Main prey type	Primary = elk ( <i>Cervus elaphus</i> ) (secondary = bison ( <i>Bison bison</i> ) and deer ( <i>Odocoileus</i> spp.))	Primary = moose ( <i>Alces alces</i> ) (secondary = roe deer ( <i>Capreolus capreolus</i> ))	
Hunting success	Elk 24% (bison 4%)	Moose 43% (roe deer 47%)	MacNulty (2002); Wikenros et al. (2009)
Composition of pack	Complex (breeding pair + pups/yearlings/subadults/adults/secondary relatives/unrelated individuals) (plural breeding)	Simple (breeding pair + pups/yearlings; 10–30% of pups stay a second year) (nonplural breeding)	Fig. 4.10, Wikenros et al. (2014)
Intraspecific aggression	High (37% of natural mortality)	Low (anecdotal evidence)	Cubaynes et al. (2014); Milleret et al. (2017)

(continued)

Pack formation	Majority group dispersal and reformation (83%) (only 14% packs formed by single male and female coming together)	Majority single male and single female union (territory establishment by two single wolves or joining a pack with missing breeder)	Milleret et al. (2017); Sanz-Pérez et al. (2018); Stahler, Smith, et al. (2020); Wabakken et al. (2001)
Dispersal	Male-biased (equal between sexes early after reintroduction, then became heavily male-biased) (dispersers older, e.g., > 50% were older 1–3 years old)	Equal dispersal (76% disperse as pups, 24% stayed at least until 2 years old)	Nordli (2018); Smith, Cassidy, et al. (2020)
Population structure (proportion pups)	Pups (45%) (1997–2000) Pups (31%) (2001–2009) Pups (34%) (2010–2020)	Pups (42.4%) (2003–2015)	Yellowstone Wolf Project Annual Reports 1997–2020; Chapron et al. (2016)

Si la grande variation de la taille et de la composition des meutes de loups est fonction de divers facteurs écologiques, pour les loups vivant dans des paysages anthropiques, ces dynamiques sont également susceptibles d'être influencées par la pression humaine. Ceci est important car la composition (c'est-à-dire la structure d'âge, le rapport des sexes, les liens de parenté et le système d'accouplement) de la meute peut avoir un effet plus important sur l'écologie des loups que le simple nombre brut d'individus. Comme mentionné précédemment, le succès de la chasse aux grands ongulés était lié à l'âge des mâles adultes et non à la taille du groupe de chasse en Scandinavie (Sand et al., 2006b) ; **cependant**, à Yellowstone, la taille du groupe était clairement un facteur clé déterminant l'issue de la chasse (MacNulty et al., 2012, 2014). Il est également probable que l'âge et le statut social des loups abattus jouent un rôle clé dans le fonctionnement et la dissolution de la meute. Des recherches menées en Alaska, par exemple, suggèrent que les meutes avaient 1,6 fois plus de chances de persister après la perte d'un reproducteur due à des causes naturelles qu'à des causes anthropiques (Borg et al., 2015). **Ainsi**, l'élimination des reproducteurs par l'homme a plus de chances d'entraîner la dissolution de la meute, une réduction de la taille de la meute (en raison d'un événement de reproduction manqué) et une perte potentielle de territoire (Brainerd et al., 2008). **De plus**, lorsque des mâles en âge de procréer sont éliminés, ce sont les chasseurs les plus efficaces qui sont retirés de la meute, ce qui a des implications tant sur le succès de la chasse que sur la défense du territoire (Cassidy et al., 2017 ; MacNulty, Smith, Mech et al., 2009).

Les meutes constituant l'unité fonctionnelle des populations de loups (Mech & Peterson, 2003), la modification de leur structure sociale peut affecter, entre autres, leur efficacité de chasse et leurs effets relatifs au sein d'un écosystème. Dans une étude sur le dingo (*Canis lupus dingo*), Wallach et al. (2009, p. 7) ont déclaré que « c'est la meute qui est le prédateur au sommet de la chaîne alimentaire, et non le dingo individuel. Sans la meute, un dingo est fonctionnellement équivalent à un grand renard ». Un parallèle similaire peut être établi pour les loups, qui comptent sur la force de la meute pour chasser de grandes proies (MacNulty

et al., 2014). De nombreuses populations de loups, ainsi que d'autres grands carnivores, sont gérées par des mesures de contrôle létales et la chasse illégale est également très courante, ce qui peut réduire la taille des meutes et altérer la **stabilité sociale**, affectant ainsi la conservation de l'espèce et sa fonction écologique (Fernández-Gil et al., 2016, 2020 ; Milleret et al., 2017 ; Ordiz et al., 2013, 2021 ; Sells et al., 2022 ; Wallach et al., 2009). **De plus**, les modifications de comportement dues à une mortalité constante induite par l'homme peuvent accroître les risques de comportements d'affiliation et de croisements avec des chiens dans les zones dominées par l'homme où les chiens en liberté sont largement plus nombreux que les loups (Hindrikson et al., 2017 ; Salvatori et al., 2020).

#### 4.8. Conclusions

Les loups gris étaient autrefois présents sur la majeure partie de l'hémisphère nord (Mech, 1970 ; Paquet & Carbyn, 2003 ; Young & Goldman, 1944). À l'instar de nombreux grands mammifères, y compris d'autres grands carnivores sociaux, l'aire de répartition du loup a été fortement réduite au cours des derniers siècles en raison de la persécution humaine (Morrison et al., 2007). Bien que les loups soient une espèce très adaptable, ils ont été délibérément exterminés dans de nombreuses parties de leur aire de répartition d'origine jusqu'à la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle (Boitani, 2003). Depuis le début des années 1970, les loups se rétablissent naturellement et étendent leur aire de répartition dans de nombreux pays Européens, en raison d'un exode rural marqué vers les villes, d'une évolution des valeurs sociétales et d'efforts de conservation généralisés (Charon et al., 2014). **Néanmoins**, l'expansion des populations de loups est encore entravée par des mesures de gestion létales et d'autres causes de mortalité d'origine humaine dans de nombreux pays (Ordiz et al., 2015 ; Quevedo et al., 2018 ; Ripple et al., 2014 ; Sunde et al., 2021).

La capacité d'adaptation des loups gris et l'atténuation de la pression humaine, telles que les changements récents dans les densités de population humaine et les niveaux de tolérance, ont facilité leur rétablissement partiel dans certains paysages dominés et modifiés par l'homme (Cimatti et al., 2021). Dans ces paysages, cependant, les loups sont exposés à de profondes altérations anthropiques, historiques et actuelles, de leur milieu écologique et sont constamment confrontés à divers impacts humains directs et indirects qui affectent leur écologie, leur conservation et leur évolution (Ciucci et al., 2020 ; Ordiz et al., 2013).

Les loups sont souvent considérés comme une espèce résiliente, ce qui signifie que l'on peut chasser et prélever sur leur population et que leurs effectifs se rétabliront rapidement. Par exemple, l'hypothèse selon laquelle les loups peuvent supporter une exploitation annuelle d'environ 30% sans que cela n'entraîne de déclin de leur population (Fuller, 1989 ; Fuller et al., 2003) a été largement acceptée par les gestionnaires dans les paysages où l'empreinte humaine est plus intense ; par exemple, dans certains pays Européens (Quevedo et al., 2018). Pourtant, nous ne disposons que d'une vision émergente de la manière dont les humains affectent la socialité des loups, et de ce que cela signifie pour les loups et les écosystèmes dans lesquels ils vivent.

**En effet**, si le nombre de loups peut être un paramètre démographique résilient, la composition de leur meute et leur dynamique sociale sont probablement plus fragiles. Ceci est important car, comme nous l'avons vu tout au long de ce chapitre, les changements dans

la taille et la composition des meutes peuvent avoir des répercussions sur tout, depuis la capacité d'une meute à chasser avec succès ses proies, à élever ses petits et à défendre son territoire, jusqu'à la dynamique et l'écologie globales de la population, ainsi que leurs effets en cascade au sein d'un écosystème. **De plus**, les effets anthropiques sur le comportement des loups, la composition des meutes et la dynamique sociale ont également d'importantes implications en matière de gestion. **Hayes et al. (1991), par exemple, ont constaté que les taux de prédation sur les ongulés étaient plus élevés chez les couples en phase de colonisation, ainsi que chez les meutes dont les effectifs avaient été fortement réduits par la chasse.** Notre compréhension croissante de la culture animale, c'est-à-dire des informations et des comportements partagés avec les congénères par l'apprentissage social, suggère que la culture peut influencer le comportement animal, l'utilisation de l'habitat, la structure de la population et l'évolution (Brakes et al., 2019). Identifier, comprendre et prendre en compte les cultures animales est donc essentiel pour définir des objectifs de gestion et de conservation efficaces (Brakes et al., 2021).

La réalité est qu'il existe très peu de populations de loups dans le monde qui ne soient pas influencées par une forme ou une autre de perturbation humaine, qu'il s'agisse simplement de loups vivant dans des paysages anthropisés ou de populations de loups soumises à une régulation par une chasse intensive. Nous en savons encore très peu sur la manière dont les humains affectent la dynamique sociale et la culture des loups, en partie parce que ce sujet est difficile à étudier, et en partie parce qu'il reste peu d'écosystèmes intacts permettant de comparer les cultures des loups à travers différents degrés de perturbation humaine. Tout cela soulève deux questions : **(1)** dans quelle mesure l'écologie et le comportement des loups dans les populations fortement exploitées s'écartent-ils de ceux vivant dans des conditions plus intactes ? En d'autres termes, la dynamique sociale de référence et le rôle écologique nominal des loups peuvent-ils se matérialiser au sein des populations exploitées si celles-ci sont constamment maintenues dans la phase de « réimplantation » de leur cycle de vie ? **Ensuite, (2)** la conservation consiste-t-elle à préserver la simple présence des loups (c'est-à-dire une image de nature sauvage) et à viser certaines tailles de population, ou devrions-nous plutôt viser à préserver l'intégrité de traits sociaux et comportementaux plus subtils, mais fondamentaux, et les utiliser pour évaluer nos résultats en matière de conservation (Brakes et al., 2019, 2021) ?

## References

- Almberg, E. S., Cross, P. C., Dobson, A. P., Smith, D. W., Metz, M. C., Stahler, D. R., & Hudson, P. J. (2015). Social living mitigates the costs of a chronic illness in a cooperative carnivore. *Ecology Letters*, *18*, 660–667.
- Ambarli, H., Ertürk, A., & Soyumert, A. (2016). Current status, distribution, and conservation of brown bear (*Ursidae*) and wild canids (gray wolf, golden jackal, and red fox; *Canidae*) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, *40*, 944–956.
- Ausilio, G., Sand, H., Månsson, J., Mathisen, K. M., & Wikenros, C. (2021). Ecological effects of wolves in anthropogenic landscapes: the potential for trophic cascades is context-dependent. *Frontiers In Ecology And Evolution*, *8*, 481.
- Ballard, W. B., Ayres, L. A., Krausman, P. R., Reed, D. J. & Fancy, S. G. (1997). Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in Northwest Alaska. *Wildlife Monographs*, 3–47.
- Ballard, W. B., Whitman, J. S., & Gardner, C. L. (1987). Ecology of an exploited wolf population in South-Central Alaska. *Wildlife Monographs*, *98*, 3–54.
- Barber-Meyer, S. M., Mech, L. D., Newton, W. E., & Borg, B. L. (2016). Differential wolf-pack-size persistence and the role of risk when hunting dangerous prey. *Behaviour*, *153*, 1473–1487.
- Becker, M. S., Garrott, R. A., White, P. J., Gower, C. N., Bergman, E. J., & Jaffe, R. (2009). Wolf prey selection in an elk-bison system: Choice or circumstance? In R. A. Garrott, P. J. White, & F. G. Watson (Eds.), *The ecology of large mammals in Central Yellowstone: Sixteen years of integrated field studies*. Elsevier.
- Benson, J. F., & Patterson, B. R. (2015). Spatial overlap, proximity, and habitat use of individual wolves within the same packs. *Wildlife Society Bulletin*, *39*, 31–40.
- Bergerud, A. (1985). Antipredator strategies of caribou: Dispersion along shorelines. *Canadian Journal of Zoology*, *63*, 1324–1329.
- Bergerud, A., Butler, H., & Miller, D. (1984). Antipredator tactics of calving caribou: Dispersion in mountains. *Canadian Journal of Zoology*, *62*, 1566–1575.
- Bergstrom, C., Bronstein, J., Bshary, R., Connor, R., Daly, M., Frank, S., Gintis, H., Keller, L., Leimar, O., & Noe, R. (2003). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. MIT Press.
- Bischof, R., Milleret, C., Dupont, P., Chipperfield, J., Tourani, M., Ordiz, A., de Valpine, P., Turek, D., Royle, J. A., Gimenez, O., Flagstad, Ø., Åkesson, M., Svensson, L., Brøseth, H., & Kindberg, J. (2020). Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(48), 30531–30538.
- Boitani, L. (2003). Wolf conservation and recovery. In D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology and conservation*. University of Chicago Press.
- Borg, B. L., Brainerd, S. M., Meier, T. J., & Prugh, L. R. (2015). Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid. *Journal of Animal Ecology*, *84*, 177–187.
- Boyce, M. S. (2018). Wolves for Yellowstone: Dynamics in time and space. *Journal of Mammalogy*, *99*, 1021–1031.
- Brainerd, S. M., Andrén, H., Bangs, E. E., Bradley, E. H., Fontaine, J. A., Hall, W., Iliopoulos, Y., Jimenez, M. D., Jozwiak, E. A., & Liberg, O. (2008). The effects of breeder loss on wolves. *The Journal of Wildlife Management*, *72*, 89–98.

- Brakes, P., Carroll, E. L., Dall, S. R., Keith, S. A., McGregor, P. K., Mesnick, S. L., Noad, M. J., Rendell, L., Robbins, M. M., & Rutz, C. (2021). A deepening understanding of animal culture suggests lessons for conservation. *Proceedings of The Royal Society B*, 288, 20202718.
- Brakes, P., Dall, S. R., Aplin, L. M., Bearhop, S., Carroll, E. L., Ciucci, P., Fishlock, V., Ford, J. K., Garland, E. C., & Keith, S. A. (2019). Animal cultures matter for conservation. *Science*, 363, 1032–1034.
- Bromham, L. (2011). The genome as a life-history character: Why rate of molecular evolution varies between mammal species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2503–2513.
- Carbone, C., Du Toit, J. T., & Gordon, I. J. (1997). Feeding success in African wild dogs: Does kleptoparasitism by spotted hyenas influence hunting group size? *Journal of Animal Ecology*, 66, 318–326.
- Carbyn, L. N. (1983). Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *The Journal of Wildlife Management*, 47, 963–976.
- Carbyn, L. N., Oosenbrug, S. & Anions, D. 1993. *Wolves, bison and the dynamics related to the Peace-Athabaska Delta in Canada's Wood Buffalo National Park*, Circumpolar Research Series Number 4; Canadian Circumpolar Institute.
- Carbyn, L. N., & Trottier, T. (1987). Responses of bison on their calving grounds to predation by wolves in Wood Buffalo National Park. *Canadian Journal of Zoology*, 65, 2072–2078.
- Carbyn, L. N., & Trottier, T. (1988). Descriptions of wolf attacks on bison calves in Wood Buffalo National Park. *Arctic*, 41, 297–302.
- Caro, T. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. The University of Chicago Press.
- Caro, T. M. (1994). Ungulate antipredator behaviour: Preliminary and comparative data from African bovids. *Behaviour*, 128, 189–228.
- Cassidy, K. A., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Smith, D. W., & Mech, L. D. (2015). Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park. *Behavioral Ecology*, 26, 1352–1360.
- Cassidy, K. A., Mech, L. D., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., & Smith, D. W. (2017). Sexually dimorphic aggression indicates male gray wolves specialize in pack defense against conspecific groups. *Behavioural Processes*, 136, 64–72.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., Von Arx, M., Huber, D., Andren, H., et al. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346, 1517–1519.
- Chapron, G., Wikenros, C., Liberg, O., Wabakken, P., Flagstad, Ø., Milleret, C., Månsson, J., Svensson, L., Zimmermann, B., & Åkesson, M. (2016). Estimating wolf (*Canis Lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecological Modelling*, 339, 33–44.
- Cimatti, M., Ranc, N., Benítez-López, A., Maiorano, L., Boitani, L., Cagnacci, F., Čengić, M., Ciucci, P., Huijbregts, M. A., Krofel, M., & López-Bao, J. V. (2021). Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. *Diversity and Distributions*, 27, 602–617.
- Ciucci, P., Artoni, L., Crispino, F., Tosoni, E., & Boitani, L. (2018). Inter-pack, seasonal and annual variation in prey consumed by wolves in Pollino National Park, Southern Italy. *European Journal of Wildlife Research*, 64, 1–16.
- Ciucci, P., Boitani, L., Falco, M., & Maiorano, L. (2018). Hierarchical, multi-grain rendezvous site selection by wolves in Southern Italy. *The Journal of Wildlife Management*, 82, 1049–1061.
- Ciucci, P., Boitani, L., Francisci, F., & Andreoli, G. (1997). Home range, activity and movements of a wolf pack in Central Italy. *Journal of Zoology*, 243, 803–819.
- Ciucci, P., Mancinelli, S., Boitani, L., Gallo, O., & Grotoli, L. (2020). Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: Insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. *Global Ecology and Conservation*, 21, E00841.
- Clutton-Brock, T. (2002). Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296, 69–72.

- Cubaynes, S., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Quimby, K. A., Smith, D. W., & Coulson, T. (2014). Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in Northern Yellowstone Wolves (*Canis Lupus*). *Journal of Animal Ecology*, *83*, 1344–1356.
- Cusack, J. J., Kohl, M. T., Metz, M. C., Coulson, T., Stahler, D. R., Smith, D. W., & MacNulty, D. R. (2020). Weak spatiotemporal response of prey to predation risk in a freely interacting system. *Journal of Animal Ecology*, *89*, 120–131.
- Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M., & Reimchen, T. E. (2015). The unique ecology of human predators. *Science*, *349*, 858–860.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences*, *205*, 489–511.
- Delgiudice, G. D. (1998). Surplus killing of white-tailed deer by wolves in Northcentral Minnesota. *Journal of Mammalogy*, *79*, 227–235.
- Demma, D. J., & Mech, L. D. (2009). Wolf use of summer territory in Northeastern Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, *73*, 380–384.
- Dickie, M., Serrouya, R., Mcnay, R. S., & Boutin, S. (2017). Faster and farther: Wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *Journal of Applied Ecology*, *54*, 253–263.
- Fernández-Gil, A., Naves, J., Ordiz, A., Quevedo, M., Revilla, E., & Delibes, M. (2016). Conflict misleads large carnivore management and conservation: Brown bears and wolves in Spain. *PLoS One*, *11*, E0151541.
- Fernández-Gil, A., Quevedo, M., Barrientos, L. M., Nuño, A., Naves, J., De Gabriel, M., Ordiz, A., & Revilla, E. (2020). Pack size in humanized landscapes: The Iberian wolf population. *Wildlife Biology*, *2020*(2), 1–9.
- Fortin, D., Fortin, M., Beyer, H. L., Duchesne, T., Courant, S., & Dancose, K. (2009). Group-size-mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology*, *90*, 2480–2490.
- Fritts, S. H., Paul, W. J., Mech, D., & Scott, D. P. (1992). *Trends and management of wolf-livestock conflicts in Minnesota*. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Fritts, S. H., Stephenson, R. O., Hayes, R. D., & Boitani, L. (2003). Wolves and humans. In L. D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Fryxell, J. M., Greever, J., & Sinclair, A. (1988). Why are migratory ungulates so abundant? *The American Naturalist*, *131*, 781–798.
- Fuller, T., Mech, D., & Cochrane, J. (2003). Wolf population dynamics. In D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Fuller, T. K. (1989). Population dynamics of wolves in North-Central Minnesota. *Wildlife Monographs*, *3*–41.
- Fuller, W. A., & Novakowski, N. S. (1955). Wolf control operations, Wood Buffalo National Park, 1951-1952. *Canada, Wildlife Management Bulletin Series*, *1*(11), 1–20.
- Gable, T. D., Stanger, T., Windels, S. K., & Bump, J. K. (2018). Do wolves ambush beavers? Video evidence for higher-order hunting strategies. *Ecosphere*, *9*, E02159.
- Gable, T. D., Windels, S. K., & Bruggink, J. G. (2017). Estimating biomass of berries consumed by gray wolves. *Wildlife Society Bulletin*, *41*, 129–131.
- Gaillard, J., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N., Loison, A., & Toigo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *31*, 367–393.
- Gaillard, J., Lemaitre, J., Berger, V., Bonenfant, C., Devillard, S., Douhard, M., Gamelon, M., Plard, F., & Lebreton, J. (2016). Axes of variation in life histories. In R. Kliman (Ed.), *Encyclopedia of evolutionary biology*. Academic Press.
- Galtier, N., Blier, P., & Nabholz, B. (2009). Inverse relationship between longevity and evolutionary rate of mitochondrial proteins in mammals and birds. *Mitochondrion*, *9*, 51–57.

- Gamelon, M., Gimenez, O., Baubet, E., Coulson, T., Tuljapurkar, S., & Gaillard, J. M. (2014). Influence of life-history tactics on transient dynamics: A comparative analysis across mammalian populations. *American Naturalist*, *184*, 673–683.
- Garrott, R. A., Bruggeman, J. E., Becker, M. S., Kalinowski, S., & White, P. J. (2007). Evaluating prey switching in wolf-ungulate systems. *Ecological Applications*, *17*, 1588–1597.
- Gervasi, V., Sand, H., Zimmermann, B., Mattisson, J., Wabakken, P., & Linnell, J. D. (2013). Decomposing risk landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecological Applications*, *23*, 1722–1734.
- Gicquel, M., Sand, H., Månsson, J., Wallgren, M., & Wikenros, C. (2020). Does recolonization of wolves affect moose browsing damage on young Scots pine? *Forest Ecology and Management*, *473*, 118298.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, *28*, 1140–1162.
- Haber, G. C. (1996). Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology*, *10*, 1068–1081.
- Harvey, L., & Fortin, D. (2013). Spatial heterogeneity in the strength of plant-herbivore interactions under predation risk: The tale of bison foraging in wolf country. *PLoS One*, *8*, E73324.
- Hayes, R. D., Baer, A. M., & Larsen, D. G. (1991). Population dynamics and prey relationships of an exploited and recovering wolf population in the Southern Yukon. *Final report Tr-91-1*. Yukon Territory, Canada.
- Hayes, R. D., Baer, A. M., Wotschikowsky, U., & Harestad, A. S. (2000). Kill rate by wolves on moose in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology*, *78*, 49–59.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., & McDonald, T. (2005). Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos*, *111*, 101–111.
- Hebblewhite, M., White, C. A., Nietvelt, C. G., Mckenzie, J. A., Hurd, T. E., Fryxell, J. M., Bayley, S. E., & Paquet, P. C. (2005). Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, *86*, 2135–2144.
- Hindrikson, M., Remm, J., Pilot, M., Godinho, R., Stronen, A. V., Baltrūnaitė, L., Czarnomska, S. D., Leonard, J. A., Randi, E., & Nowak, C. (2017). Wolf population genetics in Europe: A systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biological Reviews*, *92*, 1601–1629.
- Homkes, A. T., Gable, T. D., Windels, S. K., & Bump, J. K. (2020). Berry important? Wolf provisions pups with berries in Northern Minnesota. *Wildlife Society Bulletin*, *44*, 221–223.
- Hoy, S. R., MacNulty, D. R., Metz, M. C., Smith, D. W., Stahler, D. R., Peterson, R. O., & Vucetich, J. A. (2021). Negative frequency-dependent prey selection by wolves and its implications on predator-prey dynamics. *Animal Behaviour*, *179*, 247–265.
- Huggard, D. J. (1993). Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *The Journal of Wildlife Management*, *57*, 382–388.
- Ims, R. A. (1990). The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology & Evolution*, *5*, 135–140.
- IUCN. (2019). *The IUCN Red List of Threatened Species Version 6.2*. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded On 2 July 2021.
- IUCN. (2020). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1*. <https://www.iucnredlist.org>.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewski, B., & Okarma, H. (2001). Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis Lupus*) in Białowieża primeval forest in Poland. *Canadian Journal of Zoology*, *79*, 1993–2004.
- Jedrzejewski, W. O., Niedziałkowska, M., Hayward, M. W., Goszczyński, J., Jedrzejewski, B. A., Borowik, T., Bartoń, K. A., Nowak, S., Harmuszkiewicz, J., Juszczak, A., Kalamarz, T., Kloch, A., Koniuch, J., Kotiuk, K., Mysłajek, R. W., Nędzyńska, M., Olczyk, A., Teleon, M., & Wojtulewicz, M. (2012). Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *Journal of Mammalogy*, *93*, 1480–1492.

- Jimenez, M. D., Bangs, E. E., Boyd, D. K., Smith, D. W., Becker, S. A., Ausband, D. E., Woodruff, S. P., Bradley, E. H., Holyan, J., & Laudon, K. (2017). Wolf dispersal in the rocky mountains, Western United States: 1993-2008. *Journal of Wildlife Management*, 81, 581–592.
- Kaartinen, S., Kojola, I., & Colpaert, A. (2005). Finnish wolves avoid roads and settlements. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 523–532.
- Kelsall, J. P. (1968). *The migratory Barren-ground Caribou of Canada*. Queen's Printer.
- Kohl, M. T., Ruth, T. K., Metz, M. C., Stahler, D. R., Smith, D. W., White, P., & MacNulty, D. R. (2019). Do prey select for vacant hunting domains to minimize a multi-predator threat? *Ecology Letters*, 22, 1724–1733.
- Kohl, M. T., Stahler, D. R., Metz, M. C., Forester, J. D., Kauffman, M. J., Varley, N., White, P. J., Smith, D. W., & MacNulty, D. R. (2018). Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecological Monographs*, 88(4), 638–652.
- Kunkel, K., & Pletscher, D. H. (2001). Winter hunting patterns of wolves in and near Glacier National Park, Montana. *The Journal of Wildlife Management*, 520–530.
- Kunkel, K. E., & Pletscher, D. H. (2000). Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in Southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 150–157.
- Lampe, M., Bräuer, J., Kaminski, J., & Virányi, Z. (2017). The effects of domestication and ontogeny on cognition in dogs and wolves. *Scientific Reports*, 7, 1–8.
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., Boyce, M. S., & Boutin, S. (2011). Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on Woodland Caribou in Northeastern Alberta. *Ecological Applications*, 21, 2854–2865.
- Liberg, O., Suutarinen, J., Åkesson, M., Andrén, H., Wabakken, P., Wikenros, C., & Sand, H. (2020). Poaching-related disappearance rate of wolves in Sweden was positively related to population size and negatively to legal culling. *Biological Conservation*, 243, 108456.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 619–640.
- Lodberg-Holm, H. K., Teglas, B. S., Tyers, D. B., Jimenez, M. D., & Smith, D. W. (2021). Spatial and temporal variability in summer diet of gray wolves (*Canis Lupus*) in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Journal of Mammalogy*, 102, 1030–1041.
- Lowrey, B., Elbroch, L. M., & Broberg, L. (2016). Is individual prey selection driven by chance or choice? A case study in cougars (*Puma concolor*). *Mammal Research*, 61, 353–359.
- Macdonald, D., Boitani, L., & Barrasso, P. (1980). Foxes, wolves and conservation in the Abruzzo Mountains. In E. Zimen (Ed.), *The red fox*. Springer.
- MacNulty, D. R. (2002). *The predatory sequence and the influence of injury risk on hunting behavior in the wolf*. Master of Science, The University of Minnesota.
- MacNulty, D. R., Mech, L. D., & Smith, D. W. (2007). A proposed ethogram of large-carnivore predatory behavior, exemplified by the wolf. *Journal of Mammalogy*, 88, 595–605.
- MacNulty, D. R., Smith, D. W., Mech, L. D., & Eberly, L. E. (2009). Body size and predatory performance in wolves: Is bigger better? *Journal of Animal Ecology*, 78, 532–539.
- MacNulty, D. R., Smith, D. W., Mech, L. D., Vucetich, J. A., & Packer, C. (2012). Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk. *Behavioral Ecology*, 23, 75–82.
- MacNulty, D. R., Smith, D. W., Vucetich, J. A., Mech, L. D., Stahler, D. R., & Packer, C. (2009). Predatory senescence in ageing wolves. *Ecology Letters*, 12, 1347–1356.
- MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Coulson, T., & Smith, D. W. (2020). Essential biology of the wolf: Foundations and advances. In D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. R. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park*. University of Chicago Press.
- MacNulty, D. R., Stahler, D. R., & Smith, D. W. (2020). Limits to wolf predatory performance. In D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. R. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park*. University of Chicago Press.
- MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Wyman, T., Ruprecht, J., Smith, L. M., Kohl, M. T., & Smith, D. W. (2020). Population dynamics of Northern Yellowstone elk after wolf reintroduction. In

- D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. R. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves*. University of Chicago Press.
- MacNulty, D. R., Tallian, A., Stahler, D. R., & Smith, D. W. (2014). Influence of group size on the success of wolves hunting bison. *PLoS One*, *9*, E112884.
- Mancinelli, S., Boitani, L., & Ciucci, P. (2018). Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis Lupus*) population in the Central Apennines, Italy. *Canadian Journal of Zoology*, *96*, 828–838.
- Mancinelli, S., Falco, M., Boitani, L., & Ciucci, P. (2019). Social, behavioural and temporal components of wolf (*Canis lupus*) responses to anthropogenic landscape features in the Central Apennines, Italy. *Journal of Zoology*, *309*, 114–124.
- Mao, J. S., Boyce, M. S., Smith, D. W., Singer, F. J., Vales, D. J., Vore, J. M., & Merrill, E. H. (2005). Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management*, *69*, 1691–1707.
- Marino, A., Braschi, C., Ricci, S., Salvatori, V., & Ciucci, P. (2016). Ex post and insurance-based compensation fail to increase tolerance for wolves in semi-agricultural landscapes of Central Italy. *European Journal of Wildlife Research*, *62*, 227–240.
- Markham, A. C., Gesquiere, L. R., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2015). Optimal group size in a highly social mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*, 14882–14887.
- Martin, H. W., Mech, L., Fieberg, J., Metz, M., MacNulty, D., Stahler, D., & Smith, D. (2018). Factors affecting gray wolf (*Canis lupus*) encounter rate with elk (*Cervus elaphus*) in Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Zoology*, *96*, 1032–1042.
- Mech, D. (1970). *The wolf: The ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press.
- Mech, D., Adams, L., Meier, T., Burch, J., & Dale, B. W. (1998). *The wolves of Denali*. University of Minnesota Press.
- Mech, L., & Boitani, L. (2003). Wolf social ecology. In L. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology and conservation*. University Chicago Press.
- Mech, L. D. (1966). Hunting behavior of timber wolves in Minnesota. *Journal of Mammalogy*, *47*, 347–348.
- Mech, L. D. (1988). Longevity in wild wolves. *Journal of Mammalogy*, *69*, 197–198.
- Mech, L. D. (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology*, *77*, 1196–1203.
- Mech, L. D. (2006). Estimated age structure of wolves in Northeastern Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, *70*, 1481–1483.
- Mech, L. D. (2007). Possible use of foresight, understanding, and planning by wolves hunting musk oxen. *Arctic*, *60*, 145–149.
- Mech, L. D., Barber-Meyer, S. M., & Erb, J. (2016). Wolf (*Canis lupus*) generation time and proportion of current breeding females by age. *PLoS One*, *11*, E0156682.
- Mech, L. D., & Korb, M. (1978). An unusually long pursuit of a deer by a wolf. *Journal of Mammalogy*, *59*, 860–861.
- Mech, L. D., & Peterson, R. O. (2003). Wolf-prey relations. In L. D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology and conservation*. The University of Chicago Press.
- Mech, L. D., & Seal, U. S. (1987). Premature reproductive activity in wild wolves. *Journal of Mammalogy*, *68*, 871–873.
- Mech, L. D., Smith, D. W., & MacNulty, D. R. (2015). *Wolves on the hunt: The behavior of wolves hunting wild prey*. University of Chicago Press.
- Metz, M. C., Emlen, D. J., Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Smith, D. W., & Hebblewhite, M. (2018). Predation shapes the evolutionary traits of cervid weapons. *Nature Ecology & Evolution*, *2*, 1619–1625.
- Metz, M. C., Hebblewhite, M., Smith, D. W., Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Tallian, A., & Vucetich, J. A. (2020). What wolves eat and why. In D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. R. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park*. University of Chicago Press.

- Metz, M. C., Smith, D. W., Vucetich, J. A., Stahler, D. R., & Peterson, R. O. (2012). Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology*, *81*, 553–563.
- Metz, M. C., Vucetich, J. A., Smith, D. W., Stahler, D. R., & Peterson, R. O. (2011). Effect of sociality and season on gray wolf (*Canis Lupus*) foraging behavior: Implications for estimating summer kill rate. *Plos One*, *6*, E17332.
- Milleret, C. (2021). <https://github.com/Cyril-Milleret/Socialcarnivores> [online].
- Milleret, C., Ordiz, A., Andreassen, H. P., Kindberg, J., Månsson, J., Tallian, A., Wabakken, P., Wikenros, C., Zimmermann, B., Swenson, J. E., & Sand, H. (2018). Habitat segregation between brown bears and gray wolves in a human-dominated landscape. *Ecology and Evolution*, *8*, 11450–11466.
- Milleret, C., Wabakken, P., Liberg, O., Åkesson, M., Flagstad, Ø., Andreassen, H. P., & Sand, H. (2017). Let's stay together? Intrinsic and extrinsic factors involved in pair bond dissolution in a recolonizing wolf population. *Journal of Animal Ecology*, *86*, 43–54.
- Mitchell, W. A. (2009). Multi-behavioral strategies in a predator-prey game: An evolutionary algorithm analysis. *Oikos*, *118*, 1073–1083.
- Mitchell, W. A., & Lima, S. L. (2002). Prey predator-prey shell games large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos*, *99*, 249–259.
- Morales-González, A., Fernández-Gil, A., Quevedo, M., & Revilla, E. (2021). Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*). *Biological Reviews*, *97*(2), 466–480.
- Morrison, J. C., Sechrest, W., Dinerstein, E., Wilcove, D. S., & Lamoreux, J. F. (2007). Persistence of large mammal faunas as indicators of global human impacts. *Journal of Mammalogy*, *88*, 1363–1380.
- Muhly, T. B., Hebblewhite, M., Paton, D., Pitt, J. A., Boyce, M. S., & Musiani, M. (2013). Humans strengthen bottom-up effects and weaken trophic cascades in a terrestrial food web. *PLoS One*, *8*, 1–8.
- Mukherjee, S., & Heithaus, M. R. (2013). Dangerous prey and daring predators: A review. *Biological Reviews*, *88*, 550–563.
- Murdoch, W. (1969). Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs*, *39*, 335–354.
- Murdoch, W., & Oaten, A. (1975). Predation and population stability. *Advances in Ecological Research*, *9*, 1–131.
- Murie, A. 1944. *The wolves of Mount McKinley*, US Government Printing Office.
- Muro, C., Escobedo, R., Spector, L., & Coppinger, R. (2011). Wolf-pack (*Canis lupus*) hunting strategies emerge from simple rules in computational simulations. *Behavioural Processes*, *88*, 192–197.
- Nakamura, M., Rio-Maior, H., Godinho, R., Petrucci-Fonseca, F., & Álvares, F. (2021). Source-sink dynamics promote wolf persistence in human-modified landscapes: Insights from long-term monitoring. *Biological Conservation*, *256*, 109075.
- Nelson, M. E., & Mech, L. D. (1986). Relationship between snow depth and gray wolf predation on white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, *50*, 471–474.
- Newsome, T. M., Boitani, L., Chapron, G., Ciucci, P., Dickman, C. R., Dellinger, J. A., López-Bao, J. V., Peterson, R. O., Shores, C. R., & Wirsing, A. J. (2016). Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review*, *46*, 255–269.
- Newton, E. J., Patterson, B. R., Anderson, M. L., Rodgers, A. R., Vander Vennen, L. M., & Fryxell, J. M. (2017). Compensatory selection for roads over natural linear features by wolves in Northern Ontario: Implications for Caribou conservation. *PLoS One*, *12*, E0186525.
- Nordli, K. T. (2018). *On the way to independence: Ebbing cohesion in Scandinavian wolf family groups*. Masters, Inland Norway University of Applied Sciences.
- Nores, C., Llana, L., & Álvarez, Á. (2008). Wild boar *Sus scrofa* mortality by hunting and wolf *Canis lupus* predation: An example in Northern Spain. *Wildlife Biology*, *14*, 44–51.
- Nudds, T. D. (1978). Convergence of group size strategies by mammalian social carnivores. *The American Naturalist*, *112*, 957–960.

- Oates, B., Merkle, J., Kauffman, M., Dewey, S., Jimenez, M., Vartanian, J., Becker, S., & Goheen, J. (2019). Antipredator response diminishes during periods of resource deficit for a large herbivore. *Ecology*, *100*, E02618.
- Olson, S. F. (1938). Organization and range of the pack. *Ecology*, *19*, 168–170.
- Ordiz, A., Aronsson, M., Persson, J., Støen, O.-G., Swenson, J. E., & Kindberg, J. (2021). Effects of human disturbance on terrestrial apex predators. *Diversity*, *13*, 68.
- Ordiz, A., Bischof, R., & Swenson, J. E. (2013). Saving large carnivores, but losing the apex predator? *Biological Conservation*, *168*, 128–133.
- Ordiz, A., Krofel, M., Milleret, C., Seryodkin, I., Tallian, A., Støen, O., Sivertsen, T., Kindberg, J., Wabakken, P., & Sand, H. (2020). Interspecific interactions between brown bears, ungulates, and other large carnivores. In V. Penteriani & M. Melletti (Eds.), *Bears of the world*. Cambridge University Press.
- Ordiz, A., Milleret, C., Kindberg, J., Månsson, J., Wabakken, P., Swenson, J. E., & Sand, H. (2015). Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia. *Ecosphere*, *6*, 284.
- Ordiz, A., Uzal, A., Milleret, C., Sanz-Pérez, A., Zimmermann, B., Wikenros, C., Wabakken, P., Kindberg, J., Swenson, J. E., & Sand, H. (2020). Wolf habitat selection when sympatric or allopatric with brown bears in Scandinavia. *Scientific Reports*, *10*, 1–11.
- Osada, K., Miyazono, S., & Kashiwayanagi, M. (2015). The scent of wolves: Pyrazine analogs induce avoidance and vigilance behaviors in prey. *Frontiers in Neuroscience*, *9*, 363.
- Packard, J. (2003). Wolf behavior: Reproductive, social and intelligent. In D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology and conservation*. The University of Chicago Press.
- Packard, J. (2019). Wolves. In J. Choe (Ed.), *Encyclopedia of animal behaviour* (2nd ed.). Academic Press.
- Packer, C., & Rutten, L. (1988). The evolution of cooperative hunting. *The American Naturalist*, *132*, 159–198.
- Palmer, M. S., Portales-Reyes, C., Potter, C., Mech, L. D., & Isbell, F. (2021). Behaviorally-mediated trophic cascade attenuated by prey use of risky places at safe times. *Oecologia*, 1–14.
- Paquet, P. C. (1989). *Behavioral ecology of sympatric wolves (Canis lupus) and coyotes (C. latrans) in Riding Mountain National Park, Manitoba*. Phd Dissertation, University of Alberta.
- Paquet, P. C., Alexander, S., Donelon, S., & Callaghan, C. (2010). Influence of anthropogenically modified snow conditions on wolf predatory behaviour. In W. Cressler (Ed.), *The world of wolves: New perspectives on ecology, behaviour, and management*. University of Calgary Press.
- Paquet, P. C., & Carbyn, L. N. (2003). Gray wolf. In G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, & J. A. Chapman (Eds.), *Wild mammals of North America: Biology, management, and conservation* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.
- Peterson, R., & Allen, D. L. (1974). Snow conditions as a parameter in moose-wolf relationships. *Naturaliste Canadien*, *101*, 481–492.
- Peterson, R. O., & Ciucci, P. (2003). The wolf as a carnivore. In L. D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology and conservation*. The University of Chicago Press.
- Peterson, R. O., Jacobs, A. K., Drummer, T. D., Mech, L. D., & Smith, D. W. (2002). Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, *Canis lupus*. *Canadian Journal of Zoology*, *80*, 1405–1412.
- Peterson, R. O., Thomas, N. J., Thurber, J. M., Vucetich, J. A., & Waite, T. A. (1998). Population limitation and the wolves of Isle Royale. *Journal of Mammalogy*, *79*, 828–841.
- Peterson, R. O., Woolington, J. D., & Bailey, T. N. (1984). Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildlife Monographs*, *88*, 3–52.
- Post, E., Peterson, R. O., Stenseth, N. C., & McLaren, B. E. (1999). Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, *401*, 905–907.
- Preisser, E. L., Orrock, J. L., & Schmitz, O. J. (2007). Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology*, *88*, 2744–2751.

- Pusenius, J., Kukko, T., Melin, M., Laaksonen, S., & Kojola, I. (2020). Wolf predation risk and moose movement in Eastern Finland. *Wildlife Biology*. <https://doi.org/10.2981/wlb.00685>
- Quevedo, M., Echegaray, J., Fernández-Gil, A., Leonard, J. A., Naves, J., Ordiz, A., Revilla, E., & Vilà, C. (2018). Lethal management may hinder population recovery in Iberian wolves. *Biodiversity and Conservation*, 28, 415–432.
- Rabb, G. B., Woolpy, J. H., & Ginsburg, B. E. (1967). Social relationships in a group of captive wolves. *American Zoologist*, 7, 305–311.
- Recio, M. R., Sand, H., & Virgós, E. (2020). Promoting grazing or rewilding initiatives against rural exodus? The Return of the wolf and other large carnivores must be considered. *Environmental Conservation*, 47, 269–276.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343, 1241484.
- Salvatori, V., Donfrancesco, V., Trouwborst, A., Boitani, L., Linnell, J., Alvares, F., Akesson, M., Balys, V., Blanco, J., Chiriac, S., Cirovic, D., Groff, C., Guinot-Ghestem, M., Huber, D., Kojola, I., Kusak, J., Kutal, M., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., ... Ciucci, P. (2020). European agreements for nature conservation need to explicitly address wolf-dog hybridisation. *Biological Conservation*, 248, 108525.
- Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C., & Wabakken, P. (2016). Prey selection of Scandinavian wolves: Single large or several small? *PLoS One*, 11, E0168062.
- Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., Johansson, O., Pedersen, H. C., & Liberg, O. (2008). Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: Can we rely on winter estimates? *Oecologia*, 156, 53–64.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., & Liberg, O. (2006a). Cross-continental differences in patterns of predation: Will naive moose in Scandinavia ever learn? *Proceedings: Biological Sciences*, 273, 1421–1427.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., & Liberg, O. (2006b). Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose. *Animal Behaviour*, 72, 781–789.
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andren, H., & Pedersen, H. C. (2005). Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. *Wildlife Society Bulletin*, 33, 914–925.
- Sanz-Pérez, A., Ordiz, A., Sand, H., Swenson, J. E., Wabakken, P., Wikenros, C., Zimmermann, B., Åkesson, M., & Milleret, C. (2018). No place like home? A test of the natal habitat-biased dispersal hypothesis in Scandinavian wolves. *Royal Society Open Science*, 5, 181379.
- Schenkel, R. (1947). Expression studies of wolves. *Behaviour*, 1, 81–129.
- Schmidt, P. A., & Mech, L. D. (1997). Wolf pack size and food acquisition. *American Naturalist*, 150, 513–517.
- Schmitz, O. J. (2005). Behavior of predators and prey and links with population level processes. In P. Barbosa & I. Castellanos (Eds.), *Ecology of predator prey interactions*. Oxford University Press.
- Sells, S., Mitchell, M., Podruzny, K., Ausband, D., Emlen, D. J., Gude, J. A., Smucker, T., Boyd, D. K., & Loonam, K. (2022). Competition, prey, and mortalities influence gray wolf group size. *Journal of Wildlife Management*, 86(3), 1–17.
- Sih, A. (2005). Predator-prey space use as an emergent outcome. In P. Barbosa & I. Castellanos (Eds.), *Ecology of predator prey interactions*. Oxford University Press.
- Simon, R. N., Cherry, S. G., & Fortin, D. (2019). Complex tactics in a dynamic large herbivore-carnivore spatiotemporal game. *Oikos*, 128, 1318–1328.
- Smith, D., Meier, T., Geffen, E., Mech, L. D., Burch, J. W., Adams, L. G., & Wayne, R. K. (1997). Is incest common in gray wolf packs? *Behavioral Ecology*, 8, 384–391.
- Smith, D. W., Bangs, E. E., Oakleaf, J. K., Mack, C., Fontaine, J., Boyd, D., Jimenez, M., Pletscher, D. H., Niemeyer, C. C., & Meier, T. J. (2010). Survival of colonizing wolves in the Northern

- Rocky mountains of the United States, 1982-2004. *The Journal of Wildlife Management*, 74, 620–634.
- Smith, D. W., Cassidy, K. A., Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Harrison, Q., Balmford, B., Stahler, E. E., Brandell, E. E., & Coulson, T. (2020). Population dynamics and demography. In D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. R. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park*. University of Chicago Press.
- Smith, D. W., Mech, L. D., Meagher, M., Clark, W., Jaffe, R., Phillips, M. K., & Mack, J. A. (2000). Wolf-bison interactions in Yellowstone National Park. *Journal of Mammalogy*, 81, 1128–1135.
- Smith, D. W., Metz, M. C., Cassidy, K. A., Stahler, E. E., McIntyre, R. T., Almberg, E. S., & Stahler, D. R. (2015). Infanticide in wolves: Seasonality of mortalities and attacks at dens support evolution of territoriality. *Journal of Mammalogy*, 96, 1174–1183.
- Smith, D. W., Stahler, D. R., Cassidy, K. A., Stahler, E., Metz, M. C., Meyer, C., Rabe, J., Tatton, N., Sunderraj, J., Carroll, L., Jackson, M., Cassidy, B., & Loggers, E. (2020). *Yellowstone National Park Wolf Project Annual Report 2019*. National Park Service, Yellowstone Center For Resources, Yellowstone National Park, Ycr-2020-01.
- Stahler, D., Heinrich, B., & Smith, D. (2002). Common ravens, *Corvus corax*, preferentially associate with grey wolves, *Canis lupus*, as a foraging strategy in winter. *Animal Behaviour*, 64, 283–290.
- Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Wayne, R. K., Vonholdt, B., & Smith, D. W. (2013). The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *Journal of Animal Ecology*, 82, 222–234.
- Stahler, D. R., Smith, D. W., Cassidy, K., Stahler, E., Metz, M. C., McIntyre, R., & MacNulty, D. R. (2020). Ecology of family dynamics in Yellowstone wolf packs. In D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. R. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park*. University of Chicago Press.
- Stahler, D. R., Wilmers, C. C., Tallian, A., Anton, C. B., Metz, M. C., Ruth, T. K., Smith, D. W., Gunther, K. A., & MacNulty, D. R. (2020). Competition and coexistence among Yellowstone's meat eaters. In D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. R. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park*. University of Chicago Press.
- Sunde, P., Collet, S., Nowak, C., Thomsen, P. F., Hansen, M. M., Schulz, B., Matzen, J., Michler, F. U., Vedel-Smith, C., & Olsen, K. (2021). Where have all the young wolves gone? Traffic and cryptic mortality create a wolf population sink in Denmark and northernmost Germany. *Conservation Letters*, 14(5), E12812.
- Svensson, L., Wabakken, P., Maartmann, E., Åkesson, M., Flagstad, Ø., & Hedmark, E. (2019). Inventering av varg vintem 2018-2019.
- Svensson, L., Wabakken, P., Maartmann, E., Cardoso Palacios, C., Flagstad, Ø., & Åkesson, M. (2021). Inventering Av Varg Vintem 2020-2021. Bestandsövervakning Av Ulv Vintem 2020-2021. *Bestandsstatus For Store Rovdyr I Skandinavia*.
- Tallian, A. (2017). *The behavior and ecology of cursorial predators and dangerous prey: Integrating behavioral mechanisms with population-level patterns in large mammal systems*. Phd Dissertation, Utah State University.
- Tallian, A., Ordiz, A., Metz, M. C., Milleret, C., Wikenros, C., Smith, D. W., Stahler, D. R., Kindberg, J., MacNulty, D. R., Wabakken, P., Swenson, J. E., & Sand, H. (2017). Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents. *Proceedings of the Royal Society B*, 284(1848), 20162368.
- Tallian, A., Ordiz, A., Metz, M. C., Zimmermann, B., Wikenros, C., Smith, D. W., Stahler, D. R., Wabakken, P., Swenson, J. E., Sand, H., & Kindberg, J. (2021). Of wolves and bears: Seasonal drivers of interference and exploitation competition between apex predators. *Ecological Monographs*, 92, E1498.
- Tallian, A., Smith, D. W., Stahler, D. R., Metz, M. C., Wallen, R. L., Geremia, C., Ruprecht, J., Wyman, C. T., & MacNulty, D. R. (2017). Predator foraging response to a resurgent dangerous prey. *Functional Ecology*, 31, 1418–1429.

- Thiel, R. P. (1985). Relationship between road densities and wolf habitat suitability in Wisconsin. *American Midland Naturalist*, 113(2), 404–407.
- Thurber, J. M., & Peterson, R. O. (1993). Effects of population-density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. *Journal of Mammalogy*, 74, 879–889.
- Thurber, J. M., Peterson, R. O., Drummer, T. D., & Thomasma, S. A. (1994). Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. *Wildlife Society Bulletin*, 22, 61–68.
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrath, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., Possingham, H. P., Laurance, W. F., Wood, P., Fekete, B. M., Levy, M. A., & Watson, J. E. (2018). *Last of the Wild Project, version 3 (Lwp-3): 2009 human footprint, 2018 release*. NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC).
- Vucetich, J. A., Peterson, R. O., & Waite, T. A. (2004). Raven scavenging favours group foraging in wolves. *Animal Behaviour*, 67, 1117–1126.
- Wabakken, P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Amemo, J. M., Pedersen, H. C., & Liberg, O. (2007). Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *The Journal of Wildlife Management*, 71, 1631–1634.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O., & Björvall, A. (2001). The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 710–725.
- Wabakken, P., Svensson, L., Maartmann, E., Nordli, K., Flagstad, Ø., & Åkesson, M. (2020). Bestandsovervåking Av Ulv Vinteren 2019-2020. Inventering Av Varg Vintern 2019-2020. Bestandsstatus For Store Rovdyr I Skandinavia. Bestandsstatus För Stora Rovdjur I Skandinavien. 1-2020. 55 S
- Wallach, A. D., Ritchie, E. G., Read, J., & O'Neill, A. J. (2009). More than mere numbers: The impact of lethal control on the social stability of a top-order predator. *PLoS One*, 4, E6861.
- Wam, H., Eldegard, K., & Hjeljord, O. (2012). From overlooking to concealed: Predator avoidance in an apex carnivore. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 1001–1003.
- Weaver, J. L. (1994). *Ecology of wolf predation amidst high ungulate diversity in Jasper National Park, Alberta*. Phd Dissertation, University of Montana.
- Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N. J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, J., & Musiani, M. (2011). Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: A time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1535–1542.
- Wikenros, C., Balogh, G., Sand, H., Nicholson, K. L., & Månsson, J. (2016). Mobility of moose: Comparing the effects of wolf predation risk, reproductive status, and seasonality. *Ecology and Evolution*, 6, 8870–8880.
- Wikenros, C., Berg, L., Brendryen, S. A., Flagstad, Ø., Jonsson, B., Larsson, P., Strømseth, T. H., Svensson, L., & Liberg, O. (2014). Förslag till samordning av inventering av varg i Norge och Sverige.
- Wikenros, C., Gicquel, M., Zimmermann, B., Flagstad, Ø., & Åkesson, M. (2021). Age at first reproduction in wolves: Different patterns of density dependence for females and males. *Proceedings of the Royal Society B*, 288, 20210207.
- Wikenros, C., Kuijper, D. P., Behnke, R., & Schmidt, K. (2015). Behavioural responses of ungulates to indirect cues of an ambush predator. *Behaviour*, 152, 1019–1040.
- Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P., & Liberg, O. (2013). Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. *PLoS One*, 8, E77373.
- Wikenros, C., Sand, H., Bergström, R., Liberg, O., & Chapron, G. (2015). Response of moose hunters to predation following wolf return in Sweden. *PLoS One*, 10, E0119957.
- Wikenros, C., Sand, H., Månsson, J., Maartmann, E., Eriksen, A., Wabakken, P., & Zimmermann, B. (2020). Impact of a recolonizing, cross-border carnivore population on ungulate harvest in Scandinavia. *Scientific Reports*, 10, 1–11.
- Wikenros, C., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O., & Pedersen, H. C. (2009). Wolf predation on moose and roe deer: Chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriologica*, 54, 207–218.
- Willis, C. M., Church, S. M., Guest, C. M., Cook, W. A., McCarthy, N., Bransbury, A. J., Church, M. R., & Church, J. C. (2004). Olfactory detection of human bladder cancer by dogs: Proof of principle study. *British Medical Journal*, 329, 712.
- Wilmsers, C. C., Stahler, D. R., Crabtree, R. L., Smith, D. W., & Getz, W. M. (2003). Resource dispersion and consumer dominance scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters*, 6, 996–1003.
- Woodroffe, R., & Ginsberg, J. R. (1998). Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 280, 2126–2128.
- Wright, G. J., Peterson, R. O., Smith, D. W., & Lemke, T. O. (2001). Selection of Northern Yellowstone elk by gray wolves and hunters. *The Journal of Wildlife Management*, 70, 1070–1078.
- Young, S., & Goldman, E. (1944). *The wolves of North America. 2 Parts*. American Wildlife Institute.
- Zimen, E. (1975). Social dynamics of the wolf pack. In M. Fox (Ed.), *The wild canids: Their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold.
- Zimen, E., & Boitani, L. (1975). Number and distribution of wolves in Italy. *Z. Säugetierk*, 40, 102–112.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H., & Liberg, O. (2014). Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, 25, 1353–1364.
- Zimmermann, B., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O., & Andreassen, H. P. (2015). Predator-dependent functional response in wolves: From food limitation to surplus killing. *Journal of Animal Ecology*, 84, 102–112.
- Zlatanova, D., Ahmed, A., Valasseva, A., & Genov, P. (2014). Adaptive diet strategy of the wolf (*Canis lupus L.*) in Europe: A review. *Acta Zoologica Bulgarica*, 66, 439–452.

