Écologie de la recherche de nourriture et de l'alimentation du loup gris (*Canis lupus*) : enseignements tirés du parc national de Yellowstone, dans le Wyoming (États-Unis)

The WALTHAM International Nutritional Sciences Symposia

Foraging and Feeding Ecology of the Gray Wolf (*Canis lupus*): Lessons from Yellowstone National Park, Wyoming, USA[1–3]

Daniel R. Stahler,[4] Douglas W. Smith, and Debra S. Guernsey

Yellowstone Center for Resources, Wolf Project, Yellowstone National Park, WY 82190

Résumé

L'écologie de la recherche de nourriture et de l'alimentation des loups gris est un élément essentiel pour comprendre le rôle que jouent les carnivores au sommet de la chaîne alimentaire dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Au sein du parc national de Yellowstone (YNP), les études sur la prédation menées auprès d'une population de loups réintroduite et très visible nous permettent de mieux appréhender cet aspect de l'écologie du loup. Les loups du YNP se nourrissent principalement de cerfs wapitis, malgré la présence d'autres espèces d'ongulés. Les schémas de sélection des proies et les taux de mise à mort en hiver ont varié selon les saisons chaque année entre 1995 et 2004, et ont évolué ces dernières années à mesure que la population de loups s'est établie. Les loups choisissent les wapitis en fonction de leur vulnérabilité liée à l'âge, au sexe et à la saison ; ils tuent donc principalement des faons, des femelles âgées et des mâles affaiblis par l'hiver. L'analyse des excréments estivaux révèle une plus grande diversité alimentaire par rapport aux régimes observés en hiver, comprenant d'autres espèces d'ongulés, des rongeurs et de la végétation. Les loups du YNP chassent en meute et, lorsqu'ils réussissent une chasse, se partagent d'abord l'éviscération et la consommation des organes hautement nutritifs, puis des principaux tissus musculaires, et enfin des os et de la peau. Les loups sont adaptés à un mode d'alimentation caractérisé par des périodes d'abondance et de disette, et les meutes du YNP tuent et consomment généralement un wapiti tous les 2 à 3 jours. **Cependant**, les loups du YNP ont déjà dû se passer de viande fraîche pendant plusieurs semaines en se nourrissant de vieilles carcasses composées principalement d'os et de peau. À mesure que les schémas de densité des loups, de densité des proies, les conditions météorologiques et la vulnérabilité des proies évoluent par rapport aux conditions de la période d'étude décrite ici, nous prévoyons également des changements significatifs dans les schémas de prédation et le comportement alimentaire des loups. J. Nut. 136 : 1923S-1926S, 2006.

MOTS-CLÉS : loups, *Canis lupus*, recherche de nourriture, prédation, wapiti, Parc national de Yellowstone

INTRODUCTION

Depuis les années 1920, date à laquelle les derniers loups du parc national de Yellowstone (YNP) ont été abattus, ces prédateurs ont disparu en tant que force écologique au sein du Grand Écosystème de Yellowstone (GYE). Cet écosystème a pourtant évolué en présence de grands carnivores, à l'instar de la majeure partie de l'hémisphère nord. Les canidés de type loup existent depuis 50 à 60 millions d'années, s'étant très tôt différenciés des autres familles de carnivores (1), et le premier loup moderne est apparu au début du Pléistocène, il y a environ 1,8 million d'années (2). Les colons Européens arrivés en Amérique du Nord ont éliminé les loups de la majeure partie des États-Unis au milieu du XX^{ème} siècle (3), perturbant ainsi une riche histoire évolutive et altérant la structure et le fonctionnement des écosystèmes où les loups étaient présents. Depuis lors, ces écosystèmes se sont retrouvés dépourvus de prédateur au sommet de la chaîne alimentaire. Des études récentes indiquent que les grands carnivores jouent un rôle extrêmement important dans la **structuration** des écosystèmes, exerçant une influence descendante (4-9).

Les efforts visant à réintroduire les loups dans l'ouest des Rocheuses ont nécessité des décennies d'engagement de la part des pouvoirs publics et de la population, et ont abouti à la réintroduction de loups dans le YNP en 1995 et 1996 (10). En 2005, une population robuste s'était rétablie dans la région du Grand Yellowstone (GYE) et dix années de recherche ont commencé à fournir des informations sur l'impact du rétablissement des loups sur l'un des rares écosystèmes tempérés intacts des États-Unis (11). Dans le YNP, l'un des principaux axes de recherche sur les loups s'est largement concentré sur leur rôle de prédateur. Carnivores dotés d'une grande capacité d'adaptation et d'une grande souplesse comportementale, les loups ont évolué pour chasser des proies dont la taille varie de 1 kg à 1 000 kg, bien qu'ils soient le plus souvent classés parmi les chasseurs cursoriaux de grands ongulés (12). De ce fait, une grande partie des caractéristiques physiques, comportementales et écologiques des loups est directement liée à leur prédation et à leur alimentation sur de grands ongulés. Cet article décrit divers aspects de l'écologie alimentaire et du comportement alimentaire des loups au sein d'une population récemment réintroduite.

MATERIEL et METHODES

D'autres publications décrivent en détail la zone d'étude, la réintroduction, le marquage et les méthodes de terrain associées aux informations fournies dans cet article (10, 13, 14) ; nous ne donnerons donc ici qu'un aperçu général. La zone du GYE, d'une superficie de 58 026 km², est principalement constituée de terres publiques situées dans l'Idaho, le Montana et le Wyoming, avec le parc national de Yellowstone (8 991 km²) en son centre. Au sein du YNP, on observe une grande variabilité en termes d'altitude (1 500 à 3 800 m), de précipitations (26 à 205 cm) et de température (−40 à 30°C), ce qui se traduit par une diversité de types d'habitats allant des prairies aux zones alpines, mais ce sont les forêts qui prédominent au sein d'une mosaïque de vallées riveraines, lacustres et thermales (15). La plupart des espèces de la flore et de la faune d'origine présentes lors de la création du parc national de Yellowstone y subsistent encore aujourd'hui, le loup étant le dernier carnivore disparu de la région à avoir été réintroduit (16). Peu d'écosystèmes nord-Américains abritent une telle diversité de grands carnivores que celle du parc national de Yellowstone : loups, couguars (*Puma concolor*), coyotes (*Canis latrans*), grizzlis (*Ursus arctos*) et ours noirs (*Ursus americanus*). Le YNP abrite également, toute l'année ou une partie de l'année, des wapitis (*Cervus elaphus*), des

bisons (*Bison bison*), des cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*), des cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*), des orignaux (*Alces alces*), des antilopes d'Amérique (*Antilocapta americana*), le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) et la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*) (10,14,17).

Des loups provenant de l'Alberta et de la Colombie-Britannique, au Canada, ont été réintroduits dans le parc national (YNP) en 1995-1996 après une absence d'environ 70 ans (10). Partant d'une population initiale de 31 loups réintroduits, la population est passée à 171 individus répartis en 16 meutes à la fin de l'année 2004 (18). Au moins un individu de chaque meute a été muni d'un collier émetteur, ce qui a permis de suivre les meutes tout au long de l'année grâce à une surveillance aérienne et terrestre. L'une des principales méthodes utilisées pour documenter la prédation des loups consiste à surveiller les meutes équipées de colliers émetteurs pendant 30 jours au début (mi-novembre à mi-décembre) et à la fin (mars) de l'hiver, de novembre 1995 à mars 2004 [voir (14) pour plus de détails sur ces méthodes de terrain]. Des observations sur la prédation et le comportement alimentaire ont été effectuées à chaque occasion tout au long de l'année, en dehors des études hivernales biannuelles. L'analyse du régime alimentaire estival a été réalisée grâce à la collecte d'excréments sur les sites de tanières et de rassemblement estivaux. L'analyse des excréments (Big Sky Beetle Works, LIC) a permis de déterminer le pourcentage de présence des types d'aliments par espèce ou par catégorie dans le nombre total d'excréments analysés. Bien que cette méthode ne permette pas de quantifier la biomasse consommée, il s'agit de la technique standard pour caractériser le régime alimentaire du loup (19).

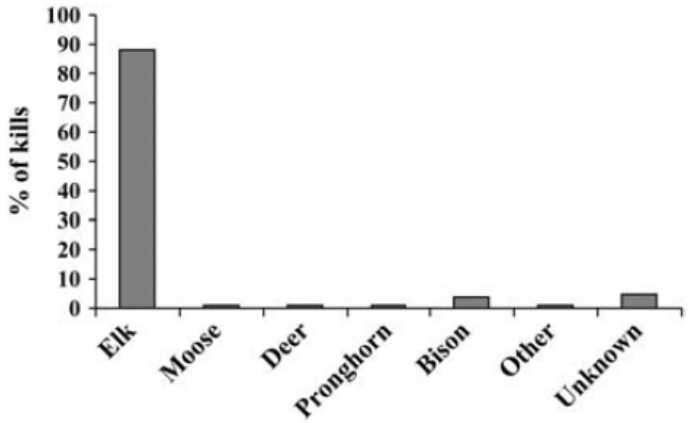

FIGURE 1. Pourcentage du nombre total d'espèces d'ongulés majeurs recensées comme proies tuées par des loups en hiver dans le parc national de Yellowstone entre 1995 et 2003 (*n* = 2 347)

RESULTATS

Dans le parc national de Yellowstone (YNP), les loups tuent et consomment régulièrement de grands ongulés pour survivre. Depuis leur réintroduction, les wapitis constituent la proie principale des loups, malgré la présence de huit espèces d'ongulés. Sur les 2 347 proies ongulées tuées par des loups et recensées entre 1995 et 2003, 2 060 (88 %) étaient des wapitis (Fig. 1). Au cours des études menées pendant les 30 premiers jours de l'hiver entre 1995 et 2003, la proportion de faons, de femelles en âge de reproduction (1 à 9 ans), de femelles âgées (> 10 ans) et de mâles tués par les loups dans la partie nord du YNP s'élevait respectivement à 142 (51%), 28 (10%), 55 (20%) et 52 (19%), respectivement (Fig. 2A). Ce **schéma de sélection** des wapitis en fonction du sexe et de l'âge par les loups est toutefois

en train de **changer**. Au cours de la même étude menée au début de l'hiver 2004, la proportion de faons, de femelles en âge de reproduction, de femelles âgées et de mâles tués était respectivement de 7 (18%), 10 (25%), 6 (15%) et 17 (43%) (Fig. 2B). Les loups de Yellowstone privilégient également les wapitis plus âgés et sénescents ; l'âge moyen des femelles adultes tuées par les loups entre 1995 et 2004 était de 13,4 ± 0,2 ans (intervalle : 1-26, n = 434).

La fréquence à laquelle les loups tuent des wapitis varie selon les saisons. Au **début** de l'hiver, lorsque les proies sont en bonne condition physique et plus difficiles à abattre pour les loups, le taux de capture est généralement inférieur à celui observé à la **fin** de l'hiver. Au cours des cinq premières années suivant la réintroduction (1995-2000), chaque loup tuait en moyenne 1,6 wapitis sur une période de 30 jours au début de l'hiver, et 2,2 wapitis sur une période de 30 jours à la fin de l'hiver, soit une moyenne hivernale de 1,9 wapitis par loup tous les 30 jours (14). **Cependant**, depuis environ 2000, les taux de chasse des loups n'ont pas augmenté à la fin de l'hiver et, globalement, les loups tuent **moins** de wapitis (1,1 wapitis par loup tous les 30 jours de 2000 à 2004). Ces tendances saisonnières et annuelles des fréquences de chasse sont également observées lorsque l'on calcule le nombre d'ongulés par meute par jour. Au début, les loups chassaient plus fréquemment à la fin de l'hiver qu'au début de l'hiver, une tendance qui ne se vérifie plus pour la période 2000-2004 (Fig. 3).

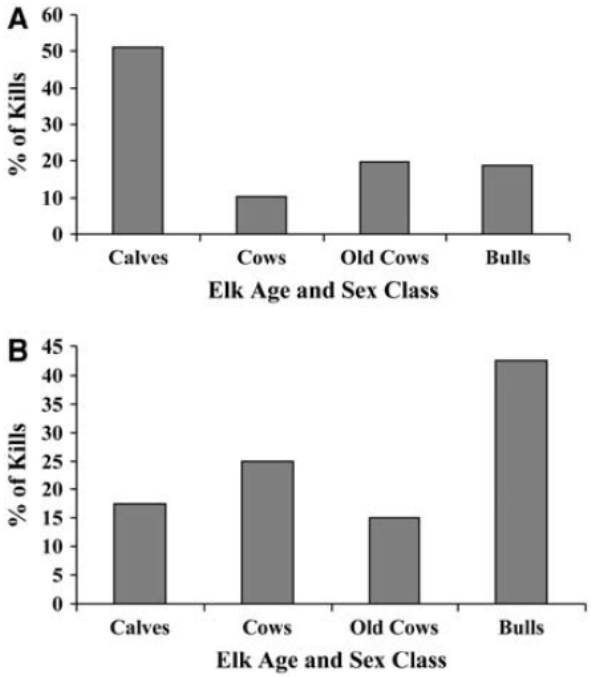

FIGURE 2. Pourcentage de chaque catégorie d'âge et de sexe par rapport au nombre total d'élans tués par des loups, recensés lors des études hivernales menées de novembre à décembre dans la partie nord du parc de Yellowstone entre 1995 et 2003 (n = 277) (**A**) et en 2004 (n = 40) (*B*). Pour ces catégories, les femelles sont définies comme étant âgées de 1 à 9 ans, tandis que les femelles âgées sont définies comme étant âgées de 10 ans ou plus. La catégorie des mâles comprend toutes les classes d'âge à partir de 1 an

Comme la plupart de nos informations sur les proies tuées par les loups proviennent de **données hivernales**, les taux de prédation et la sélection des proies sont moins bien connus en été. Des études sont actuellement en cours pour explorer cet aspect de la prédation des loups, mais des données préliminaires indiquent que les taux de prédation des loups **diminuent** jusqu'à 25% en été (D. Smith et D. Stahler, Yellowstone Wolf Project, données

non publiées). L'analyse des excréments estivaux des loups fournit un indice des différences saisonnières dans leurs habitudes alimentaires. L'analyse des excréments montre que le régime alimentaire **estival** est plus varié et comprend des proies de plus petite taille, telles que des rongeurs, des oiseaux et des invertébrés, ainsi que des ongulés, qui sont par ailleurs absents en hiver. L'analyse des excréments estivaux de 2003 révèle la présence de cerfs mulets dans 133 (25%) des 530 excréments analysés. **De plus**, la matière végétale occupe une place prépondérante dans le régime alimentaire estival des loups : 392 (74%) des 530 excréments analysés contenaient un type de matière végétale, principalement de l'herbe (Graminae). Ce résultat concorde avec les observations estivales montrant que les loups consomment de l'herbe et d'autres matières végétales.

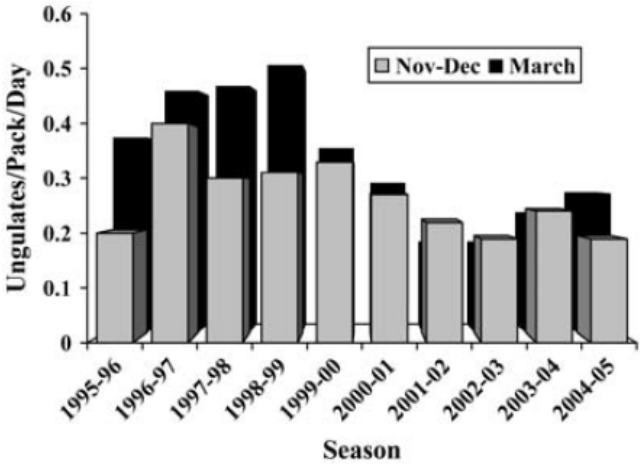

FIGURE 3. Variation saisonnière et annuelle des taux de prédation des loups, exprimés en nombre d'ongulés tués par meute de loups et par jour, pour les périodes d'étude du début de l'hiver (novembre-décembre) et de la fin de l'hiver (mars) entre 1995 et 2005. Les valeurs indiquées correspondent aux taux de prédation minimaux enregistrés pour les meutes de loups vivant dans la partie nord du parc national de Yellowstone

En tant que carnivores sociaux, les loups du YNP chassent le plus souvent le wapiti en meute, 2 à 3 loups participant généralement à la mise à mort proprement dite. Lorsqu'ils chassent le wapiti, les loups attaquent un individu ou poursuivent des groupes afin de sélectionner un individu suffisamment vulnérable pour être tué. Les proies qui s'enfuient ont plus de chances d'être tuées par les loups que celles qui tiennent bon. Le cou est un point d'attaque courant chez les wapitis jeunes et les femelles, contrairement aux mâles plus imposants, qui sont plus souvent attaqués **par derrière**. Immédiatement après avoir tué un wapiti, les loups ouvrent la **cavité abdominale** à l'aide de leurs canines et de leurs incisives, puis retirent et consomment les organes internes tels que le cœur, les poumons, le foie, les intestins, la rate et les reins. Ils se nourrissent ensuite des grandes masses musculaires de chaque patte. Les loups consomment jusqu'à 10 kg de viande lors des premiers repas, puis se **reposent** à **proximité** immédiate de la carcasse pendant plusieurs heures avant de se nourrir à nouveau.

Une fois les organes et les principaux muscles consommés, les loups détachent les tissus restants des côtes, des os des pattes et de la peau. À l'aide de leurs dents carnassières pour racler la viande restante et broyer les éléments difficiles à mâcher tels que les os, les tendons, le cartilage et la peau, les loups continuent à tirer des nutriments de pratiquement toutes les parties des carcasses d'ongulés. Les loups ne se nourrissent pas du contenu du rumen ; c'est pourquoi celui-ci, ainsi que les gros os incassables et une partie de la peau, sont souvent les

seules choses qui restent une fois que les loups et les charognards associés ont terminé. Dans le YNP, où la densité de loups et de charognards est élevée, les carcasses restent rarement >48 heures sur le terrain.

En ce qui concerne les besoins alimentaires des loups sauvages, un besoin énergétique quotidien minimal de 3,25 kg • loup • jour (5 × le taux métabolique de base quotidien) a été estimé pour un loup de 35 kg (12). Pour les loups du YNP (poids moyen de 45 kg), les taux moyens estimés de consommation alimentaire, basés sur les taux de mortalité au début et à la fin de l'hiver, sont respectivement de 5,7 kg • loup^{-1} • j^{-1} et 10,4 kg • loup^{-1} • j^{-1}*.

Les taux de consommation réels sont toutefois inférieurs à ces chiffres, car ces valeurs sont basées sur le poids vif des ongulés tués, classés par âge et par sexe, et ne tiennent pas compte de la biomasse perdue au profit des charognards ni des parties non comestibles telles que le rumen ou les os. Adaptée à un mode d'alimentation caractérisé par des périodes d'abondance et de disette, une meute de loups tue et consomme généralement un wapiti tous les 2 à 3 jours à Yellowstone. Cette adaptation permet aux loups de survivre pendant de longues périodes sans viande fraîche. Par exemple, durant l'été 2005, un loup solitaire du parc national de Yellowstone (YNP) a été suivi pendant 10 semaines à l'aide d'un collier GPS (système de positionnement par satellite) téléchargeable, fournissant des données de localisation toutes les 30 minutes. Après une analyse approfondie des déplacements du loup et de ses positions groupées, aucun indice ne permettait de conclure qu'il avait procédé à une mise à mort. Les données GPS ont toutefois montré que le loup avait survécu en se nourrissant de plus de 10 carcasses datant de 2 semaines à 4 mois, dont la plupart ne comportaient plus que des os et de la peau.

DISCUSSION

Dans le YNP, les schémas de prédation des loups montrent **qu'ils ne tuent pas au hasard**, mais qu'ils **sélectionnent** leurs proies en fonction de l'espèce, de l'âge et du sexe lorsqu'ils chassent. Les loups n'attaquent pas leurs proies au hasard, car le risque de blessure et de mort est trop élevé. **Par conséquent**, en tant que chasseurs sélectifs, les loups du YNP recherchent des proies **vulnérables** et doivent faire preuve d'aversion au risque (14,20). En raison de la **densité plus élevée** de wapitis par rapport à toute autre espèce d'ongulé dans le YNP (21) et des compromis relatifs entre le taux de rencontre, le risque de blessure et le succès de chasse liés à la mise à mort de wapitis par rapport à d'autres ongulés du système (20), les loups les privilégient par rapport aux autres espèces d'ongulés disponibles. Sur le plan saisonnier, on observe une forte sélection en faveur des faons, qui représentaient 18% des wapitis disponibles entre 1995 et 2000 (14). Les jeunes wapitis sont probablement plus vulnérables du simple fait de leur jeune âge, ce qui les rend plus faciles à attraper et à tuer que les adultes. On a également observé une **forte sélection** contre les femelles, celles-ci représentant environ 60% des wapitis disponibles au cours de la même période. **Cependant**, lorsque des femelles sont tuées, les loups choisissent des individus plus âgés, qui sont vraisemblablement plus faciles à tuer que ceux dans la fleur de l'âge (âgés de 1 à 9 ans). Pour la période 1995-2000, les loups ont tué des mâles proportionnellement à leur disponibilité. Le passage d'une sélection axée sur les faons à une sélection axée sur les mâles, observé au début de l'hiver 2004, est notable, tout comme la baisse des taux de prédation et leur variation saisonnière pour la période 2000-2004. Les différences dans les taux de prédation saisonniers

pour la période 1995-2000 s'expliquent probablement par des différences de vulnérabilité des wapitis. L'évolution des tendances en matière de taux de prédation, de variation saisonnière et de sélection des proies est moins bien comprise à l'heure actuelle, mais résulte probablement d'une combinaison de facteurs : disponibilité et vulnérabilité des proies, concurrence par interférence entre les meutes de loups, ainsi que la rigueur de l'hiver et la sécheresse (D. Smith et D. Stahler, Yellowstone Wolf Project, données non publiées).

En été, la combinaison de plusieurs unités de chasse, de proies plus petites, d'une répartition plus étendue des proies sur des territoires estivaux plus vastes et d'une activité nocturne accrue rend difficile la compréhension de la prédation par les loups. **Cependant**, comme le révèle l'analyse des excréments, nous avons constaté une plus **grande variété** dans le régime alimentaire estival, à mesure que davantage de types de nourriture deviennent disponibles de manière saisonnière. Bien que les conditions estivales réduisent les besoins énergétiques individuels de la plupart des loups (les femelles allaitantes pouvant constituer une exception), des études en cours indiquent que les loups tuent moins d'ongulés pendant l'été dans le YNP (D. Smith et D. Stahler, Yellowstone Wolf Project, données non publiées). La prévalence de la végétation dans les excréments estivaux indique que la consommation de ces types d'aliments est intentionnelle ; il a été suggéré que cela pourrait constituer une source supplémentaire de vitamines ou contribuer à l'éradication des parasites intestinaux (22).

Une grande partie de l'écologie alimentaire des loups est influencée par leur degré de sociabilité. Les loups sont des mammifères territoriaux qui établissent des limites bien définies qu'ils défendent contre d'autres loups (22). Ces territoires sont défendus par une famille de loups, une meute, qui constitue la structure fondamentale de la société des loups. On distingue deux types de structures de meute dans le parc national de Yellowstone : simples et complexes. Les **meutes simples** sont composées d'un couple reproducteur et de ses louveteaux ; une **meute complexe** est constituée d'un couple reproducteur et de plusieurs générations de descendants ou d'individus sans lien de parenté. À Yellowstone, où les loups se nourrissent principalement de wapitis de taille moyenne, la taille moyenne des meutes au cours des dix premières années a été de 11 loups, mais la fourchette de taille des meutes allait de 2 à 37 individus (11).

Les **meutes complexes** comptent des individus plus expérimentés, ce qui favorise le succès de la chasse et l'approvisionnement alimentaire des louveteaux en été, mais entraîne également une concurrence intra-meute plus intense pour la nourriture. Le degré de partage de la nourriture par les loups sur les lieux de charognes dépend de divers facteurs écologiques et sociaux, mais des études antérieures menées en milieu sauvage et en captivité suggèrent un niveau élevé de concurrence et une hiérarchie alimentaire structurée sur ces sites (23,24). À Yellowstone, les possibilités d'alimentation semblent se limiter uniquement à la disponibilité d'une place permettant d'obtenir de la viande sur une carcasse, et nous observons peu de tensions sociales entre les groupes d'âge et de sexe sur les lieux de proies. Cela s'explique probablement par le fait que l'écosystème offre encore une forte densité de proies et donc peu de stress alimentaire à l'heure actuelle.

Les loups peuvent perdre des quantités importantes de biomasse provenant de leurs proies au profit d'espèces nécrophages telles que les corbeaux (*Corvus corax*), les pies à bec noir (*Pica pica*), les aigles royaux (*Aquila chrysaetos*), les pygargues à tête blanche (*Haliaeetus leucocephalus*),

les coyotes (*Canis latrans*) et les grizzlis (*Ursus arctos*), qui côtoient de près les loups et leurs carcasses (25-27). D'autres études indiquent que les meutes de loups plus importantes bénéficient d'avantages en matière de recherche de nourriture par rapport aux meutes plus petites, car elles subissent moins de pertes au profit des charognards (27, 28). Les loups utilisent généralement la plupart des parties d'une carcasse d'ongulé, ce qui est essentiel pour répondre à leurs besoins nutritionnels. Les organes tels que le cœur, les poumons, le foie et les reins sont riches en vitamines B, en vitamine A, en minéraux et en acides gras, qui sont nécessaires à l'entretien de l'organisme, à la croissance et à la reproduction (12). Une partie des poils est ingérée avec la viande, ce qui peut favoriser un transit intestinal plus rapide. Le degré d'utilisation de la carcasse dépend de variables telles que la vulnérabilité de la proie, l'emplacement de la carcasse, la taille de la meute et le temps écoulé depuis le dernier repas (27). Les loups sont adaptés à un régime alimentaire caractérisé par des périodes d'abondance et de disette et peuvent surmonter les périodes sans carcasses fraîches **en mettant de la nourriture en réserve**, en réduisant leur activité et en se nourrissant de vieilles carcasses de proies.

La connaissance de leur écologie alimentaire est primordiale pour comprendre le rôle des loups dans le fonctionnement et la structure de l'écosystème. L'étude des relations prédateur-proie à long terme d'une population de loups réintroduite dans le YNP permettra non seulement d'approfondir notre compréhension du fonctionnement de l'écosystème, mais sera également importante pour les gestionnaires concernés par les questions relatives aux loups et aux ongulés dans le GYE (14). Bon nombre des schémas relatifs à la prédation et au comportement alimentaire des loups présentés ici concordent avec d'autres études [voir (29) pour une synthèse]. Nous prévoyons que ces schémas de prédation et de comportement alimentaire évolueront en réponse aux variations de facteurs biotiques et abiotiques tels que la densité des proies, leur vulnérabilité, la densité des loups et les conditions météorologiques.

LITERATURE CITED

1. Wayne RK. Molecular evolution of the dog family. Trends Genet. 1993;9:218–24.
2. Nowak RM. North American quaternary *Canis*. Monograph no. 6. Lawrence, KS: Museum of Natural History, University of Kansas; 1979.
3. Boitani L. Wolf conservation and recovery. In: Mech LD, Boitani L, editors. Wolves: behavior, ecology, and conservation. Chicago: University of Chicago Press; 2003. pp. 317–340.,.
4. Terborgh J, Estes JA, Paquet P, Ralls K, Boyd-Heigher D, Miller BJ, Noss RF. The role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. In: Terborgh J, Soulé M, editors. Continental conservation: scientific foundations of regional reserve networks. Washington DC: Island Press; 1999. pp. 39–64.
5. Schmitz OJ, Hamback PA, Beckerman AP. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. Am Nat. 2000;155:141–53.
6. Soulé ME, Estes JE, Berger J, del Rio CM. Ecological effectiveness: conservation goals for interactive species. Cons. Bio. 2003;7:1238–50.
7. Smith DW, Peterson RO, Houston DB. Yellowstone after wolves. Bioscience. 2003;53:330–40.
8. Terborgh J, Feeley K, Silman M, Nunez P, Balukjian B. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. J Ecol. 2006;94:253–63.
9. Hebblewhite M, White CA, Nietvelt C, McKenzie JM, Hurd TE, Fryxell JM, Bayley S, Paquet PC. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. Ecology. 2005;86:2135–44.
10. Bangs EE, Fritts SH. Reintroducing the gray wolf to central Idaho and Yellowstone National Park. Wildl Soc Bull. 1996;24:402–13.
11. Smith DW. Ten years of Yellowstone wolves, 1995–2005. Yellowstone Science. 2005;13:7–33.

12. Peterson RO, Ciucci P. The wolf as a carnivore. In: Mech LD, Boitani L, editors. Wolves: behavior, ecology, and conservation. Chicago: University of Chicago Press; 2003.
13. Fritts SH, Bangs EE, Fontaine JA, Johnson MR, Phillips MK, Koch ED, Gunson JR. Planning and implementing a reintroduction of wolves to Yellowstone National Park and central Idaho. Restor Ecol. 1997;5:7–27.
14. Smith DW, Drummer TD, Murphy KM, Guernsey DS, Evans SB. Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in Yellowstone National Park, 1995–2000. J. Wildl. Manag. 2004;68:153–66.
15. Despain DG. Yellowstone vegetation: consequences of environment and history in a natural setting. Boulder, CO: Roberts Rinehart; 1990.
16. Schullery P. The Yellowstone wolf: a source and guidebook. Worland, WY: High Plains Publishing; 1996.
17. Singer FJ, Mack JA. Potential ungulate prey for gray wolves. In: Cook RS, editor. Ecological issues on reintroducing wolves into Yellowstone National Park. Denver, CO: U.S. Dept. of the Interior, National Park Service; 1993. pp. 75–102.
18. Smith DW, Stahler DR, Guernsey DS. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 2004. Yellowstone National Park (WY): National Park Service, Yellowstone Center for Resource; 2005:YCR2005-02.
19. McDonald LL, Alldredge JR, Boyce MS, Erickson WP. Measuring availability and vertebrate use of terrestrial habitats and foods. In: Braun CE, editor. Techniques for wildlife investigations and management, 6th edition. Bethesda, MD: The Wildlife Society; 2005. pp. 465–88.
20. MacNulty DR. The predatory sequence and the influence of injury risk on hunting behavior in the wolf [thesis]. St. Paul (MN): University of Minnesota, 2002.
21. Smith DW, Mech LD, Meagher M, Clark WE, Jaffe R, Phillips MK, Mack JA. Wolf-bison interactions in Yellowstone National Park. J Mammal. 2000;81:1128–35.
22. Mech LD. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. Garden City, NY: Natural History Press; 1970.
23. Schenkel R. Submission: its features and function in the wolf and dog. Am Zool. 1967;7:319–29.
24. Packard JM. Wolf behavior: reproductive, social, and intelligent. In: Mech LD, Boitani L, editors. Wolves: behavior, ecology, and conservation. Chicago: University of Chicago Press; 2003. pp. 35–65.
25. Hayes RD, Baer AM, Wotschikowsky U, Harestad AS. Kill rate by wolves on moose in the Yukon. Can J Zool. 2000;78:49–59.
26. Stahler DR, Heinrich B, Smith DW. Common ravens, *Corvus corax*, preferentially associate with gray wolves, *Canis lupus*, as a foraging strategy in winter. Anim Behav. 2002;64:283–90.
27. Wilmers CC, Crabtree RL, Smith DW, Murphy KM, Getz WM. Trophic facilitation by introduced top predators: gray wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. J Anim Ecol. 2003;72:909–16.
28. Vucetich JA, Peterson RO, Waite TA. Raven scavenging favours group foraging in wolves. Anim Behav. 2004;67:1117–26.
29. Mech LD, Peterson RO. Wolf-prey relations. In: Mech LD, Boitani L, editors. Wolves: behavior, ecology, and conservation. Chicago: University of Chicago Press; 2003. pp. 131–60.