

Réponse fonctionnelle et régulation de l'orignal par le loup au Yukon

Wolf functional response and regulation of moose in the Yukon

R.D. Hayes and A.S. Harestad

Can. J. Zool. Vol 78 : 60-66

Résumé

Nous avons étudié les taux de prédation par les loups (*Canis lupus*) sur une population d'orignaux en croissance rapide dans le centre-est du Yukon. Nous avons ajouté ces données à la courbe de réponse fonctionnelle cumulative obtenue dans d'autres études sur les loups en Amérique du Nord. **Nos taux de prédation sont plus élevés que ceux prédits à de faibles densités d'orignaux.** Le taux de prédation augmente rapidement, atteignant 2,4 orignaux par loup par 100 jours à 0,26 orignal/km² et reste constant à ce niveau. Aucune donnée n'est disponible en dessous de 0,2 orignal/km² pour indiquer la forme de la courbe ascendante. D'après la distribution des orignaux et la faible possibilité des loups à changer de proie, nous suggérons que la courbe de **réponse fonctionnelle** est de type II. Notre modèle de taux de prédation prédit que les orignaux sont maintenus à un équilibre de faible densité entre 0,07 et 0,12/km², légèrement en dessous des densités observées en Alaska intérieur et au Yukon.

INTRODUCTION

Il y a des preuves contradictoires que les loups (*Canis lupus*) montrent une réponse dépendante de la densité qui leur permet de réguler les ongulés à une seule densité d'équilibre. Quatre modèles concurrents décrivant la relation entre les orignaux et leurs prédateurs sont résumés dans Ballard et Van Ballenberghe (1997). La prédation par le loup a apparemment régulé les orignaux (*Alces alces*) d'Amérique du Nord à une faible densité (Messier et Crête 1985 ; Messier 1994), bien que les loups n'aient pas régulé les orignaux sur Isle Royale, au Michigan (Messier 1991). Gasaway et al. (1992) ont conclu que la prédation par les loups et les ours a maintenu les orignaux à une faible densité en Alaska et au Yukon. **Pour réguler les densités de proies, la prédation par les loups doit avoir une phase dépendante de la densité, permettant aux loups de retirer une proportion croissante de proies au fur et à mesure que les densités de proies augmentent** (Solomon 1949 ; Holling 1959, 1966). **La dépendance à la densité est l'élément clé de la régulation** (Maynard Smith 1974 ; Murdoch 1994) et les loups doivent la présenter afin de maintenir les populations de proies dans une gamme étroite de densités. Cependant, seules quelques tentatives antérieures ont été faites pour tester la régulation de l'orignal par les loups (Messier et Crête 1985 ; Messier 1991, 1994).

Savoir si les loups régulent les orignaux est une question centrale dans la gestion de la faune car cela peut influencer les décisions de gestion des orignaux (Gasaway et al. 1992 ; Ballard et Van Ballenberghe 1997). Si la prédation par les loups finit par réguler les orignaux à une faible densité, indépendamment de l'augmentation de la densité des orignaux (modèle de prédation ; Messier 1994), alors la libération des orignaux par la réduction des loups n'aura que des avantages temporaires (Gasaway et al. 1992 ; Dale et al. 1994). S'il existe un seuil plus élevé de densité d'orignaux auquel le taux de prédation des loups devient inférieur au taux d'accroissement des

originaux, alors les originaux pourraient atteindre une population stable plus élevée (modèle prédation-alimentation ; Messier 1994).

Dans cet article, nous examinons les **réponses fonctionnelles** du loup lorsque la densité d'originaux passe de 0,26 à 0,44/km² dans la zone d'étude de Finlayson (FSA) au Yukon (voir Fig. 1 dans Hayes et Harestad 2000). Nous déterminons si la **réponse fonctionnelle** des loups contribue à la régulation de la faible densité d'originaux en ajoutant nos données sur les taux de prédation des loups au modèle de taux de prédation de Messier (1994).

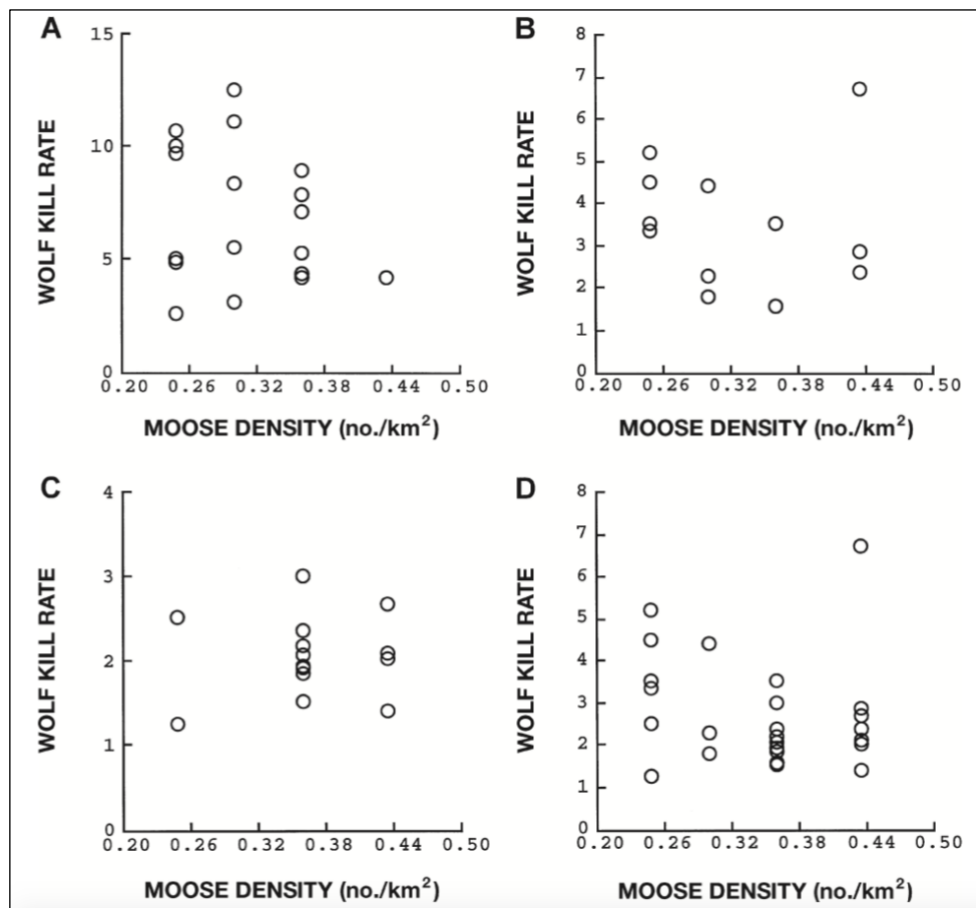


Fig. 1. Taux de prédation des loups dans les petites (A), moyennes (B) et grandes meutes (C) et dans les moyennes et grandes meutes combinées (D). Le taux de prédation est le nombre d'originaux tués par loup/100 jours

Composantes de la prédation par le loup

Il existe deux composantes essentielles de la prédation (Solomon 1949 ; Holling 1959). La relation entre le taux de consommation d'un prédateur et la densité de ses proies est connue sous le nom de **réponse fonctionnelle** (Solomon 1949). La réponse fonctionnelle plafonne lorsque le prédateur est rassasié. La **réponse numérique**, ou la variation du nombre de prédateurs par rapport à la densité de proies, plafonne lorsque la compétition pour les proies ou les interactions sociales limitent la densité de prédateurs. Une réponse fonctionnelle de type II augmente à un rythme décélérant et ne peut être régulée en l'absence d'une réponse numérique dépendante de la densité (Oaten et Murdoch 1975 ; Dale et al. 1994 ; Messier 1994). Une réponse sigmoïde de type III pourrait régir les proies sans une réponse numérique correspondante car elle a une phase d'accélération rapide qui permet à chaque loup de tuer une proportion croissante de proies au fur et à mesure que le nombre de proies augmente.

Modèles de réponse fonctionnelle du loup

Dale et al. (1994) et Messier (1994) ont rapporté des réponses fonctionnelles de **type II**. Messier et Crête (1985) et Messier (1991) ont rapporté des réponses de **type III**. Messier (1994) a présenté une revue des taux de prédation des loups sur les orignaux d'Amérique du Nord. Son modèle a montré qu'une réponse fonctionnelle de type II, combinée à une forte réponse numérique, pouvait réguler l'orignal à une faible densité d'équilibre stable entre 0,2 et 0,4 orignal/km². Néanmoins, en dessous de 0,3 orignal/km² la forme et l'élévation de sa courbe ne sont pas convaincantes parce qu'elle est vaguement ajustée par un petit nombre de taux de mortalité variables.

Approche expérimentale et prédictions

De 1983 à 1989, les loups dans notre zone d'étude ont été réduits annuellement à environ 20% de la densité naturelle. Le nombre d'orignaux (Larsen et Ward 1995) et de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) (R. Farnell, Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 3C6, données non publiées) a augmenté par coïncidence. Ces conditions de terrain nous ont permis de tester la nature de la prédation lorsque le nombre de loups a augmenté de 1990 à 1994, au moment même où les orignaux passaient d'une densité faible à modérée. Nous avons testé deux prédictions concernant la prédation par les loups : (1) pour que la réponse fonctionnelle des loups soit de type II, le taux de mortalité (nombre d'orignaux tués par loup par 100 jours) devrait augmenter avec la densité des orignaux ; et (2) pour une réponse de type III, le taux de mortalité devrait augmenter plus rapidement que le taux d'augmentation des orignaux.

MATERIAUX ET METHODES

La FSA est une zone de 23 000 km² (62°N, 128°W) centrée sur le lac Finlayson dans le centre-est du Yukon (Hayes et Harestad 2000). Pour une description détaillée de la physiographie, de la végétation et du climat, voir la description d'Oswald et Senyk (1977). Les méthodes pour déterminer l'abondance annuelle des orignaux sont décrites dans Hayes et al. (2000). Hayes et Harestad (2000) ont étudié les mécanismes du rétablissement de la population de loups de 1990 à 1996. Hayes et al. (2000) ont constaté que le taux de prédation des loups était fortement corrélé à la taille de la meute. Nous avons donc séparé les meutes en trois classes de taille : petite (2 ou 3 loups), moyenne (4-9 loups) et grande (10-20 loups). Nous avons ensuite examiné les relations linéaires entre le taux de prédation et la densité d'orignaux pour les trois classes de taille.

Nous avons testé à la fois la réponse fonctionnelle et le taux de prédation total en utilisant les modèles présentés par Messier (1994). Les modèles de type III ont été produits en appliquant des exposants à la densité des orignaux (Real 1979 ; Dale et al. 1994 ; Messier 1994). Nous avons utilisé les programmes de régression non linéaire SYSTAT (1989) pour ajuster les équations aux réponses observées.

RESULTATS

Dans la FSA, les loups ont tué $6,9 \pm 0,7$ (moyenne \pm SE) orignaux/loup/100 jours lorsqu'ils chassaient en petites meutes ($n = 18$ périodes de meute), $3,5 \pm 0,4$ orignaux/loup/100 jours en meutes moyennes ($n = 12$) et $2,1 \pm 0,1$ orignaux/loup/100 jours en grandes meutes ($n = 14$) (annexe, tableau A1). Le taux de prédation était indépendant de la densité entre 0,26 et 0,44 orignal/km² pour les trois classes de taille de meute (Fig. 1 ; petite : $r^2 = 0,06$, $df = 17$, $P = 0,35$; moyenne : $r^2 = 0,001$, $df = 11$, $P = 0,91$; grande : $r^2 = 0,008$, $df = 13$, $P = 0,76$). **Nous n'avons**

trouvé aucune preuve d'une réponse fonctionnelle de type II ou de type III. Nous avons donc rejeté les deux prédictions 1 et 2.

Nous avons combiné les taux de prédation des loups dans les meutes moyennes et grandes (Fig. 1), puis calculé les taux de mortalité moyens aux quatre densités d'orignaux pour les comparer aux données présentées par Messier (1994). Nous avons exclu les loups des petites meutes parce que leurs taux de mortalité étaient plus élevés et plus variables que ceux des autres meutes, et parce que les petites meutes sont des unités temporaires (Hayes et Harestad 2000).

Estimation de la réponse fonctionnelle des loups

Nous avons comparé nos taux de mortalité avec ceux de Messier (1994) et obtenu de nouvelles informations sur la forme probable de la courbe de réponse fonctionnelle. Les taux de mortalité dans notre étude variaient de 2,2 à 3,4 orignaux/loup/100 jours, ce qui n'est pas différent (Fig. 2) des taux de mortalité pour des densités moyennes et élevées d'orignaux rapportés dans d'autres études (Messier 1994).

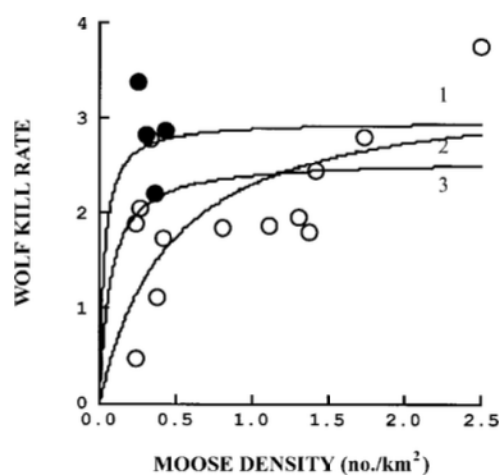


Fig. 2. Réponse fonctionnelle des loups aux changements de densité des orignaux, basée sur les taux de prédation de notre étude (●) et de Messier (1994 ; ○). Les courbes sont tracées sur les données de notre étude (courbe 1), les données cumulatives de Messier (1994 ; courbe 2), et les données combinées (courbe 3). Le taux de prédation est le nombre d'orignaux tués par loup/100 jours.

Le taux de prédation était invariable en fonction de la densité selon notre modèle. Notre modèle suggère également que le taux de prédation avait déjà atteint un sommet de 0,26 orignal/km². Ainsi, le taux de mortalité doit augmenter rapidement à partir d'une densité d'orignaux plus faible. Aucune donnée n'est disponible pour estimer la forme de la courbe fonctionnelle à des densités plus faibles.

Nous avons choisi une équation de type II pour le modèle de réponse fonctionnelle :

$$[1] \quad y = (2,97x)/(0,03 + x)$$

où y est le taux de prédation par un loup, x est la densité annuelle d'orignaux (nombre/km²), 2,97 est le taux maximal de prédation d'orignaux (nombre d'orignaux tués/loup/100 jours) et 0,03 est la densité d'orignaux prévue pour la moitié du taux maximal de prédation (Messier 1994).

Cette équation prévoit que le taux de mortalité restera élevé jusqu'à ce que les orignaux atteignent une très faible densité, mais qu'il diminuera ensuite fortement avant que les orignaux ne disparaissent. L'équation 1 projette une courbe qui augmente rapidement jusqu'à ce que les orignaux dépassent 0,2/km², puis le taux de prédation atteint un plateau (courbe 1 de la figure 2). Le tracé de l'équation 1 montre que Messier (1994) a apparemment sous-estimé le taux de mortalité à faible densité d'orignaux (courbe 3 de la figure 2). Nous avons combiné nos données avec celles de Messier (1994) et calculé une nouvelle équation de réponse fonctionnelle :

$$[2] \quad y = (2,56x)/(0,07 + x)$$

La nouvelle courbe (courbe 2 de la Fig. 2) a la même forme de base que l'équation 1 (courbe 1 de la Fig. 2), mais son élévation est nettement plus faible.

Estimation du taux de prédation par les loups

Nous avons calculé le taux de prédation des loups sur toute l'année en utilisant l'équation de réponse numérique de Messier (1994) et l'éq. 2 pour la réponse fonctionnelle. Nous appelons cela le modèle de prédation du loup HKLD (High Kill Low Density). Le modèle HKLD (Fig. 3) prédit que le taux de prédation à faible densité est plus élevé que celui estimé par Messier (1994).

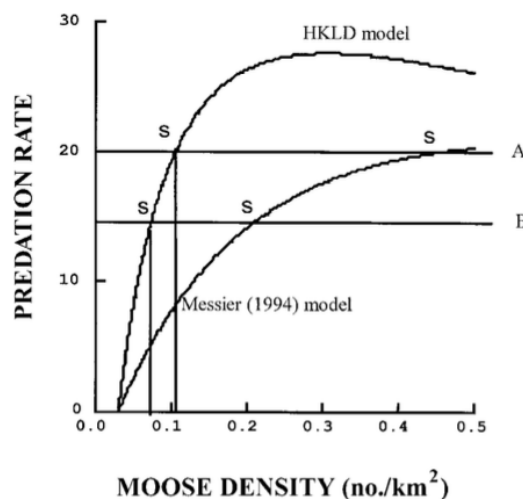


Fig. 3. Taux de prédation du loup en fonction de la densité des orignaux. La courbe « high kill-rate - low-density » (HKLD) comprend les données de notre étude et de Messier (1994). Les conditions d'équilibre stable possibles sont illustrées (s). Les taux d'accroissement potentiels des orignaux (A et B) dépendent de l'effet de la réduction de la qualité de l'habitat et de la prédation additive des ours (Fig. 7 dans Messier 1994). Les lignes verticales indiquent les densités d'orignaux possibles en équilibre stable selon le modèle HKLD.

Pour déterminer si les loups régulent les orignaux vers un équilibre de faible densité, le taux d'accroissement potentiel des orignaux (c'est-à-dire sans la prédation des loups) doit être comparé au taux de prédation des loups sur toute l'année. Messier (1994) a fourni un modèle théorique pour un système loup-orignal dans lequel un habitat sous-optimal (fourrage) et la prédation de l'ours indépendante de la densité ont réduit le taux potentiel d'augmentation de l'orignal entre 15 et 20% (Fig. 4). Cette fourchette semble raisonnable car les orignaux ont augmenté de 18% par an lorsque le nombre de loups a diminué de 80% par an dans notre zone d'étude (Larsen et Ward 1995). Le modèle HKLD montre qu'un équilibre de faible densité est établi lorsque la densité d'orignaux se situe entre 0,07 et 0,12/km² (Fig. 3). La variation dépend des effets de la prédation par les ours sur le taux d'accroissement des orignaux (Messier 1994).

DISCUSSION

Réponse fonctionnelle et taux de prédation

Notre modèle prévoit que la courbe de réponse fonctionnelle a déjà atteint une asymptote à 2,4 orignaux/loups/100 jours lorsque les orignaux sont à faible densité. S'il existe une phase dépendante de la densité, elle se situe apparemment quelque part en dessous de 0,20 orignal/km². Nous avons examiné le modèle de Messier (1994) et avons trouvé un problème possible. Les trois taux de prédation les plus bas ont été obtenus à partir d'une seule étude au Québec (Messier et Crête 1985). Ces points avaient un fort effet de levier et réduisaient considérablement l'élévation de sa courbe lorsque la densité tombait en dessous de 0,4 orignal/km².

La courbe de notre modèle dépeint une phase dépendant de la densité parce que nous supposons qu'elle existe (c'est-à-dire que les intercepts $y = 0, x \geq 0$). En changeant nos hypothèses, nous pouvons essentiellement forcer n'importe quelle courbe à travers ces données. Pour trouver le meilleur ajustement, nous devons examiner d'autres preuves sur la prédation des loups. Il y a trois courbes potentiellement utiles que la réponse fonctionnelle pourrait assumer. Premièrement, une courbe linéaire simple avec une interception à 2,4 orignaux/loups/100 jours ; deuxièmement, une courbe de type II avec une interception à 0, ≥ 0 ; et troisièmement, une courbe de type III avec une interception à 0, ≥ 0 .

Le modèle linéaire simple, bien que n'étant pas intuitivement utile, mérite d'être exploré en raison de la biologie qu'il représente. Pour que le taux de prédation des loups soit constant pour toutes les densités d'orignaux, il faut d'abord que les loups soient capables de trouver et de capturer les orignaux, et ensuite que les loups aient une réponse plastique de recherche par unité de capture. Ces deux facteurs suggèrent qu'à des densités d'orignaux supérieures à 0,26/km², le taux de prédation est limité par des facteurs autres que la capacité des loups à trouver et à tuer les orignaux. Ces facteurs pourraient inclure le comportement social des loups qui détermine le temps de manipulation qu'ils passent à tuer des orignaux, ou simplement le fait qu'ils soient énergétiquement rassasiés.

La réponse fonctionnelle de type II est essentiellement la même que le modèle linéaire, sauf que nous avons introduit la restriction logique que lorsque la densité d'orignaux est nulle, le taux de prédation est également nul. Ainsi, les orignaux ne peuvent pas être exterminés par les loups. Néanmoins, les autres attributs du modèle linéaire s'appliquent à un modèle de type II avec une phase abrupte dépendant de la densité. Le taux de prédation des loups est toujours limité par quelque chose d'autre que la capacité de recherche, et les loups peuvent toujours théoriquement conduire leurs proies à une très faible densité.

Les loups peuvent réguler la densité des orignaux si la réponse fonctionnelle est de type III (Messier 1994). Cela s'explique par le fait que les loups « changent » des orignaux et prédatent les autres proies à partir d'un certain seuil de densité d'orignaux. Ainsi, il devrait y avoir une faible densité critique à laquelle le taux d'accroissement de l'orignal est supérieur au taux de prédation des loups, sauvant ainsi l'orignal de l'extinction.

Plusieurs éléments influencent la courbe appropriée pour les loups. Les prédateurs sont plus susceptibles d'avoir une réponse fonctionnelle de type II pour les proies préférées qui sont

distribuées en parcelles (Oaten et Murdoch 1975). Dans notre étude, l'original était une proie préférée et se trouvait en parcelles, ce qui suggère qu'une réponse de type II était la plus appropriée.

Une réponse de type III serait appropriée si les loups se nourrissent d'une manière dépendante de la fréquence, ou s'ils montrent un fort comportement de changement de proie. Les loups ont montré un faible taux de changement de comportement, préférant les orignaux aux caribous, plus abondants (Hayes et al. 2000). Au niveau de la meute, nous n'avons trouvé aucune preuve d'une réponse de type III, quelle que soit la densité des orignaux.

Lorsque l'on projette le type de courbe de réponse fonctionnelle, on ne peut négliger l'importance de l'échelle. Si nous examinons les interactions entre le loup et l'original à l'intérieur d'un seul territoire de meute, une courbe de réponse de type II semble la plus appropriée ; l'original est la proie préférée distribuée en parcelles à l'intérieur du territoire des loups. Ainsi, au niveau du territoire, il est possible que les loups conduisent les orignaux à l'extinction. A une plus grande échelle, les proies peuvent trouver des refuges entre les territoires des meutes (Nelson et Mech 1981), et la courbe devrait être de type III si la courbe de réponse intercepte la densité d'orignaux quelque part au-dessus de zéro, ou si les orignaux sont capturés peu fréquemment à partir des refuges. En fin de compte, nous avons choisi une courbe de type II comme étant le modèle le plus simple et le plus réaliste biologiquement. La véritable forme de la courbe reste cependant inconnue jusqu'à ce que des taux de mortalité inférieurs à 0,2 original/km² soient recueillis. Marshal et Boutin (1999) ont conclu que de grands échantillons de taux de mortalité étaient nécessaires pour différencier les réponses fonctionnelles des loups de type II et de type III. Ils ont suggéré de consacrer plus d'efforts à l'estimation des pertes totales par prédation plutôt que de déterminer la forme de la réponse numérique du loup.

Régulation de la densité des orignaux par la prédation des loups

La question de savoir si deux équilibres stables existent pour l'original a été un débat central entre les écologistes. Walters et al. (1981) ont présenté un modèle montrant des points d'équilibre stable bas et haut (c'est-à-dire le modèle prédation-alimentation), arguant que les loups ne pouvaient pas réguler l'original à un seul équilibre de faible densité. Ce modèle a ensuite été critiqué pour son manque de données quantitatives (Van Ballenberghe 1987). Il n'y a toujours pas d'exemples clairs d'une densité élevée et stable d'orignaux dans un système où les orignaux sont la proie principale et où, en même temps, les loups sont naturellement limités (Gasaway et al. 1992 ; Messier 1994 ; National Research Council 1997). Boertje et al. (1996) ont montré que les orignaux ont atteint une densité de 1,02/km² en Alaska après avoir été soulagé par une densité plus faible par un programme de réduction des loups dans les années 1970 (Gasaway et al. 1983). Après la réduction des loups, les orignaux ont continué à augmenter, apparemment en raison des effets durables de la réduction des loups et d'un climat favorable (Boertje et al. 1996). Cependant, il n'est pas clair si les orignaux étaient à une densité stable plus élevée, car la réduction des loups a été réappliquée dans la région en 1992 pour augmenter le nombre de caribous.

Dans notre zone d'étude, le recrutement des orignaux a fortement diminué lorsque le nombre de loups s'est rétabli (Hayes et al. 2000). La densité des orignaux a atteint un sommet sous 0,45/km² et les orignaux étaient probablement en déclin en 1996 (R. Ward, Yukon Fish and Wildlife Branch, White-horse, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 3C6, données non publiées). Notre modèle prédit que le taux de prédation du loup restera élevé et devrait ramener les orignaux à une densité plus faible.

Gasaway et al. (1992) ont conclu qu'une combinaison de prédation du loup et de l'ours a maintenu les orignaux de l'intérieur de l'Alaska et du Yukon à un équilibre de faible densité autour de 0,15/km². Des études ont montré que la survie des faons d'orignaux peut être plus fortement limitée par la prédation des grizzlis (*Ursus arctos*) que par les loups (Ballard et Larsen 1987 ; Larsen et al. 1989 ; Ballard et Miller 1990 ; Ballard et al. 1991 ; Gasaway et al. 1992). Ainsi, les ours limitent la gamme de densités dans laquelle les populations d'orignaux pourraient naturellement fluctuer (Gasaway et al. 1992 ; Ballard et Van Ballenberghe 1997).

Notre modèle prévoit que le taux de prédation des loups dépassera le taux d'accroissement des orignaux à des densités supérieures à 0,12 orignal/km², et que la prédation des loups joue le rôle clé dans le maintien des orignaux à une faible densité. Le modèle HKLD montre que la prédation de l'ours n'affecte pas beaucoup la plage de densité d'équilibre.

Hayes et al. (1991) et Messier (1994) ont soutenu que la prédation par les loups a un effet plus fort que la prédation par les ours sur la dynamique des populations d'orignaux. Cela s'explique par le fait que les orignaux sont des proies privilégiées toute l'année et que les loups tuent toutes les classes d'âge, tant les mâles que les femelles. **Le taux de survie des adultes a un effet plus important sur le taux d'accroissement des espèces à longue durée de vie que le taux de survie des petits** (Eberhardt et al. 1982 ; Nelson et Peek 1982). Bien que les ours puissent également être des prédateurs importants des orignaux adultes en été et en automne (Boertje et al. 1988), ils ne s'attaquent pas aux orignaux pendant près de la moitié de l'année, c'est-à-dire en hiver. Dans notre zone d'étude, Hayes et al. (2000) ont modélisé les taux de prédation des loups et ont prévu que les loups prélevaient jusqu'à 16% des orignaux plus âgés que les faons en hiver.

Dans tout l'intérieur de l'Alaska et du Yukon, la densité moyenne des orignaux est de 0,15/km² (Gasaway et al. 1992), ce qui est similaire à la densité d'équilibre de 0,12 que nous avons estimée dans notre modèle. Les densités régionales varient de 0,045 à 0,417 orignal/km² (Gasaway et al. 1992), ce qui suggère que les effets de la prédation par le loup sont dynamiques. Il faut s'attendre à des variations, étant donné les nombreux facteurs extrinsèques qui peuvent influencer à la fois la densité des orignaux et le taux de prédation des loups (Skogland 1991 et ses références ; Boutin 1992 ; Messier 1994). **Les facteurs invariants de la densité qui peuvent influencer la disponibilité des proies pour les loups comprennent la récolte, l'hétérogénéité de l'habitat, les refuges pour les proies, la synchronisation des saisons de naissance, les agrégations saisonnières de proies, la taille des proies, l'âge, la vulnérabilité des proies, les espèces de proies alternatives, la prédation des ours et les effets d'autres mortalités compensatoires** (par exemple, la famine, la maladie). Chacun de ces facteurs peut avoir des effets importants sur l'organisation de la communauté prédateur-proie et pourrait temporairement influencer la force avec laquelle la prédation du loup maintient les orignaux à une faible densité. À l'inverse, rien ne prouve que des facteurs extrinsèques peuvent libérer les populations d'orignaux nordiques des effets de la prédation par le loup suffisamment longtemps pour leur permettre d'atteindre des densités stables plus élevées qui sont régulées par l'approvisionnement en nourriture.

Notre modèle prédit que le taux de prédation par le loup est plus fort que ce qui avait été estimé précédemment lorsque la densité des orignaux est inférieure à 0,5/km² (Fig. 3). Notre modèle prédit également que la prédation par le loup maintiendra les orignaux dans une fourchette de densité étroite de 0,07-0,12/km², près de l'équilibre de faible densité de 0,15/km² estimé par Gasaway et

al. (1992). Dans la plupart des régions du Yukon, la densité des orignaux est inférieure à $0,2/\text{km}^2$ (R. Ward, données non publiées), ce qui suggère que notre modèle est raisonnablement adapté. Notre modèle prédit également que les orignaux du Yukon ne peuvent pas échapper à la limite supérieure de densité de $1,0/\text{km}^2$ (Messier 1994) et atteindre une densité stable plus élevée régulée par l'approvisionnement en nourriture.

Nous n'avons pas non plus trouvé de preuve que le fait de libérer temporairement les orignaux de la prédation des loups aura des effets positifs à long terme sur les orignaux. La modélisation des taux de prédation des meutes de loups indique que la prédation devrait conduire les orignaux de la FSA à une plus faible densité dans notre zone d'étude (Hayes et al. 2000), et il y a des preuves que cela se produit. Les taux de survie des orignaux sont aussi directement limités par des événements hors équilibre, incluant les hivers rigoureux, la chasse excessive (Gasaway et al. 1983, 1992) et la prédation par les ours (Boertje et al. 1988 ; Larsen et al. 1989). Lorsqu'ils sont combinés aux effets de premier ordre de la prédation par les loups, ces facteurs peuvent agir de plus en plus anti-régulatrice, entraînant le déclin des orignaux jusqu'à une densité encore plus faible. Nous recommandons que les taux de récolte soient fixés de façon conservatrice dans les régions nordiques où les loups et les ours sont naturellement limités. Lorsque les conditions sont particulièrement défavorables pour l'original, il pourrait n'y avoir aucun surplus de récolte disponible.

Nous sommes d'accord avec Marshal et Boutin (1999) pour dire que la recherche sur la forme de la courbe de réponse fonctionnelle du loup sera moins révélatrice des relations entre le loup et l'original que les modèles de taux de prédation. Le modèle HKLD prédit que le taux de prédation du loup dépasse déjà le taux d'accroissement de l'original lorsque les densités tombent en dessous de $0,26$ original/ km^2 , et la forme de la courbe de réponse fonctionnelle qui augmente rapidement n'a pas d'importance. Pour déterminer si les loups régulent efficacement la densité des orignaux, d'autres expériences de gestion adaptative sont nécessaires pour révéler la nature de la prédation des loups en fonction de la densité à des densités plus faibles ($<0,2$ original/ km^2) et plus élevées ($>0,5$ original/ km^2) que celles que nous avons étudiées.