

# Taux de prédation des loups au cours de l'hiver dans un système à faible densité d'orignaux en Alaska

The Journal of Wildlife Management 77(8):1512–1522; 2013; DOI: 10.1002/jwmg.603



*Population Ecology*

## Wolf Kill Rates Across Winter in a Low-Density Moose System in Alaska

BRYCE C. LAKE,<sup>1</sup> *Yukon Flats National Wildlife Refuge, U. S. Fish and Wildlife Service, 101 12th Avenue, Room 264, Fairbanks, AK 99701*

MARK R. BERTRAM, *Yukon Flats National Wildlife Refuge, U. S. Fish and Wildlife Service, 101 12th Avenue, Room 264, Fairbanks, AK 99701*

NIKKI GULDAGER, *Yukon Flats National Wildlife Refuge, U. S. Fish and Wildlife Service, 101 12th Avenue, Room 264, Fairbanks, AK 99701*

JASON R. CAIKOSKI, *Alaska Department of Fish and Game, 1300 College Road, Fairbanks, AK 99701-1599*

ROBERT O. STEPHENSON, *Alaska Department of Fish and Game, 1300 College Road, Fairbanks, AK 99701-1599*

### Résumé

Les taux de prédation des loups (*Canis lupus*) sont fondamentaux pour comprendre la prédation, mais ils ne sont pas bien connus pour les faibles densités d'orignaux (*Alces alces*). Nous avons étudié les taux de prédation de 6 meutes (2 à 10 loups par meute) pendant 2 hivers sur les plaines du Yukon, une région de l'Est de l'Alaska intérieure où l'orignal était le seul ongulé à être prédaté, avec des densités <0,2 orignal/km<sup>2</sup>. Nos objectifs étaient de comparer les taux de prédation avec ceux des régions où la densité d'orignaux est plus élevée, et de déterminer les tendances potentielles des taux de prédation au cours de **l'hiver**. Nous avons localisé les orignaux tués par les loups en février-mars 2009 et en novembre 2009 - mars 2010 à l'aide de techniques de suivi aérien et de groupes de localisation par système de positionnement global (GPS). Les loups ont tué plus d'orignaux au **début** que vers la fin de l'hiver ( $\beta_{\text{MONTH}} = -0,02$  orignal/meute/jour, IC 95% = 0,01 à 0,04), et les estimations du taux de prédation (moyenne, IC 95%) étaient les plus élevées en novembre (0,033 orignal/loup/jour, 0,011-0,055) et les plus faibles en février (0,011, 0,002-0,02). Les taux de prédation étaient similaires entre février et mars 2009 (0,019 orignal/loup/jour, 0,01-0,03) et 2010 (0,018, 0,01-0,03). **La composition des proies était principalement constituée de femelles adultes (39%) et de jeunes de l'année (35%).** Nous attribuons un taux de mortalité élevé au début de l'hiver à la prédation sur des jeunes de l'année plus **vulnérables**. Les taux de prédation de notre étude étaient similaires à ceux d'autres études où les orignaux étaient présents en plus grande densité. Nous suggérons que très peu, voire aucun, des systèmes loup-orignal en Alaska et au Yukon connaissent une phase de **réponse fonctionnelle** dépendant de la densité, et que les loups répondent plutôt **numériquement** aux changements de densité ou de disponibilité des orignaux en l'absence de **proies alternatives**. Par le biais d'une **réponse numérique**, les taux de prédation des loups peuvent se rapprocher du potentiel de croissance annuel de la population d'orignaux, contribuant ainsi à la persistance de faibles densités d'orignaux et de loups sur les plaines du Yukon. Publié en 2013. Cet article est une œuvre du gouvernement Américain et est dans le domaine public aux États-Unis.

### INTRODUCTION

La question de savoir si le taux de prédation des loups (*Canis lupus*) diminue lorsque la densité des orignaux (*Alces alces*) est faible présente un intérêt théorique et pratique pour la gestion de la faune (Messier 1994, Eberhardt 1997, Hayes et Harestad 2000). **L'idée d'un taux de prédation décroissant ou d'une réponse fonctionnelle** (Holling 1959) s'appuie sur la banalité selon laquelle aucune proie ne peut être tuée lorsque la densité des proies est nulle. Pour les systèmes loup-orignal, des taux de prédation réduits ont été observés au Québec où les densités de proies variaient de 0,17 à 0,23

original/km<sup>2</sup> (Messier et Crete 1985, Messier 1994). Cependant, après avoir analysé les taux de prédation de ces études et d'autres, Eberhardt (1997) a trouvé peu de preuves de la réduction des taux de prédation à de faibles densités d'orignaux. Plus tard, Hayes et Harestad (2000) ont observé que les loups du Yukon maintenaient des taux de mortalité élevés à des densités d'orignaux légèrement supérieures (0,26-0,44 orignaux/km<sup>2</sup>) à celles du Québec, remettant en question les densités d'orignaux auxquelles les taux de mortalité peuvent être réduits, ainsi que l'impact des loups sur les proies ongulées à faible densité.

Le taux de prédation, ou la proportion de la population de proies éliminée par la prédation, fournit des informations supplémentaires pour comprendre les impacts de la prédation des loups sur les proies ongulées (Messier 1994, Hayes et Harestad 2000, Eberhardt et al. 2003, Vucetich et al. 2011). Le taux de prédation peut être calculé comme le produit du nombre de loups présents et de leur taux de prédation par individu divisé par le nombre de proies présentes (Vucetich et al. 2011). Pour les orignaux à des densités  $\leq 0,6$  orignaux/km<sup>2</sup>, le modèle de Messier (1994) a suggéré que la perte au profit des loups était dépendante de la densité. Hayes et Harestad (2000) ont inclus des estimations supplémentaires du taux de prédation qui n'étaient pas réduites aux faibles densités d'orignaux, démontrant ainsi que les taux de prédation étaient auparavant sous-estimés aux faibles densités de proies. Vucetich et al. (2011) ont montré que dans 3 systèmes, une grande partie de la variation du taux de prédation était liée au rapport loup/proie.

Des densités de loups allant jusqu'à 2-3 loups/1 000 km<sup>2</sup> ont été observées dans des systèmes à faible densité d'orignaux (Gasaway et al. 1992, Messier 1994). La présence de loups dans ces systèmes était probablement liée à la disponibilité de **proies vulnérables** parmi les ongulés (Peterson 1977, Mech et Peterson 2003), qui étaient souvent des jeunes de l'année et des femelles adultes (Peterson et al. 1984, Mech et al. 1995, Smith et al. 2004). De plus, ces schémas de prédation peuvent changer au cours de l'hiver en raison de la **disponibilité** et de la **vulnérabilité** changeantes de la base de proies (Carbyn 1983, Metz et al. 2012). Par exemple, Carbyn (1983) et Metz et al. (2012) ont observé que les loups s'attaquaient aux wapitis (*Cervus elaphus*) jeunes de l'année au début de l'hiver lorsqu'ils étaient les plus abondants, et aux wapitis adultes à la fin de l'hiver et au printemps. Bien que la recherche sur les systèmes loup-wapitis ait démontré que les taux de prédation peuvent varier au cours de l'hiver (Carbyn 1983, Smith et al. 2004, Metz et al. 2012), cela n'a pas été étudié dans les systèmes loup-original en Alaska ou au Yukon.

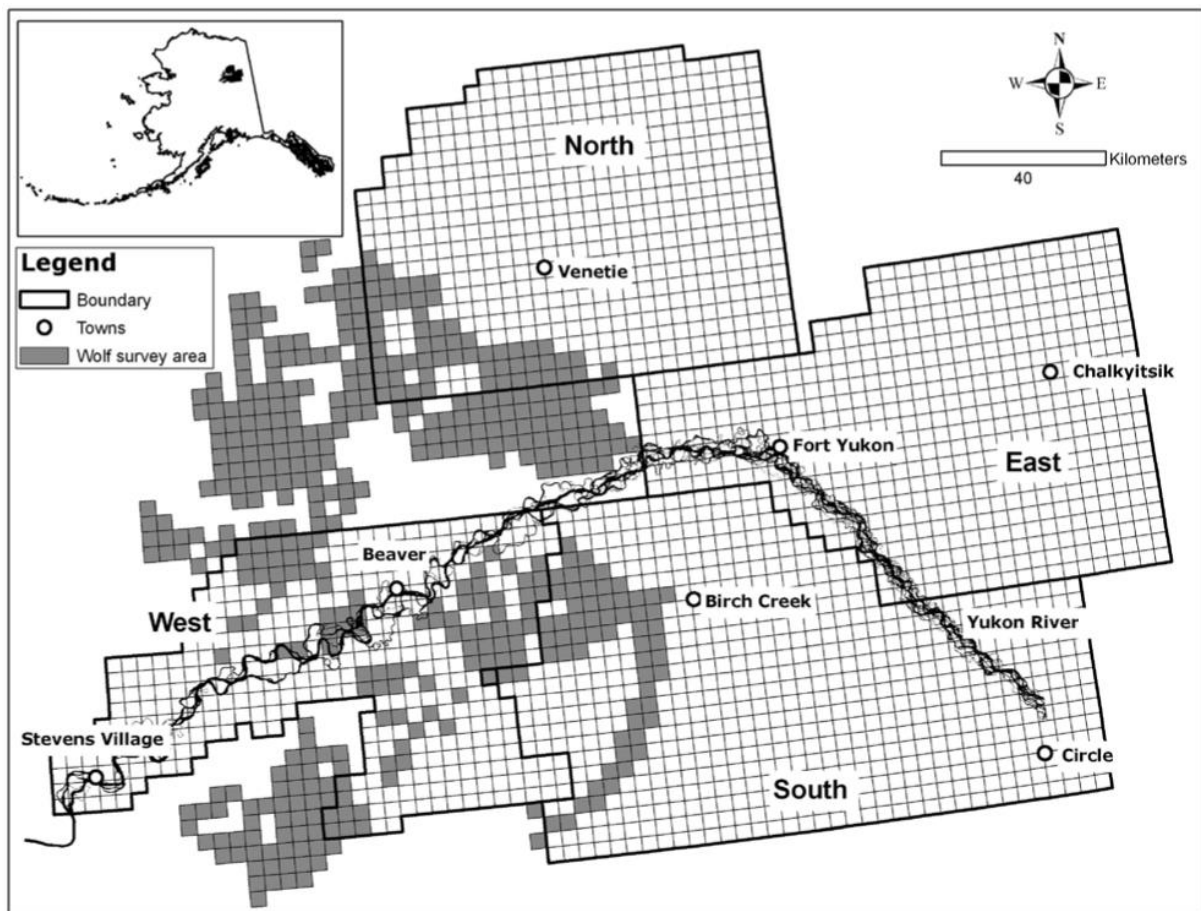
Nous avons eu l'occasion unique d'étudier les taux de prédation des loups au cours de l'hiver dans un système à faible densité ( $<0,2$  orignaux/km<sup>2</sup>) et à **un seul ongulé** (Gasaway et al. 1992, Caikoski 2010, Lake 2010). Nous avons combiné des données provenant de groupes de systèmes de positionnement global (GPS) (Sand et al. 2005, Webb et al. 2008, Ruth et al. 2010) et du suivi par télémétrie aérienne (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Hayes et al. 2000) au cours des hivers 2009 et 2010 pour estimer les taux de prédation. Nos principaux objectifs étaient de comparer les taux de prédation sur les plaines du Yukon, dans l'Est de l'Alaska intérieur, à ceux des régions où les orignaux sont plus denses, et de déterminer les tendances potentielles des taux de prédation au cours de l'hiver.

## ZONE D'ÉTUDE

Nous avons équipé des loups avec des colliers-radio dans les plaines du Yukon en Alaska (Yukon Flats National Wildlife Refuge, Alaska Game Management Unit 25D), à moins de 60 km du village

de Beaver, Alaska (Fig. 1 ; 66°21' N 147°23' W). Il n'existait aucune route et tous les déplacements se faisaient par avion ou par hélicoptère. Cette région était caractérisée par des forêts mixtes d'épinette noire (*Picea mariana*), d'épinette blanche (*P. glauca*), de peuplier baumier (*Populus balsamifera*), de peuplier faux-tremble (*P. tremuloides*) et de bouleau à papier (*Betula papyrifera*), ainsi que par des fourrés de grands arbustes comprenant des saules (*Salix* sp.) et des aulnes (*Alnus* sp.). De nombreuses zones humides, des prairies de graminoides (*Arctagrostis* spp., *Beckmannia erucaeformis*, *Bromus* spp., *Calamagrostis* spp., *Eriophorum* spp, *Hordeum jubatum*, *Poa glaucus*, *Triglochin* spp.), de carex (*Carex* spp.) et de tapis flottants de végétation de tourbière (*Menyanthes trifoliata*, *Potentilla palustris*, *Caltha palustris*, *Equisetum* spp.). Des hautes terres et des montagnes délimitaient notre zone d'étude au nord et au sud, avec des altitudes allant de 91 m à 912 m. Les habitats des hautes terres étaient constitués d'aulnes, de saules, de bouleaux nains (*Betula nana*), de thé du Labrador (*Ledum decumbens*), de camarines (*Empetrum nigrum*) et de myrtilles (*Vaccinium uliginosum*).

Le climat était subarctique, caractérisé par des hivers froids et des étés secs, avec une gamme de températures allant de -51°C en janvier à 37°C en juillet. L'épaisseur de la neige était bien inférieure à 90 cm, une valeur critique pour le déplacement et la survie des orignaux (Coady 1974, Gasaway et al. 1992). Les profondeurs mesurées aux stations de Lower Beaver Creek et du lac Vunzik étaient modérées à faibles en mars 2009 (69 cm) et en mars 2010 (48 cm), et étaient en moyenne de 52 cm et 64 cm, respectivement, en mars de 1999 à 2010 (National Resources Conservation Service 2010).



**Figure 1.** Zone de déplacement des orignaux dans les plaines du Yukon, Alaska, États-Unis, 2001-2011. Dans chacune des cinq zones, les orignaux ont été comptés dans un échantillon de blocs de 14 km<sup>2</sup>. La zone d'étude des loups (blocs ombragés) correspond aux emplacements obtenus à partir de loups marqués dans 8 meutes en février et mars 2009, et de novembre 2009 à mars 2010. Nous montrons également les limites de 4 autres relevés d'orignaux.

La proie principale des loups était l'orignal, et les densités étaient faibles ( $<0,2$  orignal/km<sup>2</sup>; Caikoski 2010, Lake 2010). Les proies mineures étaient le castor (*Castor canadensis*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*). Les densités de loups de novembre 2009 et mars 2010 variaient de 3,5 à 3,7/1 000 km<sup>2</sup> (Lake et al. 2013). Les densités d'ours noirs (*Ursus americanus*) étaient élevées à  $\geq 155$  ours indépendants/1 000 km<sup>2</sup> en 2010 (Caikoski 2011). Le grizzli (*Ursus arctos*) était présent et on pense que les densités étaient faibles (Bertram et Vivion 2002). La récolte déclarée d'orignaux était en moyenne de 130 par an entre 2002 et 2009 (Lake 2010). Les rapports entre les orignaux adultes mâles et femelles étaient supérieurs au seuil minimal de gestion de 30-100 (Young et Boertje 2008, Lake 2010), ce qui reflète une récolte légère à modérée au cours de la période 1992-2010.

## MÉTHODES

### Densité des orignaux

Nous avons effectué des relevés aériens d'orignaux à partir d'aéronefs à voilure fixe et utilisé une méthode d'estimation géospatiale de la population (GSPE) (Ver Hoef 2008) pour estimer la densité des orignaux. Kellie et DeLong (2006) fournissent une description de la méthodologie de terrain et de l'analyse des données pour les relevés GSPE et un manuel de logiciel est disponible pour aider à la saisie et à la gestion des données (De Long 2006). Les unités d'échantillonnage couvraient 14 km<sup>2</sup>, et ont été définies en utilisant 2 minutes de latitude et 5 minutes de longitude (Fig. 1). Les unités ont été classées en strates de haute et de basse densité en effectuant un seul transect au centre et en recherchant des orignaux ou des traces. La densité et la variance des orignaux ont été calculées en mesurant la corrélation spatiale entre les unités d'échantillonnage et en modélisant cette relation en fonction de la distance (Ver Hoef 2008).

Nous avons recensé les orignaux dans 5 zones différentes des plaines du Yukon (Fig. 1) entre 2001 et 2011. Toutes les zones de relevé n'ont pas été échantillonnées toutes les années (Tableau 1) en raison des besoins de gestion, des contraintes de financement, des conditions de neige inadéquates et des mauvaises conditions de vol. Quatre zones de relevé ont été établies avant cette étude. Nous avons établi une cinquième zone d'étude, appelée zone d'étude des loups, sur la base des localisations GPS obtenues auprès de 6 meutes équipées de colliers-radio à très haute fréquence (VHF) en février et mars 2009, et de 6 meutes de loups équipées de colliers-radio GPS de novembre 2009 à mars 2010 (Fig. 1). Nous avons superposé une grille d'unités d'échantillonnage aux emplacements GPS pour déterminer l'étendue de cette zone d'étude. La zone d'étude des loups correspondait aux unités d'échantillonnage contenant un emplacement GPS. Les observateurs ont mené des enquêtes à l'automne (octobre, novembre) ou à la fin de l'hiver (mars), et ont échantillonné de 60 à 174 unités par enquête (Tableau 1).

### Capture de loups

Nous avons capturé les loups en novembre 2008, mars 2009, novembre 2009 et avril 2010. Les loups ont été initialement localisés par des pilotes expérimentés en pistage aérien qui ont cherché des traces dans la neige et les ont suivies jusqu'à ce que la meute soit localisée (Stephenson 1978). Nous avons effectué des captures ultérieures pour radio-équiper d'autres loups dans des meutes déjà instrumentées, et en mars 2009, nous avons radio-équipé des loups dans deux meutes nouvellement localisées.

Nous avons procédé à l'immobilisation chimique des loups à l'aide d'un hélicoptère à moteur à piston (protocole de soins aux animaux de la région 7 de l'U.S. Fish and Wildlife Service,



n°200802222). Nous avons piqué les loups avec une seringue à projectile de 3 cm<sup>3</sup> munie d'une aiguille barbelée de 1,9 cm (Palmer Cap-chur™ ; Powder Springs, GA) chargée de 540 mg ou 572 mg de tilétamine HCL et de zolazépam HCL (Telazol1 ; Fort Dodge Animal Health, Fort Dodge, IA ; Ballard et al. 1991). Nous avons utilisé l'usure et la coloration des dents, la taille du corps et le gonflement de l'épiphyse distale du radius pour différencier les jeunes de l'année, les yearlings et les adultes (Gipson et al. 2000, Adams et al. 2008). Nous avons attaché des colliers-radio VHF Telonics (Mesa, AZ) modèle 500 à 21 loups dans 8 meutes. En novembre 2009, nous avons marqué 9 loups de 6 meutes avec des colliers-radio GPS Telonics modèle TGW-3580, y compris 4 meutes qui contenaient précédemment des loups avec des colliers-radio VHF. Les colliers-radio GPS comprenaient un émetteur VHF, étaient programmés pour enregistrer 8 positions par jour et avaient une durée de vie de batterie prévue jusqu'en mai 2010. Ces colliers-radio étaient équipés d'une liaison montante par satellite Argos pour obtenir des localisations quotidiennes. Nous avons accédé aux données de localisation stockées sur le collier-radio après la recapture en avril 2010.

**Tableau 1.** Densité d'originaux sur les plaines du Yukon, Alaska, USA dans 5 zones d'étude, 2001-2011. Les relevés d'automne ont été effectués en octobre et novembre

Survey size (km <sup>2</sup> )	Month or season and year	No. units sampled	Density (moose/km <sup>2</sup> )	95% CI
Wolf study area-6332 West-5878	Mar 2011	104	0.05	0.04–0.07
	Fall 2001	100	0.11	0.08–0.15
	Mar 2003	85	0.09	0.06–0.12
	Mar 2004	91	0.11	0.08–0.13
	Fall 2004	93	0.09	0.06–0.11
	Fall 2006	97	0.07	0.05–0.09
	Mar 2008	91	0.05	0.04–0.06
	Fall 2008	174	0.08	0.07–0.10
	Fall 2010	104	0.08	0.05–0.10
	East-7516	Fall 2001	114	0.07
Mar 2004		113	0.05	0.04–0.07
Fall 2004		113	0.10	0.08–0.13
Fall 2005		121	0.13	0.09–0.18
Fall 2006		117	0.11	0.08–0.13
Fall 2007		110	0.08	0.05–0.11
North-7316		Fall 2004	60	0.08
	Fall 2005	102	0.06	0.03–0.09
	South-9293	Fall 2006	87	0.08

### Sites de prédation « kill-site »

Nous avons effectué des vols de télémétrie pour localiser les loups munis de colliers-radio VHF à l'aide d'un avion en tandem. Bien que nous ayons prévu de suivre les loups par voie aérienne pendant 2 périodes de 14 jours consécutifs chacune pour localiser les sites de prédation, les conditions météorologiques ont tronqué notre échantillonnage à un intervalle de 13 jours en février 2009 ( $n = 5$  meutes) et un intervalle de 8 jours en mars 2009 ( $n = 6$  meutes). Lors de chaque vol, nous avons localisé la meute, en enregistrant l'emplacement, la taille de la meute et la présence d'un animal prédaté. Nous avons ensuite effectué un retour en arrière par voie aérienne en suivant les traces dans la neige jusqu'à l'emplacement de la veille afin de localiser tous les originaux tués par chaque meute pendant l'intervalle d'échantillonnage (Ballard et al. 1987, Dale et al. 1995). Nous avons tenté de déterminer l'âge (jeune de l'année et adulte) et le sexe des animaux fraîchement prédatés. Cependant, l'évaluation à partir de l'air n'était souvent pas possible parce que souvent la proie était consommée et le squelette était désarticulé.

Nous avons programmé les colliers-radio GPS pour qu'ils enregistrent un emplacement toutes les 3 heures, bien que nous n'ayons reçu que 6 des 8 emplacements quotidiens en raison des limites de transfert de données avec la liaison montante par satellite. Webb et al. (2008) ont rapporté que la détection des grandes proies tuées, comme l'original, était de 100% lorsque les localisations étaient acquises à des intervalles allant jusqu'à 4 heures. Une fois les positions GPS acquises, elles ont été

recueillies et traitées par CLS America, Inc. (Largo, MD) avant d'être mis à disposition pour téléchargement sur leur site web. Nous avons décodé les données brutes dans un format interprétable avec le convertisseur de données Argos ADC-T03 pour GPS Gen3. Nous avons ensuite filtré les données à l'aide d'un programme (SAS version 9.1.3 ; SAS Institute, Cary, NC) afin d'éliminer les lieux redondants, converti les heures du temps universel coordonné au temps standard de l'Alaska, et ajusté les dates en conséquence. **Du 9 novembre 2009 au 31 mars 2010, nous avons obtenu 5 734 localisations à partir de 9 colliers-radio GPS dans 6 meutes.**

Nous avons utilisé les localisations de loups reçues par liaison satellite montante et l'algorithme développé par Knopff et al. (2009) pour identifier les grappes de localisations GPS. Pour spécifier la distance à laquelle les emplacements étaient considérés comme une grappe, nous avons inspecté la distribution spatiale des emplacements GPS des loups à l'aide de 9 carcasses de proies localisées par voie aérienne entre le 25 novembre et le 21 décembre 2009. Conformément à Webb et al. (2008),  $\geq 75\%$  des localisations de loups se trouvaient à moins de 300 m des animaux tués et nous avons utilisé cette distance pour identifier les grappes. Pour chaque grappe, l'algorithme a identifié le centre géométrique et a produit un tableau de statistiques descriptives.

Nous avons commencé l'identification des **grappes** GPS le 11 novembre 2009 afin de permettre aux loups de récupérer au moins 7 jours après leur capture. Nous avons suivi 4 meutes (Lost Creek, Hodzana, Beaver Creek, et Crazy Slough) jusqu'au 31 mars 2010, produisant 521 grappes. Nous avons perdu le contact avec la meute de Hodzana Mouth en janvier 2010, **lorsque les 3 individus radio-équipés ont été tués par d'autres loups** ; nous avons identifié 37 grappes au cours des 3 mois de suivi. Nous avons suivi la meute de Bald Knob de décembre 2009 au 31 mars 2010 et 86 grappes se sont formées. Tous les colliers-radio GPS ont présenté un succès de fixation élevé ( $\bar{\chi} = 98\%$ , fourchette = 96-99%), probablement en raison du terrain plat et du manque de couvert forestier en hiver.

Nous avons localisé par voie aérienne le centre géométrique de chaque grappe dans les 14 jours suivant son établissement en utilisant un GPS dans un avion tandem qui volait à 100-120 km/heure et à 50-100 m au-dessus du sol. À partir du centre de chaque groupe, nous avons recherché les animaux tués en volant en cercles concentriques, distants d'environ 150-200 m, et en nous déplaçant progressivement vers l'extérieur. Nous avons noté les indices dans la neige (traces, lits) et avons mis fin à la recherche d'un groupe lorsque nous avons cessé de rencontrer des indices autres que le chemin de déplacement de la meute de loups. Le pilote et l'observateur recherchaient tout indice de mise à mort (preuves de poursuite, sang dans la neige) ou la présence d'une carcasse ou de restes d'original (contenu de la panse, poils, cage thoracique, pattes et pelvis). Si nous rencontrions un animal tué, nous enregistrons les données relatives à cet animal de la même manière que pour le pistage aérien. Nous avons enregistré l'état des traces dans la neige à chaque groupe comme étant fraîches, anciennes ou inexistantes, étant donné que nous n'étions pas sûrs d'observer une victime si elle était présente là où des traces anciennes ou inexistantes étaient rencontrées. Nous avons ensuite utilisé ces observations lors de l'identification des sites de prédation à l'aide d'un **modèle prédictif** et avons éliminé les groupes qui présentaient des traces anciennes ou inexistantes. Les **traces fraîches** n'étaient pas recouvertes de neige et brillaient au soleil, les **anciennes traces** étaient recouvertes de neige ou de neige fraîche mais étaient encore discernables dans la neige, et dans certains cas, après une récente chute de neige ou une tempête de vent, les traces étaient complètement recouvertes de neige et classées comme inexistantes. Nous

avons prévu de localiser par voie aérienne toutes les grappes chaque semaine en suivant notre spécification d'un algorithme de clustering à distance (Knopff et al. 2009) ; cependant, cela n'a pas été possible en raison du mauvais temps. De plus, bien que les colliers-radio aient commencé à enregistrer les emplacements au début du mois de novembre 2009, nous n'avons pas commencé à localiser les grappes par voie aérienne avant le 22 décembre 2009, la grappe GPS la plus ancienne ayant été initié le 9 décembre 2009. Avant le 22 décembre 2009, nous avons concentré nos efforts de terrain sur la télémétrie aérienne afin d'établir les paramètres de distance permettant d'identifier une grappe dans les algorithmes, comme décrit ci-dessus. Afin d'identifier la présence de carcasses de proie effectuées avant le 22 décembre 2009, nous avons approché les grappes avec un hélicoptère le 25 avril 2010 après la fonte des neiges, ce qui a facilité l'observation des cas. L'utilisation d'un hélicoptère nous a permis de rechercher des preuves de prédation depuis le sol ou en planant juste au-dessus des arbres et des broussailles lorsque l'atterrissage n'était pas possible. Nous notons que nous avons terminé la collecte des emplacements GPS le 31 mars 2010, mais le vol a été synchronisé avec la fonte des neiges, qui ne s'est pas terminée avant la fin avril.

Nous n'avons pas reçu tous les emplacements par jour en raison des limites de la liaison montante par satellite décrites précédemment ; par conséquent, certaines grappes qui ont commencées 3 heures avant ou qui se sont terminées 3 heures après les emplacements manquants n'ont pas été identifiées et n'ont donc pas été localisées par voie aérienne. Les emplacements non reçus étaient analogues à l'échec de la localisation. Avec un intervalle similaire de 3 heures, Knopff et al. (2009) ont conclu que l'estimation du taux de prédation pour les espèces ayant un long temps de manipulation des proies, comme les loups dans notre étude ( $\bar{\chi} = 82$  h sur une carcasse à partir des données GPS), n'était pas biaisée par l'échec de la localisation jusqu'à ce qu'elle tombe en dessous de 45%.

Afin d'évaluer notre méthode d'identification et de localisation aérienne des animaux tués à l'aide de grappes GPS, nous avons effectué deux périodes supplémentaires de suivi aérien de 11 et 12 jours à la fin de l'hiver 2010. Nous avons localisé les animaux tués en utilisant des méthodes identiques à celles utilisées pour la collecte de données avec les colliers-radio VHF sur les loups. Après les périodes de suivi aérien, nous avons identifié puis localisé par voie aérienne toutes les grappes. Nous avons comparé l'identification d'une grappe GPS sur les animaux tués localisés par le suivi aérien et la localisation aérienne d'un animal tué sur ces groupes. De plus, en localisant par voie aérienne toutes les grappes GPS, nous avons comparé si nous avons manqué des cas par pistage aérien mais si nous les avons ensuite identifiées et localisées avec des grappes. Notre méthode d'évaluation des grappes GPS était identique à celle de Franke et al. (2006) et analogue à celle de Smith et al. (2004) qui ont utilisé une méthode de double comptage, et ont comparé les localisations terrestres et aériennes des cas de prédation pour estimer le nombre de cas non trouvés par l'une ou l'autre méthode.

La composition des proies sur les sites de prédation a été principalement déterminée en volant vers les sites de prédation ( $n = 57/89$  sites de prédation) avec un hélicoptère ( $n = 52$ ), ou un avion ( $n = 5$ ), et en localisant les restes de proies au sol. Le 3 mars et le 21 avril 2009, nous nous sommes rendus en hélicoptère sur 12 des 18 cadavres repérés par voie aérienne en février et mars 2009, et nous avons atterri sur un cadavre en avion. Pour les cas localisés par voie aérienne entre novembre 2009 et mars 2010, nous en avons sélectionné 30 au hasard (environ 5 par meute) et les avons visités en hélicoptère le 25 avril 2010. A cette date, nous avons également échantillonné de manière

opportuniste 10 kill-site avec un hélicoptère qui étaient associés à des grappes faites en novembre et début décembre 2009. Nous avons auparavant atterri sur 4 kills avec un avion. En raison du manque de terrain ouvert, nous n'avons pas pu atterrir sur certains kill-sites ( $n = 22/52$ ) avec un hélicoptère. Nous avons localisé des restes de proies (crâne, bassin) à certains sites où nous avons atterri, ce qui nous a permis de déterminer la composition par sexe et par âge pour un échantillon d'originaux tués ( $n = 19/57$ ; Edwards et al. 1982). De plus, nous avons également déterminé la composition des proies pour 4 kills en nous basant sur des observations depuis les airs. Nous avons observé un jeune de l'année fraîchement tué, une femelle adulte et un jeune de l'année qui étaient vivants la veille de la formation d'un groupe, et 1 squelette adulte entièrement articulé de sexe inconnu. Nous avons recueilli une mandibule d'original adulte chaque fois que cela était possible ( $n = 10$ ). Tous les échantillons de dents incisives ont été vieillis par sectionnement et comptage des anneaux de ciment (Matson's Laboratory, Milltown, MT).

### **Modèle de site de prédation...**

#### **Taux de prédation en hiver et taux de prédation**

Nous avons estimé les taux de prédation (Kill-rate) en février et mars 2009 à l'aide de données acquises lors du suivi aérien des loups à l'aide de colliers-radio VHF, et de novembre 2009 à mars 2010 à l'aide de colliers-radio GPS sur les loups, et de l'étude aérienne de grappes d'emplacements GPS. Pour estimer les Kill-rate, nous n'avons utilisé que les kills frais effectués après le premier jour de l'intervalle d'échantillonnage. Nous avons exclu les animaux tués le premier jour car leur inclusion aurait faussé le Kill-rate (Fuller et Keith 1980). Pour les groupes où nous avons observé des traces fraîches ou un animal tué, nous avons utilisé les informations sur la présence ou l'absence d'un animal tué provenant de la localisation aérienne des groupes. Pour les grappes où nous n'avons pas observé de traces fraîches ou d'animaux tués, nous avons appliqué le modèle prédictif pour déterminer si un animal tué était présent ou non dans un groupe (Webb et al. 2008; Knopff et al. 2009, 2010).

Nous avons estimé le Kill-rate en utilisant un estimateur de ratio (Hebblewhite et al. 2003) mis en œuvre avec PROC SURVEYMEANS (SAS version 9.1.3). Nous avons calculé le Kill-rate (original/loup/jour) en divisant le nombre de kills par le nombre de jours-loups estimé pour une meute donnée (Becker et al. 2009). Le nombre de jours-loups est le produit de la taille moyenne de la meute en déplacement (Messier 1985) et du nombre de jours pendant lesquels la meute a été observée. La taille de la meute en déplacement reflétait le nombre moyen de loups (2-10; Tableau 2) qui se déplaçaient et se nourrissaient ensemble au cours d'un mois, sur la base de 2-15 observations aériennes. Les augmentations ou les diminutions de la taille de la meute ont entraîné des tailles de meute en déplacement qui n'étaient pas des nombres entiers. Nous avons estimé les taux de mortalité hivernale mensuellement de novembre 2009 à mars 2010 et de février à mars en 2009 et 2010. Bien que nous ayons utilisé des approches différentes en 2009 (suivi aérien VHF) et en 2010 (grappes de localisations GPS), la comparaison entre les années est raisonnable car nous avons localisé par voie aérienne 81% de toutes les grappes à la fin de l'hiver 2010 pour vérifier les kills, et parmi les grappes non localisées, tous ont été classés comme non tués par le modèle de Kill-site.

Nous avons étudié la variation des taux de prédation mensuels par meute (originaux/meute/jour) en utilisant la procédure des modèles linéaires généraux (SAS version 9.1.3) et une approche de sélection de modèle basée sur l'AICc (Burnham et Anderson 2002). Nous avons inclus la taille de



la meute dans tous les modèles parce que des recherches antérieures ont démontré l'influence de la taille de la meute lors de l'examen de la variation des taux de mortalité (Thurber et Peterson 1993, Hayes et al. 2000, Becker et al. 2009). Nous avons examiné 3 modèles concurrents : un modèle nul sans changement (intercept seulement), un changement entre les mois (intercept et mois comme variable catégorique), et une tendance linéaire (intercept et mois comme variable de tendance continue) pour examiner l'hypothèse selon laquelle les taux de prédation augmentent ou diminuent au cours de l'hiver (Smith et al. 2004).

Nous avons estimé le taux de prédation hivernal (taux de prédation des loups / densité des orignaux ; Messier 1994, Hayes et Harestad 2000, Vucetich et al. 2011) pendant 151 jours (Nov 2009-Mar 2010) d'étude du taux de prédation des loups en hiver. D'autres chercheurs ont extrapolé les taux de prédation en hiver à des taux annuels avec un **facteur de correction** pour tenir compte de la prédation plus faible pendant d'autres périodes de l'année (Messier 1994, Hayes et Harestad 2000, Vucetich et al. 2011), mais nous manquions de données sur les taux de prédation hors hiver nécessaires pour estimer un taux annuel.

## RÉSULTATS

La densité des orignaux dans la zone d'étude du loup en mars 2011 était de 0,05 orignal/km<sup>2</sup> (IC à 95% = 0,04-0,07 ; Tableau 1). Dans l'ensemble des plaines du Yukon, les densités d'orignaux provenant des relevés d'automne et de printemps ont toutes été uniformément faibles depuis au moins 2001 (Tableau 1). Les densités d'orignaux dans la zone de relevé ouest qui chevauchait 20% de la zone d'étude du loup variaient entre 0,05 orignal/km<sup>2</sup> (IC 95% = 0,04-0,06 ; 2008) et 0,11 (0,08-0,13 ; 2004) au printemps, et 0,07 (0,05-0,09 ; 2006) et 0,11 (0,08-0,15 ; 2001) à l'automne.

Nous avons utilisé les données de 280 groupes où nous avons détecté des traces fraîches de loups ou un animal tué pour prédire la probabilité qu'un groupe représente un animal tué ou non. La plupart des grappes ( $n = 221$ ) étaient des non-kills et 59 des kills. Un test de qualité d'ajustement a indiqué que le modèle global s'ajustait modérément bien au modèle logistique ( $\chi^2_8 = 12,70$ ,  $P = 0,12$ ). Le modèle le mieux étayé par les données comprenait la meute individuelle et le nombre d'emplacements d'une grappe (Tableau 3). La probabilité qu'une grappe soit une prédation augmentait avec le nombre d'emplacements (localisation) d'une grappe ( $\beta_{\text{nombre d'emplacements}} = 0,43$ , IC 95% = 0,31-0,55). Parmi les 6 meutes, les grappes avec 16-27 emplacements avaient une probabilité >90% d'être un Kill-site. Un modèle incluant le nombre de jours dans une grappe a également reçu un certain soutien ( $\Delta\text{AIC}_c = 2,0$ ), mais le coefficient du nombre de jours dans une grappe n'était pas différent de zéro ( $\beta_{\text{days}} = 0,17$ , IC 95% = 0,98 à 0,65). La somme des poids des modèles ( $\omega$ ) pour les modèles intégrant le nombre d'emplacements d'une grappe et d'une meute était de 1,0 (Tableau 3). Le meilleur modèle a fourni une excellente discrimination entre les animaux tués et non tués avec une aire ROC sous la courbe de 0,97. En utilisant le seuil optimal de 0,18, le meilleur modèle était concordant à 96,9% et discordant à 2,8% avec la classification des données observées. Lorsque nous avons appliqué le modèle le mieux étayé à 334 grappes qui n'étaient pas situées dans l'espace aérien ou pour lesquelles aucune trace fraîche de loup n'avait été observée, le modèle a prédit que 15 grappes étaient des kill-sites.

Nous avons identifié une grappe d'emplacements GPS pour chaque Kill ( $n = 10$ ) localisé pendant les deux périodes de suivi aérien à la fin de l'hiver 2010. Nous avons vérifié la présence d'une victime en volant vers 9 de ces grappes après la période de suivi aérien. Des vents violents en terrain

montagneux nous ont empêchés de voler vers 1 grappe où un animal avait été localisé par le suivi aérien. De plus, nous avons volé vers chaque grappe identifiée pendant les périodes de suivi aérien, et nous avons vérifié qu'aucune victime n'a été oubliée lors du suivi radio quotidien des loups. Ainsi, les erreurs d'omission (ne pas identifier un animal tué et le classer comme un site non tué) étaient nulles pour les méthodes de suivi aérien et de regroupement. De plus, lors du suivi radio des loups entre novembre 2009 et mars 2010, nous avons localisé 22 animaux tués par voie aérienne et nous avons identifié des grappes sur 100% de ces animaux, démontrant ainsi l'utilité de la méthode des grappes GPS pour notre système.

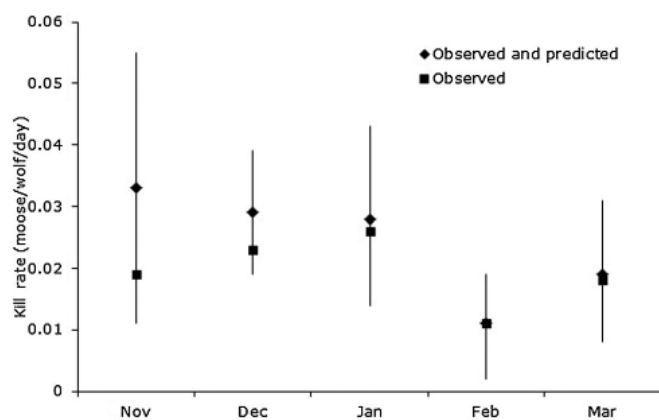
Les taux de prédation en février et mars 2009 (0,019 orignal/loup/jour, IC à 95% = 0,01-0,03 ; Tableau 2) et 2010 (0,018, 0,01-0,03) étaient similaires. Les estimations mensuelles du taux de prédation de novembre 2009 à mars 2010 étaient en moyenne de 0,024 orignal/loup/jour (IC à 95% = 0,019-0,029 ; Tableau 2) et variaient de 0,011 en février (IC à 95% = 0,002-0,02) à 0,033 en novembre (0,011-0,055 ; Figure 2). Nous avons trouvé plus de soutien pour une tendance négative au cours de l'hiver ( $\beta_{\text{MONTH}} = 0,02$  orignaux/meute/jour, IC 95% = 0,01 à 0,04) que pour un taux de prédation constant (modèle nul ; Tableau 3). D'après le modèle de tendance, le taux de prédation (orignaux/meute/jour) augmentait avec la taille de la meute ( $\beta_{\text{pack size}} = 0,01$ , IC à 95% = 0,002-0,025). Les estimations minimales du taux de prédation à partir des 71 cas observés allaient de 58% du total en novembre à 100% en février (Fig. 2), ce qui indique que nous avons localisé plus de la moitié ou la totalité des cas de prédictions certains mois. Les taux de prédation étaient dans la fourchette de ceux rapportés par d'autres études, plus élevés que ceux prédits par la courbe de réponse fonctionnelle de type II de Messier (1994), et 6 sur 7 étaient plus élevés que ceux prédits par Hayes et Harestad (2000 ; Fig. 3).

**Tableau 2.** Statistiques sommaires d'une enquête sur les taux de prédation de loups sur des orignaux dans les plaines du Yukon, Alaska, États-Unis, 2009-2010. Pour chaque combinaison meute-mois entre novembre 2009 et mars 2010, nous présentons la taille de la meute en déplacement, les jours-loups (jours d'observation de la taille de la meute en déplacement), le nombre de cas de prédation et le taux de prédation. Nous présentons également les moyennes des valeurs dans chaque colonne. Les estimations de la fin de l'hiver proviennent de 21 jours de suivi aérien au début de février et de mars 2009, et de données groupées de la même période en 2010

Wolf pack-month	Traveling pack size	Wolf days	No. kills	Kill rate (moose/wolf/day)
Bald knob-Dec	4	124	2	0.016
Bald knob-Jan	4	124	4	0.032
Bald knob-Feb	4	112	2	0.018
Bald knob-Mar	4	124	2	0.016
Beaver creek-Nov	10	200	6	0.030
Beaver creek-Dec	8	248	9	0.036
Beaver creek-Jan	8	248	5	0.020
Beaver creek-Feb	8	224	1	0.004
Beaver creek-Mar	8	248	5	0.020
Crazy slough-Nov	4	80	2	0.025
Crazy slough-Dec	4	124	4	0.032
Crazy slough-Jan	4	124	4	0.032
Crazy slough-Feb	4	112	1	0.009
Crazy slough-Mar	4.71	146	3	0.021
Hodzana-Nov	5	100	4	0.040
Hodzana-Dec	5	155	4	0.026
Hodzana-Jan	5	155	4	0.026
Hodzana-Feb	5	140	2	0.014
Hodzana-Mar	5	155	1	0.006
Hodzana mouth-Nov	5	100	1	0.010
Hodzana mouth-Dec	5	155	3	0.019
Hodzana mouth-Jan	5	95	1	0.010
Lost creek-Nov	2	40	4	0.100
Lost creek-Dec	2	62	3	0.048
Lost creek-Jan	2	62	5	0.081
Lost creek-Feb	2	56	1	0.018
Lost creek-Mar	2	62	3	0.048
$\bar{X}$	4.8	132	3.2	0.024
Late winter 2009	5.5	569	11	0.019
Late winter 2010	4.6	437	8	0.018

**Tableau 3.** Résultats de la sélection de modèles pour discriminer les cas de prédatons des non prédatés et le taux de prédation par les loups sur les orignaux à partir de données collectées sur les plaines du Yukon, Alaska, États-Unis, 2009-2010. Les modèles sont classés par différences relatives des valeurs corrigées du critère d'information d'Akaike ( $\Delta AIC_c$ ). Nous présentons le nombre de paramètres ( $K$ ) et le poids de la preuve pour être le modèle de meilleure approximation ( $\omega_i$ ). Nous montrons tous les modèles avec  $\Delta AIC_c \leq 4.0$

Wolf pack-month	Traveling pack size	Wolf days	No. kills	Kill rate (moose/wolf/day)
Bald knob-Dec	4	124	2	0.016
Bald knob-Jan	4	124	4	0.032
Bald knob-Feb	4	112	2	0.018
Bald knob-Mar	4	124	2	0.016
Beaver creek-Nov	10	200	6	0.030
Beaver creek-Dec	8	248	9	0.036
Beaver creek-Jan	8	248	5	0.020
Beaver creek-Feb	8	224	1	0.004
Beaver creek-Mar	8	248	5	0.020
Crazy slough-Nov	4	80	2	0.025
Crazy slough-Dec	4	124	4	0.032
Crazy slough-Jan	4	124	4	0.032
Crazy slough-Feb	4	112	1	0.009
Crazy slough-Mar	4.71	146	3	0.021
Hodzana-Nov	5	100	4	0.040
Hodzana-Dec	5	155	4	0.026
Hodzana-Jan	5	155	4	0.026
Hodzana-Feb	5	140	2	0.014
Hodzana-Mar	5	155	1	0.006
Hodzana mouth-Nov	5	100	1	0.010
Hodzana mouth-Dec	5	155	3	0.019
Hodzana mouth-Jan	5	95	1	0.010
Lost creek-Nov	2	40	4	0.100
Lost creek-Dec	2	62	3	0.048
Lost creek-Jan	2	62	5	0.081
Lost creek-Feb	2	56	1	0.018
Lost creek-Mar	2	62	3	0.048
$\bar{X}$	4.8	132	3.2	0.024
Late winter 2009	5.5	569	11	0.019
Late winter 2010	4.6	437	8	0.018



**Figure 2.** Estimations mensuelles du taux de prédation des loups sur les orignaux de la plaine du Yukon, Alaska, États-Unis, 2009-2010. Les estimations pour l'observation et la prédiction (moyenne et IC 95%) représentent les 71 cas de prédation observés et 15 prédites. Les estimations (moyenne seulement) pour les observations sont un minimum et représentent les 71 cas de prédation observés

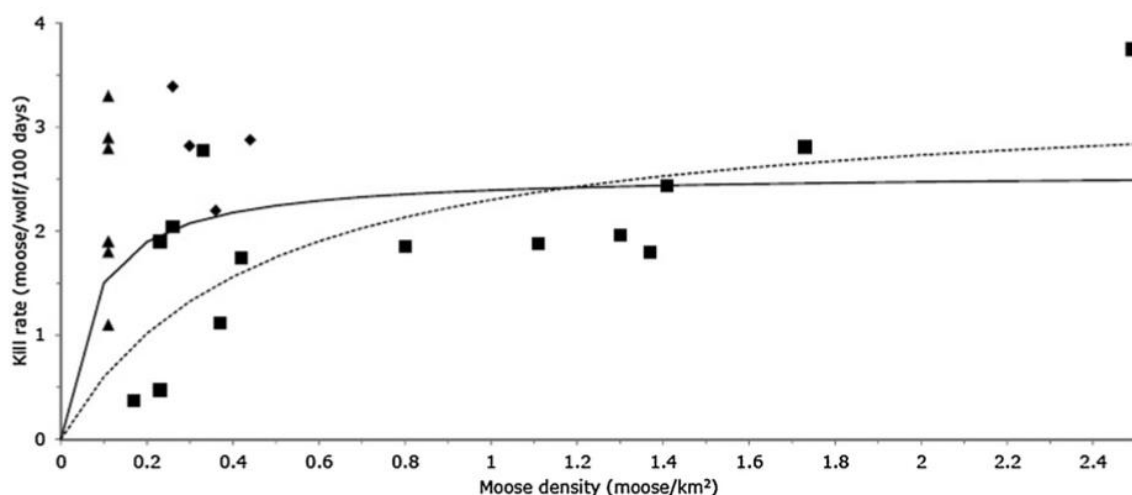
Nous avons observé par voie aérienne 89 orignaux tués pendant les vols et déterminé l'âge et le sexe de 23 orignaux (Tableau 4), dont 19 à partir de l'inspection au sol des restes de proies et 4 à partir de l'observation depuis les airs. Dix-huit Kills ont eu lieu en février et mars 2009 et 71 Kills de novembre 2009 à mars 2010. **Les femelles adultes (39%) et les jeunes de l'année (35%) constituaient la majorité des proies.** Peu de jeunes de l'année (25%) ont été tués en février ou en mars (Tableau 4). L'âge des 7 femelles orignaux variait de 6 à 15 ans.

Le taux de prédation était de 12% pendant la période de 151 jours entre novembre 2009 et mars 2010. Ce taux reflétait une densité de loups de 3,7 loups/1 000 km<sup>2</sup> en novembre (Lake et al. 2013),

un taux de prédation **hivernale** des loups de 0,024 orignal/loup/jour, et une densité d'orignaux en novembre de 0,11 orignal/km<sup>2</sup>. La densité d'orignaux était de 0,08 orignaux/km<sup>2</sup> lors de l'enquête d'automne 2010 (Tableau 1), ajustée par 30% d'orignaux manqués en Alaska intérieur (Keech et al. 2011).

## DISCUSSION

L'idée que les taux de prédation des loups étaient réduits lorsque les densités d'orignaux étaient faibles a été défendue par Messier et Crete (1985) et Messier (1994). Eberhardt (1997) n'était pas d'accord et Eberhardt (2000) a préconisé des taux de prédation supplémentaires pour mieux résoudre la **réponse fonctionnelle** des loups et des orignaux. Dans notre étude, où les orignaux étaient présents à des densités <0,2 orignaux/km<sup>2</sup>, les taux de prédation ne correspondaient pas à l'hypothèse d'une réduction à de faibles densités d'orignaux (Messier 1994, Hayes et Harestad 2000 ; Fig. 3), et les loups présentaient plutôt des taux de prédation similaires à ceux d'autres études nord-Américaines où les densités d'orignaux étaient de 2 à 10 fois supérieures (Peterson et al. 1984, Messier 1994, Hayes et al. 2000 ; Fig. 3). Cette constatation a été renforcée par l'utilisation de grappes GPS pour localiser les Kills, ce qui constituait une amélioration par rapport aux études antérieures (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Hayes et al. 2000) parce que nous avons examiné les taux de prédation tout au long de l'hiver et que les taux de prédation mensuels représentaient tous les cas effectués par les meutes plutôt qu'un échantillon de cas. De plus, nous avons documenté que nous n'avons manqué aucun Kill, et avons observé que les loups étaient **cohésifs** pendant l'hiver, comme en témoigne le fait que les deux loups radio-équipés par GPS d'une meute étaient présents à 100% des Kills-site ( $n = 26$ ). Sur la base de notre étude, qui s'est déroulée à certaines des plus faibles densités d'orignaux en Amérique du Nord (Gasaway et al. 1992, Caikoski 2010, Lake 2010), nous suggérons que très peu, voire aucun, des systèmes loup-orignal en Alaska et au Yukon connaissent une phase dépendante de la densité dans la **réponse fonctionnelle**.



**Figure 3.** Estimations du taux de prédation des loups sur les orignaux de Messier (1994 ; carrés), Hayes et Harestad (2000 ; diamants) et de la présente étude (triangles). Les données de la présente étude proviennent de la plaine du Yukon, en Alaska, aux États-Unis, et ont été recueillies en 2009-2010 ; les estimations du taux de prédation ont été effectuées en février et mars 2009 et 2010, et mensuellement de novembre 2009 à mars 2010. Nous montrons les **relations fonctionnelles de type II** du taux de prédation des loups et de la densité des orignaux de Messier (1994 ; ligne pointillée) et de Hayes et Harestad (2002 ; ligne pleine)

**Tableau 4.** Fréquence de prédation d'orignaux par des loups dans les plaines du Yukon, Alaska, États-Unis, 2009-2010. Les nombres entre parenthèses indiquent l'âge des orignaux d'après le nombre d'anneaux de ciment dentaire

	2009		2009-2010					
	Feb	Mar	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Total
Adult male	0	0	1	0	2 (2, 14)	0	0	3
Adult female	3 (10, 13, 15)	2 (10, 15)	0	1	1 (6)	2 (11)	0	9
Adult sex unknown	0	0	2 (14)	0	1	0	0	3
Young-of-the-year	0	2	1	3	2	0	0	8
Total	3	4	4	4	6	2	0	23

Messier (1985) a émis l'hypothèse que 0,2 orignal/km<sup>2</sup> était un seuil en deçà duquel les loups ne pouvaient pas persister sans d'autres proies ongulées. En Alaska et au Yukon, les loups sont présents à des densités d'orignaux plus faibles (Gasaway et al. 1992), et nous avons observé que les loups pouvaient maintenir des taux de prédation en l'absence de **proies alternatives**. Dans notre système, nous concluons que la persistance des loups est due au maintien des taux de prédation avec une proie de grande taille, car les orignaux fournissaient 1,8-24,8 kg de biomasse/jour, ce qui est supérieur au besoin quotidien minimum de 1,4 kg (Mech et Peterson 2003). Nous suggérons également que les loups de notre étude ont consommé une biomasse de proies relativement constante tout au long de l'hiver, malgré notre observation d'une baisse des taux de prédation. Au début de l'hiver, nous avons attribué un taux de prédation élevé sur des jeunes de l'année plus **vulnérables**, dont la biomasse était moindre et qui nécessitaient un temps de manipulation plus court (Messier et Crete 1985, Ballard et al. 1987, Webb et al. 2008). Cela a été confirmé par le fait que la plupart des jeunes de l'année ont été tués entre novembre et janvier, bien que nous ayons noté que la taille de notre échantillon était limitée. À la fin de l'hiver, alors que la disponibilité des jeunes de l'année diminue, nous soupçonnons que les taux de prédation plus faibles reflètent un déplacement vers les adultes ayant une plus grande biomasse (Carbyn 1983, Metz et al. 2012). Par conséquent, la baisse observée des taux de prédation reflète probablement des différences dans la composition et la biomasse des proies. Ceci est cohérent avec l'argument selon lequel la variation des taux de prédation des loups s'explique mieux par des facteurs autres que la densité des proies, comme la **fréquence relative** des jeunes de l'année dans le régime alimentaire (Sand et al. 2012).

L'explication la plus plausible de l'absence de réduction des taux de prédation à de faibles densités d'orignaux est que les loups ont **répondu numériquement** (Eberhardt 1997, Adams et al. 2008). Les densités de loups étaient positivement corrélées à la biomasse d'ongulés à travers l'Amérique du Nord (Fuller 1989, Fuller et al. 2003), et les populations de loups étaient probablement limitées par la disponibilité des ongulés à des biomasses d'ongulés faibles à modérées (<8 ; Cariappa et al. 2011). Dans les plaines du Yukon, les densités d'orignaux et de loups ont toujours été faibles (Bentley 1961, Gasaway et al. 1992, Messier 1994, Bertram et Vivion 2002), une situation décrite par Gasaway et al. (1992) comme un équilibre dynamique à faible densité. **Nous avons observé des ajustements numériques dans notre étude, qui comprenaient la mortalité des loups et la dispersion des loups subadultes de leur meute natale** (Adams et al. 2008). La mortalité des loups était probablement due aux agressions entre meutes voisines lors de l'expansion des territoires. La dispersion était courante dans le cycle de vie des loups et nous suggérons que si les proies vulnérables disponibles se raréfiaient, les loups subadultes auraient pu se disperser. Les meutes plus petites ayant des taux de mortalité par individu plus élevés (Thurber et Peterson 1993, Hayes et al. 2000, Becker et al. 2009), **la dispersion peut avoir entraîné une augmentation de la biomasse de proies par loup.**



Nous supposons qu'au moins 3 **mécanismes** contribuent à la capacité des loups à maintenir des taux de prédation à de faibles densités d'orignaux. **Premièrement**, les loups sont très mobiles et peuvent avoir de grands territoires (Ballard et al. 1998, Mech et al. 1998, Fuller et al. 2003, Lake et al. 2013). Ces grands territoires sont une réponse aux faibles densités de proies (Peterson 1977, Fuller et al. 2003), et sont maintenus pour assurer un approvisionnement adéquat en proies vulnérables (Peterson 1977). **Deuxièmement**, les loups ont souvent été observés se déplaçant sur les corridors riverains au cours de notre étude. Nous pensons que c'est pour profiter de la surface lisse offerte par les ruisseaux et les rivières gelés, qui peut augmenter la facilité de déplacement et la vitesse (Peterson 1995). Les orignaux ont également tendance à se trouver le long des couloirs des rivières en hiver lorsqu'ils recherchent des saules (MacCracken et al. 1997, Renecker et Schwartz 1997, Baigas et al. 2010). Si l'abondance d'orignaux tend à être plus importante dans ces corridors, alors les loups peuvent bénéficier d'un avantage fonctionnel en sélectionnant des voies de déplacement où les densités de proies sont plus élevées que dans l'ensemble du paysage (McPhee et al. 2012). Enfin, les taux de prédation des loups dans les systèmes à faible densité d'orignaux de l'Alaska et du Yukon peuvent bénéficier d'une proportion relativement plus importante d'orignaux vulnérables caractéristiques d'une structure d'âge plus élevée en raison d'un faible recrutement persistant. Ces systèmes présentent généralement une faible survie annuelle des orignaux au cours de leur première année (Larsen et al. 1989, Gasaway et al. 1992, Bertram et Vivion 2002, Keech et al. 2011) ; ainsi, un tel faible recrutement peut fausser la structure d'âge en faveur des individus plus âgés (Page 1989, Mackie et al. 1998, Festa-Bianchet et al. 2003). Sur l'Isle Royale, les orignaux des classes d'âge plus âgées étaient plus vulnérables à la prédation, et le nombre de loups était lié aux orignaux âgés et vulnérables (Peterson 1977, 1995).

La faible densité des populations de loups et d'orignaux dans les plaines du Yukon, combinée au taux de prédation des loups, a donné lieu à un taux de prédation hivernal comparable aux estimations annuelles d'autres systèmes (Boutin 1992, Messier 1994, Eberhardt 1997, Hayes et Harestad 2000, Vucetich et al. 2011). Le taux annuel de prédation par les loups était probablement plus élevé, car on sait que la prédation par les loups se produit en dehors de l'hiver, mais à des taux très faibles (Bertram et Vivion 2002). Par conséquent, notre taux de prédation hivernal n'était probablement pas beaucoup plus bas qu'un taux annuel. La dynamique annuelle de la population d'orignaux dans les plaines du Yukon était caractérisée par des taux élevés de gestation (89%) et de jumelage (63%), mais par une faible survie des jeunes au cours de la première année (20%), ce qui a entraîné un recrutement jusqu'à l'âge de 1 an (14 femelles d'un an/100 femelles adultes) qui a à peine remplacé les pertes de femelles adultes (12% ; Bertram et Vivion 2002). Par conséquent, les densités d'orignaux n'ont pas changé de façon notable sur les plaines du Yukon depuis au moins les années 1960 (Bentley 1961, Gasaway et al. 1992, Caikoski 2010, Lake 2010). Nous suggérons que l'ajustement numérique par les loups a entraîné un taux de prédation hivernal qui a été maintenu dans une fourchette qui se rapproche du potentiel de croissance annuelle de la population d'orignaux après les pertes des ours noirs et des grizzlis principalement sur les jeunes au printemps, et la récolte humaine à l'automne (Bertram et Vivion 2002). Si les orignaux dans les systèmes à faible densité à l'équilibre (Gasaway et al. 1992) devenaient plus vulnérables, par exemple en raison de conditions hivernales défavorables (Mech et al. 2001, Smith et al. 2004), les taux de mortalité des loups et les taux de prédation qui en découlent pourraient augmenter, mais de telles conditions ont tendance à être de courte durée (c.-à-d. ne durent qu'un hiver). Inversement, si les orignaux deviennent moins vulnérables et que les loups ne peuvent maintenir des taux de prédation adéquats, des facteurs sociaux tels que l'émigration et l'augmentation des conflits entre meutes peuvent entraîner des ajustements numériques à la densité de loups et une réduction des taux de

prédation. Une **réponse numérique** des loups est également soutenue par des observations dans 3 systèmes où une grande partie de la variation du taux de prédation a été attribuée au rapport prédateur/proie, et non au taux de prédation des loups (Vucetich et al. 2011).

## IMPLICATIONS EN MATIÈRE DE GESTION

Auparavant, Gasaway et al. (1992) ont observé que les loups persistaient dans tout l'Alaska et le Yukon où les orignaux étaient présents à des densités allant de 0,04 à 0,42 orignal/km<sup>2</sup>. Nos résultats indiquent que les loups peuvent persister dans les systèmes à faible densité d'orignaux en maintenant des taux de prédation comparables à ceux des systèmes à forte densité d'orignaux. La réduction attendue du taux de prédation des loups à des densités d'orignaux inférieures à 0,2 orignal/km<sup>2</sup> peut ne pas se produire en raison d'une **réponse numérique** des loups. Une telle **réponse numérique** peut contribuer à un équilibre (Gasaway et al. 1992) entre les densités de loups et d'orignaux où le taux de prédation se rapproche du potentiel de croissance annuelle de la population d'orignaux. Cet équilibre peut aider à expliquer pourquoi le rendement des orignaux est plus faible et la récolte conservatrice dans les systèmes à faible densité de l'Alaska et du Yukon (Gasaway et al. 1992, Hayes et al. 2003, Boertje et al. 2009). De plus, dans les plaines du Yukon, **l'ajustement numérique** des loups couplé à d'autres pertes de la population d'orignaux (Bertram et Vivion 2002) a entraîné des densités constamment faibles de loups et d'orignaux au cours des dernières décennies. Les gestionnaires de systèmes avec des proies de plus petite taille comme le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) devraient examiner attentivement l'applicabilité de nos résultats, car les taux de prédation des loups sur les cerfs de Virginie étaient plus faibles que lorsque les loups s'attaquaient à des ongulés de plus grande taille comme le caribou (*Rangifer tarandus*), le cerf wapiti ou l'orignal (Mech et Peterson 2003). **Si les taux de prédation diminuent au cours de l'hiver, comme l'indiquent nos données, l'extrapolation à des périodes non échantillonnées doit être faite avec prudence lors de la modélisation des impacts de la prédation.**