

Prédation des loups sur les wapitis dans le parc national de Riding Mountain, au Manitoba

WOLF PREDATION ON ELK IN RIDING MOUNTAIN NATIONAL PARK, MANITOBA

LUDWIG N. CARBYN, Canadian Wildlife Service, #1000, 9942 - 108 Street, Edmonton, Alberta T5K 2J5, Canada

J. WILDL. MANAGE. 47(4):963-976

Résumé

Les habitudes alimentaires hivernales des loups gris (*Canis lupus*) ont été étudiées dans le parc national du Mont-Riding en 1978-79 en suivant des animaux marqués par radio et en vérifiant les animaux tués sur le terrain. Des wapitis (*Cervus elaphus*), des orignaux (*Alces alces*) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) étaient les principales espèces-proies. La densité des ongulés dans le parc était de 1,4 wapiti, 0,94 orignal et 0,34 cerf/km². Les wapitis étaient 2,4 fois plus nombreux que les orignaux dans la zone d'étude mais, en tant que proies, les wapitis étaient 15 fois plus nombreux que les orignaux. Les wapitis constituaient la principale base alimentaire de la population de loups. Lors d'un hiver doux avec de faibles chutes de neige, une meute de 3 loups a tué des wapitis et des cerfs mais pas d'orignaux. Une meute de 5 loups a montré une forte préférence pour l'orignal au cours d'une année où la neige était abondante. Le taux de prédation entre le milieu et la fin de l'hiver, dans des conditions de neige exceptionnellement profonde, était de 1 wapiti ou 1 orignal tous les 2,7 jours. La consommation alimentaire quotidienne calculée était de 0,21 kg de proies/kg de loup. La prédation de proies en excès des besoins s'est produite à la fin de l'hiver car l'utilisation des carcasses était incomplète. Le taux de prédation par loup était de 1 wapiti/14 jours. L'abandon de la chasse n'était pas lié à la taille de la proie, le temps passé à la chasse variant de 1,4 à 1,5 jours pour les adultes et les faons, respectivement. La distance moyenne en ligne droite entre les animaux tués était de 5,1 km. Il n'y avait pas de schéma clair de distribution des wapitis dans les territoires des loups et les prédictions se sont déroulées de façon aléatoire dans les territoires. Les loups ont tué une plus grande proportion de jeunes et de vieux wapitis par rapport à ceux tués par les chasseurs à proximité du parc. La longueur des poursuites perceptibles variait de 20 à 260 m. La prédation sur les jeunes wapitis était plus importante au début et au milieu de l'hiver, tandis que la prédation sur les femelles augmentait à la fin de l'hiver. La condition des proies, basée sur la graisse du fémur, était bonne à excellente.

INTRODUCTION

La prédation du loup sur l'orignal et le cerf de Virginie a fait l'objet de nombreuses études en Amérique du Nord. La prédation sur les wapitis a reçu beaucoup moins d'attention, probablement parce que la distribution sympatrique des wapitis et des loups a été restreinte. Des populations éparses de wapitis des Rocheuses ont survécu dans l'ouest de l'Amérique du Nord jusqu'à la région de la rivière de la Paix en Alberta (Peck 1980), tandis que de petites populations de la sous-espèce Manitobaine ont survécu dans les zones de transition forestières de la Saskatchewan et du Manitoba. Des réintroductions réussies de wapitis au Canada ont eu lieu en Colombie-Britannique, au Yukon, en Alberta et au Manitoba, et l'espèce s'est répandue dans les aires de répartition les plus appropriées qui lui sont accessibles dans l'Ouest Canadien. L'histoire et le statut récent du wapiti dans le parc national du Mont-Riding (PNMR) ont été documentés par Banfield (1949) et Rounds (1977). Une analyse de l'écologie des populations de loups dans le parc a été décrite dans Carbyn (rapport non publié, Can. Yep. Environ., 1980). Weaver (1979) a récemment passé en revue les informations disponibles sur la prédation des loups sur les wapitis.

L'effet des prédateurs sur les densités de proies a été largement étudié. Pimlott (1970), Keith (1974) et d'autres ont étudié les relations entre les loups et les ongulés ; ces connaissances sont très pertinentes pour la gestion des loups et des ongulés. Les ongulés ne sont pas chassés dans le PNMR ; cependant, environ 5 % des wapitis et 7 % des orignaux des populations du parc sont tués par des chasseurs lorsqu'ils quittent le parc (D. Davies, Manitoba Reg. Biol., commun. pers.). La population de loups du PNMR est également chassée par les chasseurs et les trappeurs le long des limites du parc, ce qui réduit certaines meutes (Carbyn 1981) et provoque leur déplacement de territoires. La population d'ongulés du RMNP, en grande partie non exploitée, vivant dans une zone sauvage isolée avec une population de loups partiellement exploitée, permet de mieux comprendre les relations prédateur-proie lorsque la taille des meutes varie et que les conditions environnementales sont différentes.

AIRE D'ETUDE ET METHODE

Le parc national du Mont-Riding est une nature sauvage de 2 974 km² entourée de terres agricoles (production de céréales et mixte). Le parc est situé dans le sud-ouest du Manitoba, à environ 225 km au nord-ouest de Winnipeg et à 170 km au nord de la frontière internationale entre le Manitoba et le Dakota du Nord. La végétation de la région est dominée par une forêt mixte de conifères et de feuillus, entrecoupée de prairies et de tourbières. Jusqu'au milieu des années 1960, la fenaison, le pâturage et l'exploitation forestière ont influencé la succession végétale ; aujourd'hui, l'influence de l'homme sur l'habitat se fait principalement sentir par la protection contre les incendies. Les densités moyennes d'ongulés au milieu de l'hiver pendant la période 1977-79 étaient de 1,4 wapiti, 0,94 orignal et 0,34 cerf/km² (Carbyn, rapport non publié, 1980).

Le climat de la région est continental sec, caractérisé par des hivers froids avec des épaisseurs de neige modérées. L'hiver 1977-78 a été doux à modéré, tandis que l'hiver 1978-79 a été rigoureux (W. Dolan et I. Tempny, données non publiées, Parcs Canada, 1980).

Les loups ont été capturés à l'aide de pièges *New house leg hold standard* #4 et #14, puis tranquilisés par des injections intramusculaires de chlorhydrate de phencyclidine et de chlorhydrate de promazine en proportions égales à des doses de 1 mg/kg de loup. Des émetteurs radio, fixés à des ceintures de machines de 4 cm de large, ont été attachés autour du cou des loups capturés. Les mouvements des loups ont été suivis à partir d'un avion à voilure fixe (MaulM5) avec un récepteur portable LA-12AVM (AVM, Champaign, Ill.). En 1978, la zone a été survolée au moins une fois par semaine (souvent tous les deux jours) du 1^{er} janvier au 4 avril. Les mouvements des meutes ont été suivis de la même manière du 23 octobre 1978 au 18 février 1979. Des études intensives au sol et des vols quotidiens pour obtenir des radiolocalisations ont été effectués du 19 février au 9 mars 1979. Une équipe de 2 hommes a suivi une meute de 5 loups pendant des périodes de 3 jours consécutifs tandis que la meute était localisée quotidiennement depuis les airs. La communication radio sol-air a permis à l'équipe au sol de planifier ses déplacements, de manière à ce que les loups ne soient pas dérangés sur les sites de prédation. Tout au long de l'étude, les vols de relocalisation ont généralement été effectués entre 1000 et 1400 heures. Le mauvais temps a empêché le respect total de cet horaire et des ajustements ont été faits de temps en temps.

Les radiolocalisations ont été reportées sur des cartes topographiques au 1/50 000. Les territoires des loups ont été délimités comme la zone extérieure entourée par les radiolocalisations. La délimitation précise de la taille du territoire était fonction du nombre de radiolocalisations. La zone

entourée par une radiolocalisation sur cinq a été tracée pour déterminer les points où la courbe se stabilise, indiquant ainsi le nombre d'emplacements au-delà desquels la taille du territoire augmente peu (Carbyn, rapport non publié, 1980).

La rigueur de l'hiver a été indexée à partir de la densité de la neige, de la croûte, des mesures de l'épaisseur à la fin du mois et des relevés quotidiens de température (W. Dolan et I. Tempany, unpubl. rep., 1980). Les chiffres de densité de la neige ont été obtenus à partir des valeurs d'équivalence en eau à l'aide d'un tube de coupe du Mont Rose (Atmosph. Environ. Can., Dep. Environ., Downsview, Ont.) et des balances à ressort.

Les loups tués ont été examinés pour classer le sexe, la condition, l'âge et l'utilisation de la carcasse. Il était souvent difficile de classer le sexe des wapitis parce que les organes reproducteurs étaient généralement mangés. Les mâchoires inférieures et les fémurs des proies ongulées ont été collectés pour analyser l'âge et la condition (Severinghaus 1949, Sargeant et Pimlott 1959, Flook 1970, Verme et Holland 1973, Peterson 1977). Le degré d'utilisation des carcasses a été décrit par des catégories (Tableau 1). Les animaux tués ont été examinés à la recherche d'anomalies du squelette, une tâche difficile lorsque les carcasses n'étaient que partiellement utilisées et/ou partiellement gelées dans la neige.

Class	Description
1	Animal killed by wolves but no consumption.
2	About 2–30% use, portions of exposed hind quarters and all or most portions of internal organs eaten, front quarters usually still intact. Partially consumed carcasses had the unexposed, under surface covered by the remains of the body and were often frozen into the snow cover.
3	About 31–70% use, major portions of quarters eaten, most of the head and neck portion still present and lower limb portions uneaten, bones still largely articulated.
4	About 71–100% use of edible portions, portions of hide and lower limbs usually not used even at 100% consumption.

Tableau 1. Catégories de classification pour les kills d'ongulés trouvés dans le parc national du Mont-Riding, au Manitoba

Le nombre et la répartition des proies dans les territoires des meutes de loups ont été déterminés en superposant les données des relevés aériens d'ongulés effectués à la mi-hiver sur les territoires des meutes. L'espacement des ongulés au milieu de l'hiver dans les territoires des loups a été quantifié en dessinant des zones concentriques de 3,8 km de long autour des centres géographiques (Fig. 1). Les surfaces de chaque territoire se trouvant effectivement dans ces zones ont été calculées. En supposant que les wapitis et les orignaux étaient **distribués** de manière **aléatoire**, les valeurs attendues du nombre de proies pour chaque zone ont été calculées. Ces informations ont été comparées aux nombres réels d'ongulés observés lors d'enquêtes aériennes afin d'examiner les schémas de distribution des ongulés au milieu de l'hiver dans les territoires des loups. Ces calculs étaient destinés à déterminer si la prédation des loups influençait l'espacement des ongulés dans les territoires des loups. **La distribution des ongulés est rarement aléatoire** ; on peut donc s'attendre à ce que les mosaïques de végétation influencent également la distribution. En raison de la discrétion des cerfs, l'analyse n'a pas été menée pour cette espèce.

La séquence des événements au cours de la poursuite et de la lutte a été reconstituée en examinant les traces de chaque animal tué. Les habitats où les victimes ont été tuées, ont été classés comme suit :

1. Zones ouvertes - lacs gelés et prairies des hautes terres,
2. Zones semi-ouvertes - îles d'arbres et d'arbustes avec un sous-étage variable intercalé dans les zones ouvertes,
3. Forêt dense de conifères avec sous-étage clairsemé,
4. Couverture forestière variable avec sous-bois dense.

Les classes 2 et 4 contenaient des sous-bois variables, qui, dans le PNMR, se compose principalement de l'aveline à bec (*Corylus cornuta*). Les données sur les wapitis tués par les chasseurs ont été obtenues aux contrôles pendant la saison de chasse régulière à l'extérieur du parc.

Les relevés d'originaux et de wapitis au milieu de l'hiver ont été effectués par le Service des gardes de parc à partir d'aéronefs à voilure fixe. Les transects ont été survolés à 122 m d'altitude, à 120 km/heure et à des intervalles de 1,6 km. Les animaux ont été enregistrés sur une bande de 200 m de chaque côté de l'avion pour une couverture de 25 %. Tous les emplacements ont été tracés pour fournir des estimations de la **distribution** pour l'ensemble du parc.

Les relevés aériens n'ont pas permis de recenser les cerfs de virginie. L'observation des cerfs depuis les airs reste un problème majeur dans les études sur les ongulés du PNMR. Comme les cerfs n'ont pas été marqués dans cette étude, il n'a pas été possible de tester l'observabilité et d'appliquer des facteurs de correction comme décrit par Floyd et al. (1979). Le nombre de cerfs a été estimé par 2 méthodes : (1) à partir d'estimations au sol dans une zone d'étude de 150 km² (G. Trottier, commun. pers.) ; et (2) à partir de ratios wapiti/cerf obtenus à partir d'observations au sol. Des statistiques de type chi-carré ont été utilisées dans toutes les analyses observées/attendues. Dans le cas des analyses proportionnelles, des tests d'égalité des pourcentages (Sokal et Rohlf, 1969 : 608) ont été utilisés.

RÉSULTATS

Capture, taille de la meute, territorialité et localisation des loups

Trois loups (tous des louveteaux ou des jeunes de l'année) de la meute du **Lac Audy** (AL) furent capturés les 23 et 29 septembre et le 12 octobre 1977 (Fig. 1). Jusqu'au 10 novembre, la meute était composée de 5 loups. Par la suite, elle est restée à 3 (1 femelle adulte, 1 mâle adulte, 1 petit).

Sur la base de 76 radiolocalisations différentes (62 en hiver), la taille du territoire de cette meute sur 1,5 an était de 268 km². Pendant la période de suivi intensif, elle était de 178 km². La taille apparente du territoire a atteint une asymptote à 25 emplacements.

La meute AL a été localisée 33 fois et observée à 32 reprises, dont 38 % du temps elle se reposait ou se nourrissait sur des sites de chasse. Lors d'une série de vols (2, 6, 8, 10, et 15 mars), la meute a été vue à chaque fois sur des sites différents. Dans une série précédente de vols pendant la saison des amours, la meute n'était pas sur les sites de chasse les 1, 3, 6, 8, 10 et 14 février (Tableau 2). La paire alpha a été vu dans un **lien copulatoire** le 16 février, ce qui suggère que l'activité

d'accouplement entre le début et la mi-février a entraîné un taux de prédation réduit à ce moment-là.

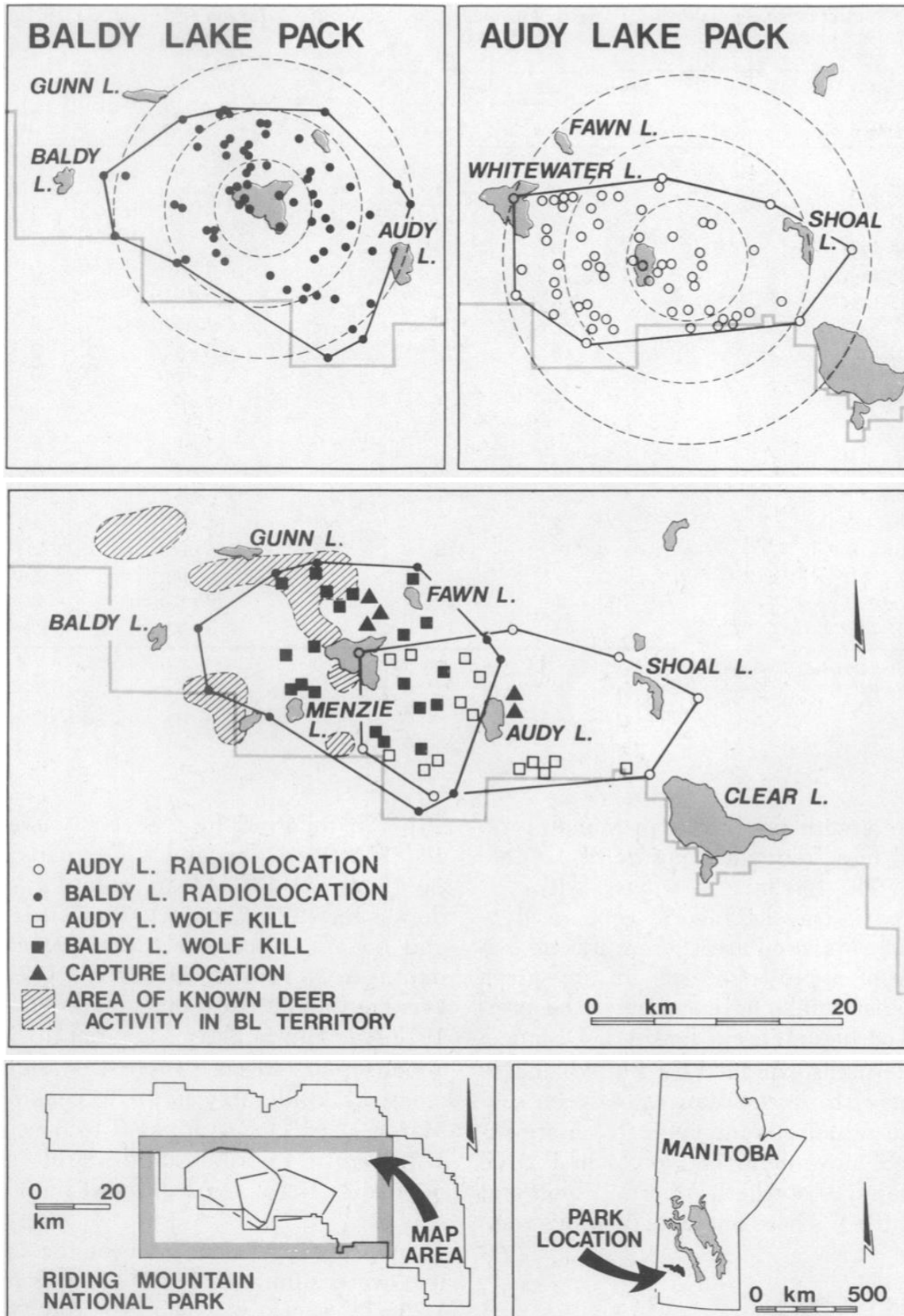


Fig.1. Territoires des loups du lac Audy et du lac Baldy, déterminés à partir d'un suivi de loups radio-équipés, parc national du Mont-Riding, Manitoba.

Trois loups (2 louveteaux, 1 jeune d'un an) de la meute de la meute de **Baldy Lake** (BL) ont été capturés à moins de 1 km les uns des autres, le 1^{er} et le 24 octobre et le 21 novembre 1978 (Fig. 1). La taille du territoire hivernal de la meute de BL était de 237 km² sur la base de 75 radiolocalisations (69 emplacements différents). Cependant, d'après les informations recueillies par le suivi au sol, la taille enregistrée du territoire était de 290 km². La taille du territoire a atteint une asymptote à 30 emplacements. La meute a été localisée 47 fois au cours de la phase intensive des études hivernales et a été observée sur 66 occasions, dont 30 % du temps où la meute était à l'arrêt.

Au début de l'hiver, la taille de la meute de BL était de 8 animaux ; après le 12 décembre, elle est tombée à 5 pour le reste de l'hiver. La composition par sexe et par âge de cette meute n'a pas été déterminée. Les loups de la meute BL étaient le plus souvent séparés en sous-unités à l'automne (Tableau 2) et pendant la saison des amours (milieu de l'hiver).

Tableau 2. Données recueillies pendant les périodes de surveillance des meutes de loups du lac Audy (1^{er} janvier à avril 1978) et du lac Baldy (23 octobre 1978 à 23 mai 1979), parc national du Mont-Riding, Manitoba

Periods of observation	Number of radiolocations			N wolves observed (\bar{x})	N ungulate kills located	Average carcass use
	Aerial only	Sighting	Totals			
1978						
1–15 Jan	1	3	4	3	3 deer	3
16–31 Jan		5	5	3	1 deer	4
1–15 Feb		6	6	3		
16–28 Feb		4	4	3	1 elk	3
1–15 Mar		5	5	3	3 elk 1 deer	2 3
16–31 Mar		8	8	2.3	3 elk 1 deer	3 3
1–4 Apr		1	1	3	1 elk	
1979						
23 Oct–16 Nov	3	5	8	8	0	
17 Nov–16 Dec		7	7	6	1 elk	4
17 Dec–17 Jan		7	7	5.2	2 elk	4
18 Jan–18 Feb		16	16	3.5	8 elk	2.1
19 Feb–11 Mar ^a		20	20	4.3	5 elk 2 moose	2.1 2
12–31 Mar		11	11	4.2	5 elk ^b	

^a Période de suivi intensif au sol et par voie aérienne,

^b En raison des conditions de neige profonde et humide, il n'a pas été possible de vérifier les kills après la mi-mars

Les territoires des meutes BL et AL se sont chevauchés de 33 % au cours des 2 années (Fig. 1). Pendant la période de suivi intensif de 19 jours, la meute BL a couvert environ 56 % de son territoire. Une meute mobile sur un petit territoire augmente les chances de rencontre avec des proies. Ceci a vraisemblablement eu pour conséquence une exposition fréquente de toutes les proies du territoire aux loups. Bien que les deux meutes aient emprunté des itinéraires favoris et se soient retournées dans leurs zones préférées, rien n'indique un séjour prolongé dans une zone donnée qui aurait pu refléter la présence de densités de proies plus élevées. Les distances entre les prédatons étaient en moyenne de 5,1 km ce qui, avec les courtes distances entre les radiolocalisations successives, indique des mouvements plus restreints des loups dans le RMNP par rapport au nord de l'Alberta (Fuller et Keith 1980) où les densités d'ongulés étaient plus faibles.

Sévérité de l'hiver

Les indices de gravité mensuels, calculés à partir de 6 stations météorologiques situées dans le parc, indiquent un hiver doux en 1977-78 suivi d'un hiver rigoureux en 1978-79 (W. Dolan et I. Tempny, rapport non publié, 1980). Les hauteurs mensuelles moyennes de neige pour 1977-78 et 1978-79 étaient de 44 et 65 cm, respectivement (Fig. 2). L'épaisseur de la neige en novembre-décembre 1977-78 était en moyenne de 5 à 15 cm supérieure à celle de 1978-79. En janvier, les hauteurs de neige étaient à peu près égales (40 cm) ; par la suite, elles ont augmenté considérablement en 1979, atteignant en mars un maximum de 65 cm, contre 35 cm en 1978. Les épaisseurs de neige de fin février-mi-mars pour les 2 années différaient de 30 cm (Fig. 2).

Les valeurs de densité de la neige entre les 2 hivers étaient similaires (Fig. 2). Cependant, en 1977-78, il y avait beaucoup plus de **croûte** ; à la mi-mars, **cette croûte était suffisamment solide pour soutenir les loups et entraver les déplacements des cerfs.**

Base de proies/meute

Les estimations de wapitis et d'orignaux au milieu de l'hiver dans le territoire de la meute AL étaient respectivement de 372 et 164, respectivement. Les estimations pour le territoire de la meute BL étaient de 688 wapitis et 272 orignaux. Les densités de cerfs pendant la période d'étude était d'environ 1/6 km² (Carbyn, données non publiées). Le nombre de cerfs dans les territoires AL et BL auraient donc été de 40 et 45, respectivement. Les observations terrestres et aériennes ont indiqué que l'estimation de 40 cerfs dans le territoire de la meute AL en 1978 était faible. Le nombre de cerfs cette année-là dans la zone de la meute AL a été estimé à 80-120. **Les rapports loup/ongulés au milieu de l'hiver pour la meute AL étaient d'environ 124 wapitis, 55 orignaux et 40 cerfs/loups, et pour la meute BL, 138 wapitis, 54 orignaux et 9 cerfs/loups.**

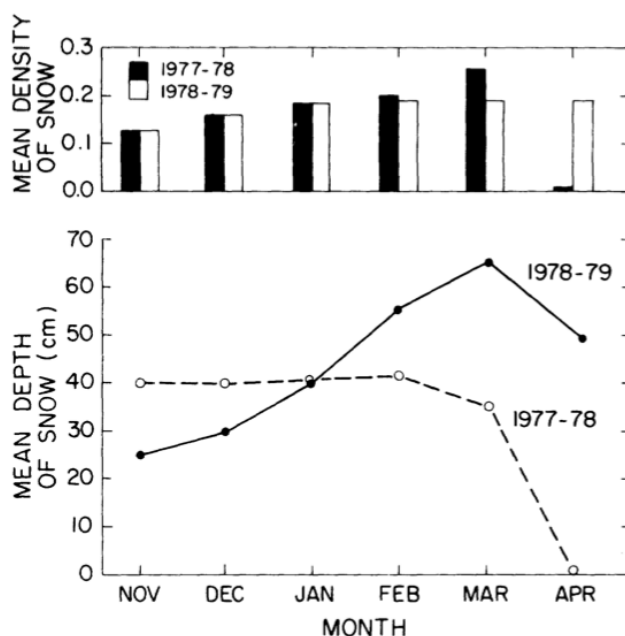


Fig. 2. Profondeurs et densités mensuelles moyennes de la neige pendant les hivers 1977-78 et 1978-79, parc national du Mont-Riding

Distribution des proies

Des recherches menées dans le Minnesota ont indiqué que les cerfs qui se trouvent aux abords des territoires de loups ont plus de chances de survie que ceux vivant dans les zones centrales

(Hoskinson et Mech 1976, Mech 1977b, Nelson et Mech 1981). Ceci serait dû au fait que les loups évitent les zones limites entre les meutes voisines. Ce concept a été testé en utilisant les distributions de wapitis dans les territoires des meutes de loups AL et BL. Le nombre d'ongulés dans chaque zone a été obtenu à partir de relevés aériens (Tableau 3). Les valeurs attendues et observées ont été comparées, les valeurs attendues étant celles qui résultent d'une répartition uniforme des ongulés sur l'ensemble des territoires des loups.

La **distribution** des ongulés à l'intérieur du territoire de la meute AL était **groupée**, en particulier les wapitis dans la partie ouest de la zone 3. Les distributions prévues et observées dans la zone 1 étaient similaires ; la distribution observée était inférieure à celle prévue dans la zone 2 et la distribution observée était supérieure à celle prévue dans la zone 3. **Ainsi, la distribution des wapitis liée à la zone dans le territoire de la meute AL n'était pas aléatoire** ($P < 0,01$).

De même, la distribution des ongulés à l'intérieur du territoire de la meute BL était groupée ($P < 0,05$). Les schémas de distribution des wapitis n'ont pas confirmé les observations obtenues pour le territoire de la meute AL. Alors que la relation observée-attendu dans la zone 1 ressemblait à celui du territoire de la meute AL, les valeurs d'abondance (Tableau 3) dans les zones 2 et 3 étaient inversées. **Pour les wapitis, les résultats ne sont donc pas concluants et ne confirment ni ne réfutent l'hypothèse de la survie des proies proposée pour les interactions loup-cerf au Minnesota.** Cependant, ils indiquent qu'un tel système, s'il fonctionne, n'est pas aussi clair pour le wapiti dans le RMNP que pour le cerf au Minnesota. Cela peut être dû à des différences dans la densité des proies et à la forte mortalité des loups causée par l'homme.

Tableau 3. Répartition des proies et des loups dans les zones concentriques des territoires des loups du lac Audy et du lac Baldy dans le parc national du Mont-Riding, au Manitoba, de 1977 à 1979. Le nombre d'ongulés enregistrés est celui des animaux observés lors des vols aériens à couverture de 25 % effectués au milieu de l'hiver

Pack	Zone	Elk		Moose		Deer		Wolf radio-locations		Totals (all species of prey)	
		Obs.	Exp.	Obs.	Exp.	Obs.	Exp.	Obs.	Exp.	Obs.	Exp.
Audy Lake	1	25	26	9	12	0		18	17	34	38
	2	34	46	19	20	1		27	36	54	66
	3	34	21	13	9	0		17	14	47	30
Baldy Lake	1	23	26	8	11	0	1	12	10	31	38
	2	96	79	39	31	4	3	35	32	139	113
	3	53	67	21	26	3	3	22	27	77	96

Le nombre de cerfs enregistré par les relevés aériens étaient faibles, mais des zones d'activité du cerf ont été notées lors du travail au sol en 1 hiver (Fig. 1). Les **patrons de distribution** observés étaient similaires à ceux rapportés dans le Minnesota. Le traitement statistique des données n'a pas été possible car notre délimitation de l'aire de répartition hivernale du cerf était basée uniquement sur les indices. Les mouvements ou la durée de séjour dans des zones données n'ont pas été quantifiés.

L'orignal n'était pas une espèce proie importante. Leur distribution ne variait pas beaucoup par rapport aux prévisions ($P > 0,05$). Le wapiti était une proie importante bien visible et, par conséquent, convenait à l'analyse des effets de bordure de territoire.

Mouvements et répartition kilométrique des meutes

Le temps passé par chaque meute dans les 3 zones a été comparé (1) à la proportion que chaque zone représentait de la taille totale du territoire et (2) avec la distribution des ongulés. La meute AL a passé autant de temps dans chaque zone que l'on pourrait s'y attendre si sa distribution intra-territoriale était aléatoire et non contrainte par des facteurs comportementaux ($P > 0,05$). La meute BL a passé une plus grande proportion que prévu de son temps dans la zone 1 et une plus petite partie dans la zone 3, soutenant ainsi l'hypothèse de la zone de sécurité. La présence du lac White-water, une caractéristique géographique attrayante pour les loups, peut avoir contribué à une plus grande utilisation de cette zone par la meute BL. Bien qu'une tendance soit apparente, les résultats n'étaient pas statistiquement significatifs ($P > 0,05$).

D'après les relevés aériens effectués au milieu de l'hiver, la distribution des ongulés dans les zones 1, 2 et 3 (Tableau 3) était de 25, 40 et 35 % pour le territoire de la meute AL et de 13, 56 et 31 % pour le territoire de la meute BL. Les radiolocalisations dans les zones respectives étaient de 29, 44 et 27 % (meute AL) et de 17, 51 et 32 % (meute BL). Aucune de ces valeurs ne différait ($P > 0,05$) de la distribution des ongulés.

Les lieux de prédation ont été analysés de la même manière. Les prédatons prévues par la meute AL pour les zones 1, 2 et 3 étaient de 4, 7 et 3. La distribution observée des prédatons était de 5, 6 et 3 ($P > 0,05$). Le nombre attendu de prédatons par la meute BL était de 3, 10 et 8. Le nombre observé était de 2, 15 et 4 ($P > 0,05$).

Modèles de prédation

Six cerfs et 8 wapitis tués par la meute AL ont été examinés (Tableau 2). Huit des animaux tués se trouvaient dans une zone de 2 km autour de la limite du territoire et 7 bordaient une zone agricole non adjacente à d'autres territoires de meutes. **L'utilisation moyenne des carcasses était de 75 % pour les cerfs et de 61 % pour les wapitis.** Cependant, dans 3 cas (2 cerfs, 1 wapiti), la perturbation humaine a entraîné un abandon prématuré. Les échantillons de moelle osseuse du fémur de 5 wapitis tués par la meute AL contenaient en moyenne 81 % de graisse (pourcentage du poids total), **ce qui indique que les animaux étaient en bonne condition.**

Vingt et un wapiti et deux orignaux tués par la meute BL ont été examinés (Tableau 2). Onze de ces 23 animaux ont été tués à moins de 2 km de la limite de leur territoire. Quatorze prédatons de la meute BL ont été localisées depuis les airs et ont été contrôlées avant la période de suivi intensif au sol. Sept ongulés tués et les restes d'un coyote radio-équipé (*Canis latrans*) ont été trouvés pendant la période de 19 jours de suivi aérien et terrestre. Deux ongulés tués ont été localisés après une période de travail intensif au sol, mais pendant une période de vols quotidiens. La distance moyenne en ligne droite entre les carcasses était de 5,1 km. Une carcasse de wapiti aurait été manquée si les vols quotidiens n'avaient pas été complétés par un suivi continu au sol pendant la période de suivi intensif. **Au cours de la période de 19 jours, la meute a revisité mais n'a pas utilisé 4 anciens animaux tués** (1 cerf, 3 élans). Sur les 61 échantillons d'excréments recueillis pendant le pistage intensif, 53 contenaient des poils de wapiti, 6 des poils d'orignal et 3 des poils de lièvre d'Amérique. Les équivalents de biomasse étaient de 1,1 wapiti, 1,0 lièvre d'Amérique et 0,13 orignal (Floyd et al. 1978). D'après un suivi intensif, un wapiti ou un orignal a été tué en moyenne tous les 2,7 jours au milieu ou à la fin de l'hiver, pendant une période de neige profonde. **Il y avait une sélection significative ($P < 0,05$) pour les wapitis par les deux meutes.** La meute AL a tué plus de cerfs que

prévu, tandis que la meute BL a tué moins de cerfs. L'absence d'estimations précises de la population de cerfs a empêché de vérifier cette relation.

La meute BL a tué une plus grande proportion ($P < 0,05$) de wapitis jeunes et vieux que les chasseurs adjacents au parc (Fig. 3). Il y a aucune restriction de sexe ou d'âge sur les élan tués par les chasseurs. Les loups tuant des faons (< 1 an) représentaient 26 % de l'échantillon, contre 8 % pour les chasseurs, et 47 % pour les wapitis âgés de plus de 11,5 ans, contre 23 % pour les chasseurs. Les jeunes wapitis ont été tués plus fréquemment au début ou au milieu de l'hiver (âge moyen = 2,1 ans) et à la mi-février, la meute de BL a tué de plus en plus de biches adultes (âge moyen = 6,8 ans). La graisse de la moelle du fémur (97 %, $N = 12$) était constamment élevée jusqu'à la mi-mars, ce qui indique que les proies étaient en bonne condition. Il n'y avait aucune preuve d'anomalie du squelette ou des sabots pour les carcasses examinées.

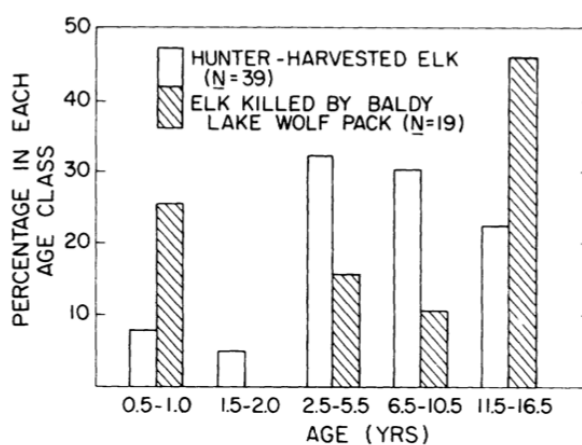


Fig. 3. Classe d'âge des wapitis tués par les loups et les chasseurs dans le parc national de Riding Mountain et ses environs, Manitoba

Utilisation des carcasses

Dans le Minnesota, le nombre de cerfs tués a atteint un pic de la mi-février à la mi-mars (Mech 1977a). Des tendances similaires ont été observées dans cette étude. De plus, l'utilisation des carcasses a varié du début à la fin de l'hiver pour la plus grande meute de BL. L'utilisation en octobre-novembre était presque complète, alors que l'utilisation des carcasses au milieu et à la fin de l'hiver était très réduite. Ce phénomène a souvent été qualifié dans la littérature de surplus killing. Trois facteurs influencent probablement les taux de prédation et l'utilisation : la taille de la meute, la vulnérabilité des proies et les conditions de neige. Les meutes plus importantes ont besoin de plus de nourriture que les meutes plus petites, mais peuvent tuer des proies plus facilement. Si tuer est difficile pour les petites meutes, l'utilisation devrait augmenter. Puisque l'utilisation n'était pas importante au milieu et à la fin de l'hiver et que les taux de prédation étaient élevés, il semble qu'il n'était pas difficile pour les petites meutes de tuer des wapitis à cette époque. Le temps passé à prédater des faons était de $1,5 \pm 0,07$ jours ($N = 4$) et celui passé à tuer des biches était de $1,4 \pm 0,1$ jours ($N = 5$). Une meute de loups est restée près de 2 carcasses d'orignaux pendant 1 et 3 jours. L'utilisation des carcasses pendant la période de suivi intensif (mi-février-mi-mars) était de 56 % pour l'élan et de 40 % pour les orignaux (Tableau 2). En supposant que 75 % du poids d'une carcasse était consommable (Peterson 1977), pendant cette période de 19 jours, 854 kg de wapitis et 407 kg d'orignal étaient disponibles pour le groupe BL. La consommation réelle calculée était de 478 kg de wapitis et 163 kg d'orignal, soit 25 et 9/kg/jour, respectivement. Compte tenu d'un poids moyen de 32,7 kg par loup, la meute étudiée de 5 animaux a consommé 0,21 kg de proies par kilo

de loup, soit 34 kg par meute par jour. La viande laissée aux charognards pendant la période de 19 jours du milieu à la fin de l'hiver s'est élevée à environ 376 kg pour les wapitis et 244 kg pour les orignaux.

Quarante pour cent de tous les wapitis tués l'ont été dans des forêts à couvert variable avec un sous-bois dense, 32 % dans des zones semi-ouvertes avec un couvert d'arbustes, 17 % dans des zones ouvertes et 11 % dans des forêts sans sous-bois. Il y a eu 50 % de plus de rencontres (soit au début ou à la fin des luttes) dans les zones avec un couvert d'arbustes. Aucune des prédatations n'a eu lieu sur des lacs ou d'autres plans d'eau. Les poursuites étaient généralement courtes et, d'après les traces dans la neige, allaient de 20 à 260 m. Les poursuites réelles auraient pu être plus longues car les traces dans la neige peuvent être trompeuses.

DISCUSSION

La taille des meutes observées était plus petite que la moyenne ($\bar{x} = 7,5$, fourchette 3-22, médiane = 8,0) rapportée dans l'ensemble du parc (Carbyn, rapport non publié, 1980). Les fortes densités de wapitis ont facilité leur prédation par des meutes de tailles différentes. Des meutes de loups de taille petite à moyenne pouvaient facilement tuer des wapitis en hiver. Les cerfs de virginie étaient prédatés de manière disproportionnée mais, en raison de leurs densités plus faibles, ils étaient moins importants que les wapitis.

La comparaison du temps relatif passé dans les zones périphériques par rapport aux zones centrales du territoire a montré que la petite meute fragmentée (AL) se comportait différemment de la grande meute BL. La meute AL a passé plus de temps le long de la zone extérieure que prévu si les modèles d'utilisation avaient été conformes à ceux observés au Minnesota (Mech 1977a). Une explication possible est que les réponses comportementales normales envers les meutes voisines changent lorsque les effectifs diminuent. Le statut social des membres perdus pourrait être important dans les réponses ultérieures de la meute. La meute BL a passé plus de temps dans les zones centrales. La présence du lac Whitewater dans la partie centrale pourrait avoir influencé les mouvements de la meute, renforçant toute tendance à éviter les zones proches des meutes voisines. Le lac Audy se trouvait dans le territoire de la meute AL et, en raison d'une activité humaine plus importante, il est possible que la meute ait été amenée à se déplacer plus largement dans d'autres parties du territoire.

Les deux meutes ont tué principalement des wapitis. Cependant, au cours d'un hiver moins enneigé, la petite meute d'AL a tué des cerfs à un taux disproportionnellement plus élevé que celui attendu si les proies étaient tuées en fonction de leur disponibilité. Le pourcentage de 34 % du temps où les loups ont été vus sur les sites de prédation était supérieur aux 14 % rapportés en Alberta (Fuller et Keith 1980). La courte période pendant laquelle les loups sont restés sur un site de chasse, quelle que soit la taille ou l'espèce de la proie, suggère que la nourriture était abondante. L'augmentation du nombre d'observations de meutes sur les sites de prédation entre la mi-février et la mi-mars indique un taux de prédation croissant au cours de l'hiver, un schéma également observé dans le nord-Est du Minnesota (Mech 1977a). L'analyse des lieux de prédation n'a pas confirmé l'hypothèse selon laquelle les meutes tuent davantage dans les zones centrales des territoires qu'en périphérie. Dix-neuf des 37 animaux tués se trouvaient à la périphérie du territoire ou à proximité (à moins de 2 km). En raison de la configuration du parc, les territoires des loups n'étaient souvent pas complètement délimités par les meutes voisines, mais plutôt adjacents à des terres agricoles sans

loups. 5 wapitis tués par la meute BL se trouvaient à la limite du territoire adjacent à l'endroit où l'activité d'une autre meute avait été enregistrée les années précédentes et soupçonnée pour 1978-79.

Les loups sont exposés à des **pressions de sélection** différentes dans le PNMR que dans de nombreuses autres régions d'Amérique du Nord. La population est protégée dans une zone relativement petite et presque toutes les meutes sont exposées à une perte constante d'animaux en raison de l'influence humaine (piégeage, tir, empoisonnement) le long des limites du parc. Par conséquent, le déplacement des territoires d'une année à l'autre est courant (Carbyn, rapport non publié, 1980 ; 1981). La taille des territoires dans le PNMR était comparable à celle du Minnesota, mais la base totale de proies, déterminée par la diversité des espèces et la biomasse, était plus importante. Bien que des études télémétriques sur les mouvements soient nécessaires pour les confirmer, il est probable que les wapitis sont plus mobiles que les cerfs en hiver. Il est concevable que les hardes de wapitis se déplacent entre les zones centrales et périphériques des territoires des loups sur de courtes périodes et évitent ainsi de séjourner dans les **zones tampons** potentielles entre les meutes. **En revanche, la distribution des cerfs dans le parc en hiver peut être largement limitée à un couvert approprié (peuplements de conifères) ou, plus fréquemment, à la périphérie du parc** (Carbyn, données non publiées). Comme les activités humaines autour du parc peuvent affecter les mouvements des loups, les cerfs peuvent trouver une plus grande sécurité le long des limites du parc qui agissent comme des zones tampons sans loups (Mech 1977*b*). Nelson et Mech (1981) ont noté que les cerfs se rassemblent à proximité d'agglomérations du Minnesota qui pourrait être analogue à la situation du PNMR. Dans un autre article (Carbyn 1982), je suggérais que les coyotes ont trouvé un refuge pour éviter d'être tués par les loups dans un enclos à bisons où l'activité humaine était plus courante, et l'accès des loups, sans être exclu, était plus restreint.

Les orignaux n'ont pas été tués par la meute AL. La meute BL a tué des orignaux dans un rapport de 1 orignal/10,5 wapitis. Le rapport entre les orignaux et les wapitis dans le parc était de 1/2,4. La meute AL a tué 1 cerf/1,33 wapiti, alors que la disponibilité était estimée à 1 cerf/3,1 wapitis. Dans l'ensemble, les wapitis en tant que proie consommée par un facteur de 15 : 1. Ces données indiquent l'importance du wapiti dans ce complexe de proies. **Le cerf était l'espèce proie optimale parce qu'il était tué au taux le plus élevé par rapport à son abondance relative.** Dans les systèmes nordiques, le caribou (*Rangifer tarandus*) a été identifié de façon similaire comme une proie optimale en présence d'autres ongulés (Holleman et Stephenson 1981).

La meute BL s'est attaquée plus fortement aux wapitis âgés et aux faons qu'à toute autre proie. Dans des conditions de neige profonde à la fin de l'hiver, la prédation s'est **déplacée** des faons vers les femelles, ce qui suggère que les faons étaient moins vulnérables ou moins nombreux. La graisse du fémur (K. Greer, rapport non publié, Mont. Dep. Fish and Game, 1969) a indiqué que tous les wapitis tués par les loups étaient en excellente condition, même si les gardes du RMNP ont rapporté avoir trouvé des carcasses d'ongulés liés à l'hiver au printemps 1977.

Fuller et Keith. (1980) ont rapporté que les meutes d'une moyenne de 9,5 loups sont restées sur les carcasses d'orignaux adultes tués pendant une moyenne de 2,5 jours, et 1,5 jour pour les faons, avec une **consommation complète** des carcasses. Les loups du RMNP sont restés plus longtemps près des carcasses. **La durée du séjour n'était pas liée à la taille de la carcasse, ce qui indique l'abondance de nourriture. Les distances moyennes entre les meutes de loups dans le nord de l'Alberta étaient de 44 (1977) et 25 km (1978), contre 5,1 km dans le PNMR.** Fuller et Keith (1980) pensaient qu'ils

avaient comptabilisé toutes les proies en obtenant les localisations quotidiennes des loups marqués par radio. Cela n'aurait pas été vrai dans le RMNP avec le taux rapide d'abandon de carcasses observé. En prenant comme exemple la période de 19 jours de suivi intensif de cette étude, 1 wapiti sur 5 tué durant cette période aurait été manqué sans le suivi au sol. Fuller et Keith (1980) ont montré que les taux de prédation quotidiens moyens n'étaient pas égaux au nombre moyen de proies observés par vol de repérage. Ils ont indiqué que les taux de tués apparents calculés à partir de vols de relocalisation à différents intervalles augmentaient avec la longueur de l'intervalle. Le nombre moyen d'animaux tués observé par vol est resté constant après 6 jours. Le coefficient de corrélation ($r^2 = 0,87$) pour le nord de l'Alberta n'est pas applicable au PNMR en raison de la durée différente du temps passé sur les sites de chasse. Les taux de prédation variables du début à la fin de l'hiver doivent également être pris en compte dans cette relation.

Le pourcentage de présence et l'équivalence de biomasse des aliments, déterminés à partir des excréments collectés lors d'un suivi intensif, ont confirmé sur le terrain les résultats obtenus lors d'essais d'alimentation avec des loups en captivité (Floyd et al. 1978). R. O. Peterson (pers. commun.) a suggéré qu'en raison de la dureté de la peau d'originaux, les corrélations simples ne sont pas toujours applicables. Le rapport originaux/wapiti calculé à partir des excréments recueillis était de 1/8,5 comparé à 1/10,5 enregistré lors de l'examen des carcasses. Ce problème devrait être étudié plus en profondeur car des échantillons de plus grande taille sont nécessaires pour clarifier les relations.

Le taux de consommation quotidien moyen était de 0,21 kg de proies/kg de loup. Les autres taux rapportés sont de 0,10 kg en Ontario (Kolenosky 1972), 0,16-0,37 kg (Peterson 1977) sur l'île Royale, Michigan, et 0,12-0,15 kg dans le nord de l'Alberta (Fuller et Keith 1980). Le **taux de prédation** par loup dans le RMNP était d'environ 1 wapiti/14 jours. On considère qu'il s'agit du taux maximum en raison des conditions hivernales relativement sévères. Kolenosky (1972) a rapporté que le taux de prédation d'un seul loup était d'environ 1 cerf/ 18 jours. Le nombre maximum de wapitis tués par loup dans le RMNP du 1^{er} octobre au 30 avril était d'environ 15 et la meute de 5 loups devait théoriquement tuer environ 75 wapitis. Un total de 688 wapitis était disponible pour la meute BL. **Si la meute ne consommait que des wapitis, elle prendrait 11 % de la population en hiver, ce qui serait compensé par le recrutement l'année suivante si la mortalité des faons au 1^{er} octobre était faible.** Avec une base de proies en déclin et un taux de prédation constant, l'impact global de la prédation par les loups sur le troupeau de wapitis augmenterait. La prédation estivale sur les wapitis augmenterait la mortalité des wapitis liée aux loups. Ce phénomène est atténué dans le PNMR par le castor, une espèce-proie disponible en saison (Carbyn, rapport non publié, 1980).

La prédation des loups sur les wapitis dans le PNMR à l'heure actuelle réduit les taux d'augmentation et empêche peut-être une éruption comme celle documentée en 1947 (Banfield 1949). Rounds (1977) a documenté des pics de population avec des amplitudes plus faibles pour 1956, 1960 et 1971. Moins de 5 % de la population régionale de wapitis régionale est prélevée annuellement par les chasseurs en périphérie du Parc (D. Davies, commun. pers.). Dans les circonstances actuelles, la prédation des wapitis par les loups est bénéfique dans le cadre du concept de gestion des écosystèmes actuellement appliqué dans les parcs nationaux Canadiens. Les loups contribuent à la diversité des espèces de la faune du parc par leur propre présence et par l'apport régulier de charognes utilisées par les charognards (Houston 1978). Le rôle de la prédation dans le façonnement et le maintien de la structure des communautés animales n'est pas clairement compris.

En théorie, une pression de prédation constante sur certaines populations de proies pourrait empêcher un ongulé de devenir dominant aux dépens des autres espèces. Les populations d'orignaux du parc sont actuellement en expansion malgré la prédation des loups. Il est possible que la prédation par les loups étant disproportionnée sur les wapitis, l'orignal en tire un avantage compétitif. Il ne fait aucun doute que la prédation des loups sur les orignaux serait plus importante en l'absence de wapitis.

IMPLICATIONS EN MATIÈRE DE GESTION

Au cours de la dernière décennie, il est devenu de plus en plus clair que l'homme et le loup sont souvent en compétition pour les mêmes proies (Connolly 1978). Ces connaissances et les débats qui les accompagnent sur l'utilisation de la faune sauvage à des fins de consommation ou non ont conduit à la prise de conscience que les programmes de contrôle des prédateurs deviennent de plus en plus importants et constituent une option de gestion parmi d'autres. Presque aucune recherche ne s'est attachée à déterminer la meilleure façon d'y parvenir sans compromettre un équilibre « raisonnable » entre les populations de prédateurs et de proies. La capacité de petites meutes de loups à tuer des wapitis a d'importantes répercussions sur la gestion. Elle soulève la question de l'efficacité de la réduction de la prédation sur les wapitis par la réduction de la taille des meutes. **Il est peu probable que des meutes plus importantes auraient augmenté de façon substantielle les taux de prédation dans le PNMR, au-delà de ceux observés pour une meute de 5 animaux dans la neige profonde.** Cependant, une meute de 3 loups a sélectionné des proies différentes, de sorte que les relations en ligne droite peuvent ne pas exister. Deux facteurs sont probablement importants : (1) combien de loups peuvent efficacement consommer une proie d'une taille donnée, et (2) les loups individuels (meutes) ont-ils des espèces de proies préférées (**comportement appris**) ? Lorsque la taille des meutes est réduite, on peut supposer qu'il s'ensuit une modification des cibles principales des proies. Ces changements peuvent concerner des espèces ou des classes d'âge. **Dans un système où les proies sont abondantes, comme dans le PNRM, cela pourrait signifier que les petites meutes s'attaquent moins aux grandes espèces de proies (orignaux) ou qu'elles délaissent les proies adultes au profit des jeunes.** Dans les **systèmes à proie unique** (par exemple, le caribou de la toundra), un tel changement pourrait être significatif.

Cette étude a montré qu'à des taux de prédation élevés, la surveillance aérienne quotidienne pour localiser les animaux tués n'est pas suffisante. La consommation des animaux tués dans des conditions de neige profonde et de forte densité de proies est suffisamment rapide pour que le suivi au sol soit important pour obtenir un enregistrement complet du taux de prédation. Toutes les conclusions de cette étude sont basées sur la combinaison d'une couverture neigeuse exceptionnellement profonde, de densités de proies élevées et de la petite taille des territoires des loups.