

Caractéristiques de la population, morphométrie et croissance des loups gris et des coyotes capturés en Alaska

ARCTIC

VOL. 75, NO. 2 (JUNE 2022) P. 242–256

<https://doi.org/10.14430/arctic75123>

Population Characteristics, Morphometry, and Growth of Harvested Gray Wolves and Coyotes in Alaska

Carl D. Mitchell,¹ Roy Chaney,² Ken Aho³ and R. Terry Bowyer⁴*(Received 9 August 2021; accepted in revised form 3 November 2021)*

Résumé

Il existe peu d'études sur les **prélèvements simultanés** de loups gris (*Canis lupus*) et de coyotes (*C. latrans*) à des latitudes très septentrionales. De plus, aucune étude n'examine explicitement les effets des prélèvements simultanés sur les phénotypes des loups et des coyotes. **Nous avons documenté les changements dans les caractéristiques de sexe et d'âge et la morphologie des loups gris et des coyotes récoltés par les chasseurs près du lac Ptarmigan, dans le centre-est de l'Alaska, aux États-Unis, entre 1998 et 2001.** Nous avons émis **l'hypothèse** que la chasse se traduirait par des canidés plus grands et plus lourds, par une réduction des densités et par une augmentation des ratios jeunes/adultes chez les loups et les coyotes. Nous avons généré des courbes de croissance de von Bertalanffy indiquant que les loups et les coyotes des deux sexes augmentaient en longueur ou en poids jusqu'à l'âge de 2 ou 3 ans. Aucun changement significatif de la longueur ou du poids moyen ou du rapport longueur/poids n'a eu lieu au cours de l'étude de 3 ans, sauf que la longueur moyenne des coyotes était plus longue au cours du dernier hiver de l'étude. Les captures par unité d'effort (CPUE) pour les loups ont varié de 0,061 à 0,112 tué/jour et pour les coyotes de 0,552 à 0,11 tué/jour au cours de l'étude. Les CPUE indiquent que l'abondance des coyotes a diminué, mais pas celle des loups. **Les changements dans les ratios mâles/femelles et jeunes/adultes n'ont pas été significativement différents pour les deux canidés.** Nous pensons que les populations de coyotes ont été affectées de manière disproportionnée par la combinaison d'un environnement arctique sévère et d'une exploitation soutenue. Nos résultats seront utiles pour la gestion des populations de canidés sympatriques et pour la compréhension des réponses démographiques aux processus dépendant de la densité chez les loups et les coyotes, en particulier aux latitudes très septentrionales.

INTRODUCTION

La chasse récréative de la faune sauvage est l'un des moyens par lesquels les gestionnaires peuvent manipuler les caractéristiques des populations (abondance, densité, structure des sexes et des âges) pour atteindre des objectifs démographiques spécifiques, un sujet qui intéresse depuis longtemps les biologistes de la faune sauvage (par exemple, Leopold, 1933). La plupart des recherches antérieures sur la récolte durable des oiseaux et des mammifères (par opposition à la simple réduction de la population) se sont concentrées sur les espèces de gibier (c'est-à-dire les galliformes, les ansériformes, les cervidés, les bovidés, les antilocapridés). Par conséquent, la méthodologie de récolte, les résultats et l'évaluation ont

été bien étudiés (Leopold, 1933 ; Denney, 1978 ; Strickland et al., 1994 ; Connelly et al., 2005, 2020). Ces résultats sont constamment affinés au fur et à mesure de l'acquisition de nouvelles données, du développement de nouvelles méthodes et de l'acquisition de nouvelles connaissances (Bowyer et al., 2020).

Contrairement à de nombreuses espèces chassées, la plupart des stratégies d'exploitation des grands carnivores ont été axées historiquement sur la réduction ou l'élimination des populations (c'est-à-dire l'abattage) afin de promouvoir des espèces plus favorisées et de protéger le bétail ou les personnes (Kruuk, 2002). En outre, il existe étonnamment peu d'études concernant l'utilisation de la chasse récréative pour atteindre les objectifs de gestion des grands mammifères (Hurley et al., 2011 ; Mysterud, 2011 ; Festa-Bianchet, 2017 ; Quirós-Fernández et al., 2017 ; Mysterud et al., 2019). Par conséquent, la gestion des populations de grands carnivores pour un rendement soutenu est un phénomène relativement récent (par exemple, Cooley et al., 2009 ; Bischof et al., 2012 ; Keech et al., 2014 ; Brockman et al., 2020).

Les agences de gestion et les biologistes de l'Alaska (États-Unis) et du Yukon (Canada) ont étudié les effets des prélèvements sur la dynamique des populations de loups gris (*Canis lupus* : ci-après « loup ») et sur celle des populations d'herbivores qui les soutiennent (Gasaway et al., 1983, 1992 ; Hayes et al., 1991, 2003 ; Hayes et Harestad, 2000 ; Mech, 2001 ; Person et al., 2001 ; Ballard et al., 2003). Ce n'est que récemment que la démographie et le prélèvement des loups ont fait l'objet d'études intensives dans les 48 États contigus des États-Unis, car les populations relictuelles ou transférées ont augmenté dans une mesure permettant le prélèvement récréatif (Mech, 2010). Plusieurs études ont documenté les effets des prélèvements sur les populations de loups (Fuller et al., 2003) et les préceptes de gestion des loups (c'est-à-dire les taux de prélèvement pour un rendement soutenu, les effets de l'abattage des adultes reproducteurs) (Mech 2001, 2010 ; Adams et al., 2008 ; Gude et al., 2012 ; Ausband, 2016 ; Smith et al., 2016 ; Ausband et al., 2017a ; Bassing et al., 2019, 2020).

Bien que l'exploitation ait largement réussi à réduire ou à éliminer les loups (Boitani, 2003), les coyotes (*Canis latrans*) constituent une exception, car la réduction à long terme (> 1 an) de leurs populations a été difficile à obtenir (Knowlton, 1972 ; Knowlton et Stoddart, 1983 ; Knowlton et Gese, 1995 ; Knowlton et al., 1999 ; Bekoff et Gese, 2003). Notre compréhension de l'exploitation des coyotes et de ses effets sur la dynamique des populations s'est largement basée sur les résultats de Knowlton (1972), Knowlton et Stoddart (1983), et Knowlton et Gese (1995). **De nombreuses études indiquent que les coyotes réagissent presque invariablement à la réduction de la population d'une manière qui dépend de la densité, en augmentant la reproduction et l'immigration** (Gier, 1968 ; Knowlton, 1972 ; Knowlton et Stoddart, 1983 ; Knowlton et Gese, 1995 ; Bekoff et Gese, 2003 ; Gese, 2005). La récolte peut également affecter la taille corporelle des grands canidés via des processus dépendant de la densité (Yom-Tov, 2003). La réduction de la compétition intraspécifique permet d'augmenter la capture de proies et la consommation par habitant (en supposant une base de proies relativement constante), ce qui peut se traduire par des prédateurs plus grands, en meilleure condition physique et présentant de meilleures caractéristiques de reproduction, notamment des taux de gestation plus élevés, des portées plus grandes et un taux de survie des jeunes plus important (Gier, 1968 ; Kreeger, 2003 ; Gese, 2005 ; Stahler et al., 2013 ; Gese et al., 2016 ; Ausband et al., 2017a).

La **taille du corps** est une caractéristique fondamentale qui affecte la plupart des aspects de la biologie, de l'écologie et du comportement des espèces (Blueweiss et al., 1978 ; Peters, 1983 ; Calder, 2001). **Chez les canidés, la taille du corps affecte un certain nombre de caractéristiques, dont le métabolisme de base, la communication, la dominance sociale, les attributs reproductifs, y compris le succès de la reproduction, ainsi que les tactiques et l'efficacité de la chasse** (Ewer, 1973 ; Geffen et al., 1996 ; Packard, 2003 ; Harrington et Asa, 2003 ; Kreeger, 2003 ; MacNulty et al., 2009, 2020). La taille corporelle des loups a été mesurée dans plusieurs populations (Hilderbrand et Golden, 2013 ; MacNulty et al., 2009, 2020). MacNulty et al. (2009, 2020) ont fourni des modèles de courbes de croissance des loups dans une population de loups non chassés, Hilderbrand et Golden (2013) ont rendu compte des relations âge-poids des loups dans une population chassée du centre-sud de l'Alaska, et Ausband (2016) a examiné l'effet de la chasse sur les phénotypes de couleur. Néanmoins, nous n'avons pas connaissance d'études qui examinent explicitement les effets de la récolte sur la taille du corps des canidés. En plus d'augmenter la compréhension écologique et physiologique des canidés, ces données seraient également bénéfiques pour la gestion des populations, et pour mieux comprendre les **réponses** démographiques aux **processus** dépendant de la **densité** chez les loups et les coyotes.

Nous examinons ici des données uniques décrivant le sexe, l'âge et la taille des loups et des coyotes capturés entre 1998 et 2001 dans le centre-est de l'Alaska. Le sexe et l'âge des loups et des coyotes abattus nous ont permis d'examiner les réponses démographiques de ces deux canidés sympatriques à l'exploitation pendant la durée de l'étude de trois ans. Les effets de la chasse sur les loups ont été étudiés en Alaska et dans d'autres écosystèmes boréaux (Gasaway et al., 1983, 1992 ; Hayes et al., 1991, 2003 ; Hayes et Harestad, 2000 ; Ballard et al., 2003). De même, les effets de la récolte sur la démographie des coyotes sont bien connus (Knowlton, 1972 ; Knowlton et Stoddart, 1983 ; Knowlton et Gese, 1995). Néanmoins, de telles données et analyses font totalement défaut pour les coyotes des écosystèmes forestiers boréaux de l'extrême nord. Nous n'avons pas non plus connaissance d'analyses sur les réponses démographiques à l'exploitation simultanée de populations **sympatriques** de ces deux canidés, où que ce soit dans leur aire de répartition. Comme les loups et les coyotes sont **sympatriques** dans une grande partie de l'Alaska et du Canada, ces données offrent des perspectives importantes pour la gestion des canidés sauvages, avec des implications substantielles pour la structure et la fonction de la communauté des prédateurs et les relations prédateur-proie.

Nous avons également obtenu des données sur la taille corporelle des loups et des coyotes abattus. Les chasseurs et les naturalistes s'intéressent à la taille des animaux (Seton, 1920). Les mammalogistes et les écologistes utilisent les données de taille pour des études taxonomiques, comportementales (Bekoff et al., 1981), de structure communautaire et de compétition (Brown et Maurer, 1986 ; Reiss, 1988), et physiologiques (Hayssen et Lacy, 1985 ; Elgar et Harvey, 1987). Les changements dans les mesures de la taille corporelle ont également été utilisés pour examiner les effets du changement climatique sur les mammifères (Gardner et al., 2011 ; Sheridan et Bickford, 2011 ; Martin et al., 2018). **En outre, les données sur la taille corporelle sont précieuses pour comprendre l'écologie et le comportement des loups** (MacNulty et al., 2020). Les tailles corporelles des loups ont été résumées sur une grande partie de leur aire de répartition en Amérique du Nord et ailleurs (Mech et Boitani, 2003). La taille des coyotes a également été documentée sur la majeure partie de leur aire de

répartition tempérée (Bekoff et Gese, 2003), mais elle fait presque entièrement défaut pour les coyotes dans leur aire de répartition la plus septentrionale.

À partir d'études antérieures sur la dynamique des populations de loups (Fuller et al., 2003 ; Adams et al., 2008 ; Mech, 2010) et de coyotes (Knowlton, 1972 ; Knowlton et Stoddart, 1983 ; Knowlton et Gese, 1995 ; Gese, 2005), nous avons supposé que des prélèvements prolongés entraîneraient des changements démographiques liés à la densité chez ces deux canidés. Plus précisément, nous avons prédit que les rapports standardisés décrivant la taille corporelle (longueur du corps : poids) et le taux de croissance (longueur : poids/âge) pour les deux espèces augmenteraient en fonction de la densité, car moins de congénères présents entraînerait ostensiblement plus de proies par canidé survivant (Bowyer et al., 1999). Nous avons également prédit que les caractéristiques démographiques des loups et des coyotes changeraient au fil du temps après la récolte. Plus précisément, le nombre de loups et de coyotes capturés (capture par unité d'effort [CPUE]) en tant qu'indice de la taille de la population diminuerait, les rapports d'âge des deux canidés capturés diminueraient (c'est-à-dire qu'il y aurait plus de jeunes animaux dans la population), et les rapports de sexe des animaux capturés ne changeraient pas (Bishir et Lancia, 1996 ; Schmidt et al., 2005).

MÉTHODES

Zone d'étude

Notre étude a été menée entre octobre 1998 et avril 2001 dans une zone sans route près du lac Ptarmigan dans la partie nord-est du parc national et de la réserve de Wrangell - Saint Elias (WRST) en Alaska intérieur, aux États-Unis, près de la frontière du Yukon à 62°00' N, 141°25' W (Fig. 1) (Mitchell et al., 2015). Avec 5 341 850 ha, le WRST est la plus grande unité du système de parcs nationaux des États-Unis. Combinés au parc national de Glacier Bay et au parc national et à la réserve de Kluane du Canada, ainsi qu'au parc provincial Tatshenshini-Alsek, soit 97 957 000 ha, ces parcs et réserves constituent l'une des plus grandes aires sauvages protégées internationales au monde, dont une grande partie est éloignée et le plus souvent non affectée par les activités humaines.

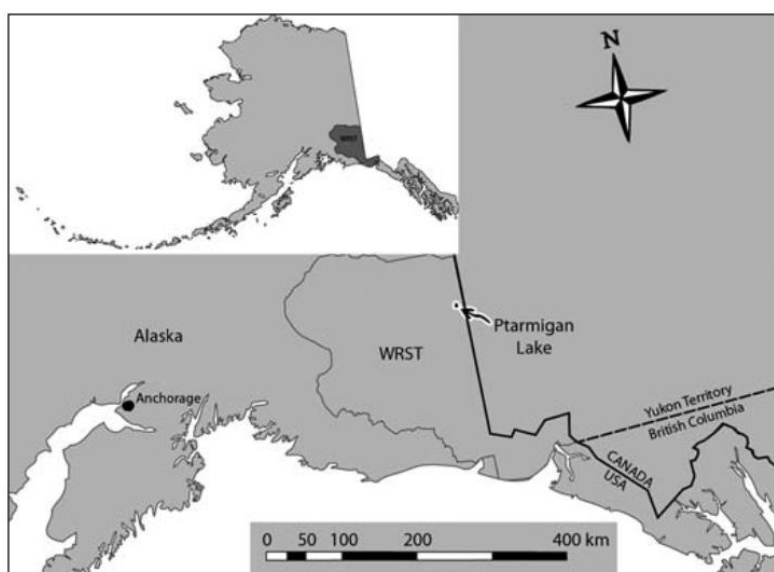


FIG. 1. Emplacement du parc national et de la réserve de Wrangell-St. Elias en Alaska est indiqué dans l'encart supérieur gauche

La zone d'étude couvre 843 km² et est délimitée par la rivière White au sud, la frontière du Yukon à l'est, Solo Flats à l'ouest et les criques Beaver et Horsfeld au nord. L'altitude varie de 893 m sur la rivière White à 2333 m au pic Wiki. La région a un climat continental avec des hivers longs et froids et des étés courts et frais (Gallant et al., 1995). Les précipitations varient de 150 à 450 mm/an selon le site. Nous avons utilisé les données météorologiques de 2011 pour Chisana (62°08' N, 145°02' W ; 1011 m d'altitude) du Western Regional Climate Center (<https://wrcc.dri.edu/cgi-bin/rawMAIN.pl?akACHI>). Le temps hivernal pendant notre étude était typique des zones montagneuses de l'intérieur de l'Alaska. L'hiver 1998-99 avait un équivalent en eau de la neige \approx 85% de la moyenne ; l'hiver 1999-2000 avait un équivalent en eau de la neige \approx 130% de la moyenne, et pour l'hiver 2000-01, l'équivalent en eau de la neige était de 83% de la moyenne (Keen, 2008). Les températures maximales de décembre et janvier restent généralement inférieures à 0°C. La température moyenne de novembre à mars 1998-99 était de -2,7°C, tandis que la température de novembre à mars pour 1999-2000 était de Températures hivernales plus douces, combinées à un équivalent en eau de la neige élevé au cours de 1999-2000, ce qui a donné lieu à des conditions de neige profonde et croûtée tout au long de cet hiver (Mitchell et al., 2015). Pour la période de novembre à mars 2000-01, la température moyenne était de 9,3°C ; les températures plus chaudes ont rendu les déplacements dans toute la zone d'étude difficiles.

Les zones situées en dessous de 1200 m d'altitude sont principalement des forêts mixtes de conifères dominées par l'épinette noire (*Picea mariana*) et l'épinette blanche (*P. glauca*) avec des saules (*Salix* spp.) présents surtout le long des zones riveraines. L'aulne (*Alnus* spp.) est présent au-dessus des forêts de plaine. Au-dessus de la zone des aulnes, la végétation est dominée par des éricacées naines arbustives et une toundra de carex. Au-dessus d' \approx 2000 m, la végétation disparaît et la couverture végétale se compose principalement de rochers, de neige et de champs de glace permanente (Gallant et al., 1995). Les loups et les coyotes cooccurrent dans toute la zone dans tous les habitats.

En Alaska, les loups s'attaquent principalement aux grands ongulés (Dale et al., 1995 ; Mech et Peterson, 2003), tandis que les coyotes s'attaquent surtout aux lièvres d'Amérique et à d'autres proies plus petites, y compris les ongulés nouveau-nés (Prugh, 2004). Les densités à long terme (moyenne \pm SE) de mouflons de Dall (*Ovis dalli*) étaient de 810 \pm 80 mouflons/1000 km² ($n = 12$ relevés, 1949-2002) ou \sim 605-750 mouflons dans la zone d'étude. Entre 1998 et 1999, la densité des mouflons de Dall dans la zone d'étude a augmenté de 74,6 \pm 16,3 mouflons/1000 km². **Entre 1999 et 2000, après un hiver avec une neige croûtée supérieure à la normale, la densité des mouflons a diminué de 210 \pm 14 mouflons/1000 km². En raison de cette forte baisse, la densité de moutons a diminué de 130 \pm 8 moutons/1000 km² sur l'ensemble de la période de 3 ans** (Mitchell et al., 2015). Les populations d'orignaux (*Alces alces*) étaient stables au moment de l'étude, avec des densités de 261-286 orignaux (310-340 orignaux/1000 km², dossiers du parc national et de la réserve de Wrangell-Saint Elias). Le troupeau de caribous de Chisana (*Rangifer tarandus*) s'est déplacé dans toute la zone d'étude pendant l'été et l'automne et dans le Yukon adjacent, au Canada, en hiver et au printemps. La densité de la harde a été estimée à \sim 493 caribous (350/1000 km²) en 1999 et \sim 315 (230/1000 km²) en 2002 (Chisana Caribou Herd Working Group, 2012). Les lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*) étaient au sommet de leur cycle, et les densités élevées dans la zone d'étude ont été estimées à plus de 30 000 (3,6-3,9/ha) sur la zone d'étude entre 1999 et

2002 (Krebs et al., 2013). Le mouflon de Dall et l'original font l'objet d'une chasse sportive dans la zone d'étude, mais pas le caribou ni le lièvre d'Amérique.

Les autres grands carnivores sont l'ours brun (*Ursus arctos*), l'ours noir (*U. americanus*), le renard roux (*Vulpes vulpes*), le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et le carcajou (*Gulo gulo*). Les densités régionales de loups gris dans cette région ont été estimées relativement stables à 5,6-6,7 loups/1000 km² de 1986 à 2001 (Farnell et Gardner, 2003). Il n'y a pas eu d'autres prélèvements connus de loups ou de coyotes dans la zone d'étude pendant notre étude. Aucune estimation des densités de coyotes, renards roux, ours bruns, lynx ou carcajous n'était disponible.

Procédures d'échantillonnage et récolte des canidés

Pour mieux comprendre les effets de la récolte des canidés sur les caractéristiques démographiques et phénotypiques, nous nous sommes associés à des chasseurs privés pour documenter les caractéristiques démographiques (sexe et âge) et morphométriques (longueur du corps, poids et taux de croissance) des coyotes et des loups sympatriques récoltés dans le centre-est de l'Alaska de fin octobre à début avril 1998-2001. Cette étude a coïncidé avec une étude sur les mouflons de Dall (Mitchell et al., 2015). Notre étude était inhabituelle dans la mesure où la récolte de canidés a eu lieu là où peu d'autres activités de chasse de subsistance ou récréative, de piégeage ou de pose de collets de loups ou de coyotes avaient lieu auparavant. Le quota de chasse pour les loups était de 10 chasseurs titulaires d'un permis par an, et il n'y avait pas de limite pour les coyotes. La chasse se faisait principalement par tir à longue distance ; la chasse aux loups et aux coyotes était simultanée. L'élimination des canidés a été mise en œuvre dans le cadre d'un effort privé visant à récolter de précieuses fourrures, bien que les personnes concernées aient supposé que cela pourrait également encourager la croissance de la population de mouflons de Dall. En effet, les données de l'enquête ont indiqué que la récolte des canidés a temporairement permis au nombre de mouflons de Dall d'augmenter (Mitchell et al., 2015). Aucune autre récolte connue de loups ou de coyotes n'a eu lieu dans la zone d'étude pendant notre étude.

Les loups et les coyotes ont été récoltés légalement selon les règlements de récolte sportive du Département de la pêche et de la chasse de l'Alaska. Les canidés ont été abattus (> 95%), piégés ou capturés au collet (< 2,5% chacun) entre octobre et avril chaque hiver, à partir de 1998-99 et jusqu'en 2000-01. Normalement, des motoneiges étaient utilisées pour se rendre dans une zone où les canidés seraient attirés par des cris de prédateurs, des hurlements ou des appâts naturels (c'est-à-dire des carcasses d'originaux). Les animaux étaient généralement abattus à des distances supérieures à 300 m. Peu d'animaux étaient piégés ou pris au collet, car les conditions de neige changeant rapidement (gel et dégel) rendaient ces méthodes longues et relativement inefficaces. Le tir à longue distance n'est pas sélectif pour la taille ou d'autres caractéristiques (R. Chaney, obs. pers.) Tous les animaux capturés ou tués ont été récupérés pour la récolte de fourrure et la vente privée.

Nous avons tenu un registre quotidien de tous les canidés recueillis, avec la date, l'âge estimé, le sexe, la longueur totale et le poids corporel. Nous avons mesuré la longueur totale de chaque animal, du bout du nez au bout de la queue, à 25 mm près avec un ruban à mesurer en tissu, et le poids total de chaque animal à 0,45 kg près avec une balance à ressort sur le terrain. Le poids total a été corrigé pour tenir compte du poids du contenu de l'estomac. Le

contenu de l'estomac complet d'un loup peut peser de 5 à 8,6 kg (Mech, 1970), et celui d'un coyote, de 1 à 2,5 kg (estimation de Gier, 1968). S'il n'est pas pris en compte, ce poids supplémentaire peut fausser les mesures du poids corporel, surtout s'il est utilisé avec la longueur du corps dans les calculs du taux de croissance. Le sexe n'a pas été documenté pour deux loups en 2000-01. Nous avons déterminé le sexe à partir des organes génitaux externes, et l'âge à partir d'une estimation de l'usure des dents, qui a été vérifiée comme fiable à ± 1 an dans 68% - 89% des échantillons (Gier, 1968 ; Bowen, 1982 ; Hayes et Harestad, 2000 ; Gipson et al., 2000 ; Maher, 2002). Nous avons également collecté des tractus reproducteurs de canidés femelles, mais ils ont tous été détruits par inadvertance par des personnes non impliquées dans cette recherche avant qu'ils ne puissent être examinés.

L'environnement statistique R 3-5.1 a été utilisé pour toutes les analyses (R Core Team, 2018), avec une application fréquente du package *asbio* (Aho, 2019). Nous avons utilisé un alpha de 0,05 pour les tests de signification. Nous avons utilisé des tests de chi carré sans correction de continuité pour tester les différences de taux de récolte et les rapports de sexe et d'âge pour les deux canidés (Newcombe, 1998). Nous avons utilisé une ANOVA à sens unique pour tester les changements de taille et de poids des canidés au fil du temps (1998-99, 1999-2000, 2000-01) et nous avons testé et respecté les hypothèses de ce test.

Nous avons utilisé la fonction de croissance de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938 ; Zullinger et al., 1984) pour modéliser le poids et la longueur des canidés en fonction de l'âge :

$$f(a) = S_{\infty}(1 - e^{-k(a-a_0)})$$

où a est l'âge, k est le coefficient de croissance, a_0 est le poids et la longueur théoriques du canidé dans les modèles où l'âge est nul, et S_{∞} est le poids ou la longueur asymptotique. Pour les valeurs de départ dans le processus itératif d'estimation non linéaire par les moindres carrés, nous avons utilisé la moyenne des poids ou des longueurs des canidés de la classe d'âge la plus ancienne pour S_{∞} et 0,5 an pour a_0 . Pour permettre une convergence cohérente et la comparabilité des modèles, nous avons défini k comme étant la moyenne géométrique des taux de croissance pour des traits et des espèces de canidés particuliers (Aho, 2016).

RÉSULTATS

Récolte

Nous avons prélevé un total de 46 loups et 162 coyotes entre octobre 1998 et avril 2001, pendant trois hivers consécutifs : 10 loups et 90 coyotes ont été prélevés en 1998-99, 16 loups et 52 coyotes en 1999-2000, et 20 loups et coyotes chacun en 2000-01. Les données étaient manquantes pour 2 loups, ce qui laisse 44 échantillons. De même, les CPUE ont varié entre les années. En 1998-99, les canidés ont été récoltés avec succès 54 jours sur 163. En 1999-2000, les canidés ont été chassés avec succès 47 jours sur 148. Au cours de l'hiver 2000-2001, les canidés n'ont été chassés que 28 jours sur 173, car le temps plus chaud et les mauvaises conditions de déplacement ont limité les possibilités de déplacement et de chasse pendant cet hiver.

Le nombre de loups capturés par hiver a augmenté de façon absolue, passant de 10 en 1998-99 à 16 en 1999-2000 et à 20 en 2000-2001. De même, la CPUE des loups a également augmenté au cours de l'étude, passant de 0,061 en 1998 - 99 à 0,108 en 1999-2000 et à 0,112

en 2000-01. Néanmoins, le changement de la CPUE des loups entre les années n'était pas significatif selon un test à trois échantillons pour l'égalité des proportions ($\chi^2 = 3,296$, $df = 2$, $p = 0,193$). En revanche, les CPUE de coyotes ont diminué au fil du temps. En 1998-99, 90 coyotes ont été tués (0,552 prélevés/jour de chasse). En 1999-2000, 52 coyotes ont été abattus (0,35/jour de chasse). Au cours du dernier hiver de l'étude (2000-01), seuls 20 coyotes ont été prélevés (0,11/jour de chasse). Les différences entre ces taux de récolte étaient hautement significatives ($\chi^2 = 72,1$, $df = 2$, $p < 0,0001$).

Morphométrie et croissance des canidés récoltés

Les longueurs totales et les poids moyens des loups récoltés n'ont pas changé de manière significative entre les hivers (Tableau 1). Pour déterminer la relation entre la taille et le poids, nous avons effectué des régressions linéaires du poids corrigé (kg) en fonction de la longueur (mm). Les modèles ajustés étaient $7 + 0,15x$, $r^2 = 0,32$ pour les loups, et $10 + 0,005x$, $r^2 = 0,06$ pour les coyotes. Les loups ont pris du poids à un rythme plus lent que les coyotes, et leur croissance était plus variable. **Notre prédiction selon laquelle la longueur et le poids des loups augmenteraient en raison de l'exploitation n'a pas été confirmée.**

La longueur des coyotes capturés (Tableau 2) différait significativement d'une année à l'autre selon un modèle ANOVA à sens unique ($F_{2,159} = 3,9501$, $p = 0,021$), les longueurs étant plus grandes en 2000-2001 qu'en 1998-1999. Les différences de poids moyen des coyotes entre les années (Tableau 2) n'étaient pas significatives ($F_{2,112} = 2,2385$, $p = 0,111$). **Par conséquent, notre prédiction selon laquelle la récolte augmenterait la longueur des coyotes a été confirmée, mais notre hypothèse selon laquelle le poids augmenterait également ne l'a pas été.**

Courbes de croissance

Les loups mâles étaient généralement plus longs et plus lourds que les femelles (Figs. 2, 3 ; Tables 3, 4), bien que la longueur et le poids des coyotes mâles et femelles se chevauchent considérablement (Figs. 2, 3 ; Tables 3, 4). **Les loups mâles et femelles ont continué à augmenter en longueur et en poids jusqu'à l'âge de 3 ans** (Figs. 2, 3 ; Tables 3, 4). Les courbes de croissance de Von Bertalanffy pour les coyotes femelles (Figs. 2, 3) montrent une augmentation de la longueur jusqu'à 2 ans et du poids jusqu'à 3 ans. Les coyotes mâles ont augmenté en longueur et en poids jusqu'à l'âge de 3 ans. Les longueurs et les poids des adultes variaient considérablement, ce qui a rendu difficile l'établissement de prédictions précises à partir du modèle (Tableaux 1, 2).

Caractéristiques de la population de canidés prélevés

Les ratios mâles/femelles pour 44 loups récoltés étaient de 1,5M : 1F en 1998 - 99, 0,78M : 1F en 1999-2000, et 1M : 1F en 2000-01. Les différences dans les rapports de sexe des loups entre les années n'étaient pas significatives, selon un test à trois échantillons pour l'égalité des proportions ($\chi^2 = 0,65$, $df = 2$, $p = 0,72$). Plus de coyotes femelles que de coyotes mâles (0,88M : 1F) ont été tués en 1998-99, mais ces valeurs sont passées à 1,26M : 1F en 1999-2000 et 1,86M : 1F en 2000-01. Les différences de sex-ratio des coyotes entre les années n'étaient pas significatives ($\chi^2 = 2,67$, $df = 2$, $p = 0,26$).

L'âge estimé des loups allait de jeune de l'année à 3 ans. Les ratios jeunes (< 2 ans)/adultes pour les loups étaient de 4:1, 1,3:1 et 2:1 pour les trois hivers respectifs, mais ne différaient

pas significativement ($c^2 = 1,55$, $df = 2$, $p = 0,46$). Les rapports entre les loups d'un an et les loups adultes de 2 ans ou plus étaient de 2,5 : 1 en 1998-99, 0,86 : 1 en 1999-2000, et 0,37 : 1 en 2000-01, mais cette baisse n'était pas non plus significative ($\chi^2 = 3,37$, $df = 2$, $p = 0,185$). Ces résultats peuvent être liés à la petite taille des échantillons (moins de 20) et au manque de loups âgés de plus de 3 ans dans notre échantillon. **Notre hypothèse selon laquelle les rapports d'âge des loups prélevés changeraient n'a pas été confirmée, mais notre hypothèse selon laquelle les rapports de sexe ne changeraient pas l'a été.** L'âge estimé des coyotes prélevés allait de jeune de l'année à 8 ans. Contrairement aux loups, le rapport jeunes (< 2 ans)/adultes dans la récolte de coyotes a légèrement changé de 0,25 : 1 à 0,33 : 1 à 0,18 : 1 de 1998 à 2001, mais n'était pas significatif selon un test à trois échantillons pour l'égalité des proportions ($\chi^2 = 0,99$, $df = 2$, $p = 0,61$). En outre, contrairement aux loups, les coyotes ont présenté un pourcentage croissant de jeunes d'un an dans la récolte. Le rapport entre les jeunes d'un an et les coyotes plus âgés était de 0,38 : 1 en 1998-99, de 0,69 : 1 en 1999-2000 et de 0,7 : 1 en 2000-2001, mais cette augmentation n'était pas significative ($\chi^2 = 2,496$, $df = 2$, $p = 0,287$). Par conséquent, notre hypothèse selon laquelle les rapports d'âge des coyotes capturés changeraient n'a pas été confirmée, mais notre hypothèse selon laquelle les rapports de sexe ne changeraient pas a été confirmée.

TABLEAU 1. Statistiques sommaires pour les longueurs et les poids (moyenne, écart-type, gamme, coefficient de variation) des loups gris au lac Ptarmigan, Alaska, États-Unis, 1998 – 2001

| Winter (Oct. – Apr.) | 1998–99 | 1999–2000 | 2000–01 | All years |
|------------------------|---------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>n</i> | 10 | 16 | 18 | 44 |
| Length (mm): | | | | |
| \bar{x} | 1871.98 | 1855.73 | 1775.18 | 1826.47 |
| SD | 285.63 | 308.70 | 179.16 | 254.77 |
| Range | 1447.8–2362.2 | 1270–2438.4 | 1524–2159 | 1270–2438.4 |
| CV | 0.15 | 0.17 | 0.10 | 0.14 |
| Corrected weight (kg): | | | | |
| \bar{x} | 35.08 | 37.27 | 32.27 | 34.69 |
| SD | 8.12 | 5.09 | 7.75 | 254.77 |
| Range | 23.64–42.73 | 26.36–49.55 | 21.36–49.55 | 21.36–49.55 |
| CV | 0.23 | 0.14 | 0.24 | 0.20 |

TABLEAU 2. Statistiques sommaires pour les longueurs et les poids (moyenne, écart-type, gamme, coefficient de variation) des coyotes au lac Ptarmigan, Alaska, États-Unis, 1998 – 2001

| Winter (Oct. – Apr.) | 1998–99 | 1999–2000 | 2000–01 | All years |
|------------------------|---------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>n</i> | 10 | 16 | 18 | 44 |
| Length (mm): | | | | |
| \bar{x} | 1871.98 | 1855.73 | 1775.18 | 1826.47 |
| SD | 285.63 | 308.70 | 179.16 | 254.77 |
| Range | 1447.8–2362.2 | 1270–2438.4 | 1524–2159 | 1270–2438.4 |
| CV | 0.15 | 0.17 | 0.10 | 0.14 |
| Corrected weight (kg): | | | | |
| \bar{x} | 35.08 | 37.27 | 32.27 | 34.69 |
| SD | 8.12 | 5.09 | 7.75 | 254.77 |
| Range | 23.64–42.73 | 26.36–49.55 | 21.36–49.55 | 21.36–49.55 |
| CV | 0.23 | 0.14 | 0.24 | 0.20 |

DISCUSSION

Hypothèses concernant la morphométrie et les taux de croissance

Nos données morphologiques étaient cohérentes avec les études menées sur d'autres populations de loups et de coyotes (cf. Mech, 1970 ; Bekoff et Gese, 2003 ; Pacquet et Carbyn, 2003). Nous n'avons trouvé aucune preuve d'une augmentation ou d'une diminution du rapport longueur/poids au cours de l'hiver ou entre les hivers. **Ainsi, notre hypothèse selon laquelle l'exploitation entraînerait une augmentation de la longueur ou du poids des**

loups n'a pas été confirmée. La faible densité de loups (Farnell et Gardner, 2003 ; Mech et Boitani, 2003 ; Mech et Peterson, 2003 ; Pacquet et Carbyn, 2003) et l'abondance des proies indiquent que les loups de notre zone d'étude ont peut-être déjà maximisé leur consommation de nourriture. Les coyotes obtenaient probablement aussi des proies abondantes pendant le pic du cycle du lièvre d'Amérique. Par conséquent, aucune des deux espèces n'a pu augmenter sa longueur, son poids ou son taux de croissance étant donné un plan nutritionnel déjà élevé. **Il se peut également que nous n'ayons pas suivi les animaux pendant une période suffisante pour documenter tout changement.**

Nous avons également prévu que les taux de croissance (longueur : poids/âge) des deux espèces augmenteraient au fil du temps à partir de la récolte. Néanmoins, aucune tendance discernable dans les taux de croissance des loups n'était évidente et notre hypothèse n'a pas été confirmée. Les courbes de croissance des loups étaient similaires à celles rapportées par MacNulty et al. (2009, 2020) et Hilderbrand et Golden (2013) ; ces derniers ainsi que Mech et Paul (2008) ont indiqué que la masse corporelle des loups augmentait jusqu'à l'âge de 4 à 8 ans, alors que les loups de notre échantillon ont atteint un poids asymptotique à 2 ou 3 ans. Cette différence peut s'expliquer par le fait que les loups atteignent une croissance squelettique complète à environ 12 mois (MacNulty et al., 2020). **Par la suite, la croissance se fait principalement dans les muscles et les tissus non squelettiques, et le taux de croissance de ces tissus peut varier entre les populations et les environnements.** Nos échantillons étaient toutefois limités aux loups âgés de 3 ans ou moins, ce qui ne nous a pas permis de déterminer avec précision la distribution complète des réponses de croissance des loups en fonction de l'âge. Il n'est pas certain que la plus grande variation des taux de croissance des loups que nous avons observée soit due à la petite taille de l'échantillon ou à une variation réelle des taux de croissance. Les coyotes atteignent normalement la taille adulte à l'âge d'un an (Bekoff et Gese, 2003). Bien que les gains n'aient pas été statistiquement significatifs, les coyotes que nous avons recueillis ont augmenté en longueur et en poids à 2 et 3 ans, ce qui peut indiquer que les densités élevées de lièvres et le nombre plus faible de coyotes ont entraîné une nutrition exceptionnelle et permis une croissance corporelle prolongée (Gese et al., 2016).

Tests d'hypothèse pour la récolte

Nous avons prédit que la poursuite du prélèvement de loups et de coyotes diminuerait les taux de prélèvement annuels, qui, avec l'effort connu, est vraisemblablement un indice grossier de la taille de la population. Farnell et Gardner (2003) ont rapporté 5,6-6,7 loups/1000 km² pour deux relevés effectués dans cette zone avant et après la période d'étude. Ces faibles densités sont associées à un **prélèvement relativement faible** sur une période relativement courte de 3 ans, dans une zone plus petite que le territoire de taille typique (> 1000 km²) pour une seule meute de loups d'Alaska (Mech et Boitani, 2003). **Néanmoins, les observations sur le terrain ont également indiqué que plusieurs meutes de loups utilisaient cette zone, et rien n'indique que la densité de loups ait diminué en réponse aux prélèvements au cours de cette étude.** Nos données sur les prélèvements de loups indiquent que les CPUE ont en fait augmenté, mais pas de manière significative. **Notre hypothèse n'a donc pas été confirmée.**

Aucune estimation officielle de l'abondance des coyotes n'était disponible. Néanmoins, le prélèvement de coyotes mesuré à l'aide de la CPUE a diminué de manière significative, ce qui confirme notre hypothèse.

La baisse significative du taux de récolte couplée à une légère (mais non significative) augmentation des coyotes d'un an dans la récolte peut refléter une baisse de l'abondance et de la densité des coyotes. Ce résultat était inattendu, car les populations de lièvres d'Amérique sont restées élevées et, bien que les populations de coyotes puissent être réduites d'environ 40 à 50% en moins d'un an grâce à la récolte (Gese, 2005), les réductions à long terme exigent qu'au moins 50% de la population soit récoltée chaque année pour diminuer la taille de la population (Connelly et Longhurst, 1975 ; Connelly, 1978). Nous ne nous attendions pas à ce que la récolte de coyotes durant notre étude atteigne ce seuil, mais la récolte annuelle de coyotes peut avoir approché ou dépassé ce niveau durant notre étude, ce qui expliquerait les déclinés observés dans les CPUE. Nous n'avons vu aucune preuve de maladie, de parasite (par exemple, la gale) ou de changement de comportement qui pourrait expliquer les changements que nous avons documentés. Les densités de lièvres sont restées élevées, et il n'y avait aucune preuve de mortalité liée à la météo.

Tests d'hypothèse pour les caractéristiques de la population

Nous avons également prédit que les rapports d'âge des animaux récoltés diminueraient (c'est-à-dire qu'il y aurait plus d'animaux plus jeunes dans la population avec un biais de récolte pour l'âge constant ou nul). Cette hypothèse n'a pas été confirmée, probablement en raison de la petite taille de l'échantillon. Ballard et al. (1987), Ausband (2016), et Ausband et al. (2017b) ont rapporté que les jeunes loups étaient **plus vulnérables** au piégeage et à la chasse que les animaux plus âgés. La plupart de nos loups ont été abattus, et une fois que les jeunes loups de l'année atteignent 11 mois, distinguer la taille, l'âge ou le sexe est difficile sur le terrain (van Vallenbergh et Mech, 1975 ; Mech et Paul, 2008).

D'autres études ont rapporté des **réponses** très différentes des populations de loups aux **prélèvements**. Les réponses des loups ont inclus un déclin de la population (Ballard et al., 1987 ; Gasaway et al., 1992 ; Hayes et Harestad, 2000 ; Creel et Rotella, 2010 ; Gude et al., 2012 ; Creel et al., 2015 ; Ausband et al., 2015, 2017a ; Schmidt et al., 2017), aucun changement (cette étude), une reproduction partiellement compensatoire (Murray et al., 2010) et une reproduction totalement compensatoire (Stenglein et al., 2018). Les effets du prélèvement dépendent des différences dans les caractéristiques de la population d'origine, notamment quels loups (par exemple, les reproducteurs) ont été prélevés, combien de loups ont été prélevés, combien de temps les loups ont été prélevés, la structure sociale et l'abondance des loups adjacents, l'habitat et les caractéristiques de la communauté de proies (Brainerd et al., 2008 ; Rutledge et al., 2010 ; Webb et al., 2011 ; Ausband et al., 2017a, b ; Stenglein et al., 2018 ; Basing et al., 2019). Nos données sont cohérentes avec une abondance et une densité de loups globalement (sur une base annuelle) stables. **Bien que la petite taille de l'échantillon limite les tests robustes de cette hypothèse, le faible nombre persistant de louveteaux prélevés annuellement au cours de notre étude et la structure d'âge jeune de notre échantillon suggèrent que l'abondance des loups dans notre zone d'étude a probablement résulté principalement de l'immigration de zones adjacentes avec peu ou pas de prélèvement de loups (Schmidt et al., 2017) plutôt que d'augmentations de la reproduction locale.**

La récolte de coyotes peut être biaisée par le type de chasse ou de rapport (Krause et al., 1969 ; Sacks et al., 1999), mais aucun de ces facteurs n'était présent dans notre étude. Young et Jackson (1951) ont également rapporté des rapports sexuels variables pour les coyotes

récoltés au cours de différentes années. En dehors des jeunes de l'année dépendants, les coyotes sont difficiles à « âger » et impossibles à sexer à grande distance. Pendant toute la durée de l'étude, les mêmes chasseurs ont chassé les canidés à longue distance à l'aide de carabines.

Nos données sur **les tailles corporelles** fournissent des informations jusqu'ici non disponibles sur les tailles corporelles des coyotes et leurs changements au cours d'une période de chasse, ainsi que des données analogues simultanées pour les loups. Nous n'avons pas obtenu la taille d'échantillon pour les loups que nous avons envisagée au début de l'étude mais nous avons dépassé le nombre d'échantillons de coyotes prévu. Néanmoins, il est particulièrement difficile de mener des recherches de terrain sur les canidés dans les écosystèmes de l'extrême nord en raison du mauvais temps fréquent ou du froid dangereux, des vastes paysages constitués de terrains sauvages réels ou de facto accidentés ou infranchissables, de l'accès limité et difficile et des coûts élevés. De nombreuses techniques de recherche utilisées dans des zones plus facilement accessibles (par exemple, les pièges à caméra) sont utiles pour certaines études comportementales spécifiques dans cet environnement (par exemple, Sivy et al., 2018), mais pas pour d'autres. Trouver et dénombrer les animaux existant aux faibles densités typiques de ces régions peut être difficile. La manipulation des animaux ou des carcasses est compliquée et difficile par temps de gel. Les déplacements en hiver sont difficiles, voire impossibles, en raison de l'absence de routes ou de pistes. Les déplacements limités se font à pied (raquettes ou skis) ou en motoneige. Ces méthodes de déplacement sont également limitées par la profondeur et les caractéristiques de la neige (par exemple, la densité, la teneur en eau), les conditions météorologiques (par exemple, le froid extrême, le vent et la faible visibilité due à la poudrière), le débordement de l'eau sur des ruisseaux et des rivières autrement gelés, la végétation dense et la topographie. Ces défis limitent le travail sur le terrain et empêchent carrément certaines expériences de recherche. Nous étions également limités par ce que nous pouvions demander à des scientifiques citoyens non formés, étant donné la nature de leurs tâches principales, la rigueur de certaines collectes de données et la nature impitoyable de leur environnement de travail. Néanmoins, nous avons pu nous associer à des citoyens privés pour obtenir des données uniques sur des canidés sauvages sympatriques dans des régions éloignées. Ce partenariat démontre que de telles études sont possibles, même si elles sont difficiles.

Peu d'études ont été menées sur les loups et les coyotes simultanément dans les latitudes très septentrionales, où les coyotes sont proches de la limite nord de leur répartition. Nos résultats indiquent que les loups et les coyotes ont réagi différemment aux prélèvements. Nous suggérons que les gestionnaires ne doivent pas supposer que les loups et les coyotes sympatriques réagissent de la même manière à la chasse. Les agences devraient envisager de mettre en œuvre des réglementations de chasse en conséquence. **Nous n'avons pas connaissance d'études antérieures qui examinent la réponse démographique ou phénotypique à la chasse des deux espèces simultanément.** Le prélèvement privé prolongé de loups à faible densité n'a pas entraîné de changement mesurable de l'abondance des loups. Néanmoins, le prélèvement privé prolongé de coyotes peut entraîner une diminution de la taille de la population, même en cas d'immigration et de proies abondantes. Des mesures d'animaux individuels au fil du temps sont probablement nécessaires pour vérifier pleinement si les canidés répondent aux changements d'abondance d'une manière dépendante de la densité. Nous pensons que notre recherche offre une première étape dans ce processus.