

## Relation entre prise de nourriture et risque de prédation chez le caribou migrateur et les implications pour la dynamique des populations de caribous et de loups

The relationship between food intake and predation risk in migratory caribou and implications to caribou and wolf population dynamics

Douglas C. Heard<sup>1</sup>, T.Mark Williams<sup>2</sup> & Derek A. Melton<sup>3</sup>

<sup>1</sup> British Columbia Ministry of Environment, Lands and Parks, 1011 4th Ave. Prince George, BC.

<sup>2</sup> British Columbia Ministry of Environment, Land and Parks, Box 5000, Smithers BC.

<sup>3</sup> Department of Renewable Resources, Government of the Northwest Territories, Yellowknife, NT.

**Rangifer**, Special Issue No. 2, 37-44

### Résumé

Nous avons examiné l'hypothèse selon laquelle la migration printanière du caribou de la toundra (*Rangifer tarandus*) améliore l'accès à une nourriture de haute qualité, réduit les risques de prédation ou les deux. Nous avons relié nos résultats à l'hypothèse selon laquelle l'une des conséquences de la migration est que les populations de proies ne peuvent pas être régulées par la prédation parce que les prédateurs sont incapables de répondre numériquement aux changements dans l'abondance des proies migratrices. Dans les Territoires du Nord-Ouest, la migration des femelles gestantes vers les lieux de mise bas réduit le risque de prédation sur les nouveau-nés. Les densités de loups (*Canis lupus*) sur les aires de mise bas ne représentaient en moyenne que 22% des densités de l'aire d'hivernage, car la plupart des loups se couchaient près de la limite des arbres. La qualité et la quantité de nourriture disponible pour les femelles qui ont migré vers les aires de mise bas étaient inférieures à celles des mâles et des autres caribous qui sont restés loin derrière les femelles gestantes lors de la migration printanière. Les niveaux d'azote fécal étaient plus élevés chez les mâles que chez les femelles à la fin mai et au début juin, mais il n'y avait pas de différence en mai ou à la fin juin. Les zones occupées par les mâles à la fin du mois de mai présentaient une plus grande biomasse d'herbes vivantes que l'aire de mise bas au début du mois de juin. Il semble que, bien que la nourriture soit abondante et nutritive en juillet, les insectes empêchent une alimentation efficace. Les réserves de graisse corporelle des deux sexes sont tombées à presque zéro à la mi-juillet, le niveau le plus bas de l'année. Le nombre d'insectes a diminué en août et les réserves de graisse corporelle ont augmenté pour atteindre le niveau le plus élevé de l'année au début de septembre. Comme le moment du retour des caribous dans les zones de chasse des loups qui font leurs tanières dans la forêt était lié à la densité des caribous, nos données n'étaient pas cohérentes avec la conséquence suggérée de la migration. Les mises-bas des loups à la limite des arbres et les changements dans la migration des caribous en fonction de la densité, suggèrent un mécanisme de régulation de la population chez les caribous et les loups. Nous suggérons que le processus est le suivant : lorsque le nombre de caribous augmente, un facteur dépendant de la densité provoque l'expansion du territoire en août (par exemple, la compétition pour la nourriture), ce qui fait que les caribous retournent plus tôt dans les territoires de chasse des loups qui font leurs tanières dans les zones boisées, plus de loups qui font leurs tanières ont accès aux caribous, la survie des louveteaux augmente et le nombre de loups s'accroît.

## INTRODUCTION

La migration des grands herbivores a probablement été façonnée par la sélection afin de réduire le risque de prédation, d'améliorer l'accès aux aliments de haute qualité ou aux deux (Fryxell & Sinclair ; 1988, Fryxell et al, 1988). Lorsque la migration réduit le risque de prédation parce que les prédateurs sont incapables de retenir les migrants, il se peut que les prédateurs ne puissent pas répondre numériquement aux changements dans l'abondance des proies et que les migrants soient plus souvent régulés à des densités relativement élevées par la compétition pour la nourriture que par la prédation.

Les causes et les conséquences de la migration des caribous de la toundra (*Rangifer tarandus*) vers les aires de mise bas ont été débattues pendant un certain temps. Kuropat & Bryant (1970, 1992) et Whitten & Cameron (1980) ont déclaré que les caribous se déplaçaient pour suivre les changements saisonniers de la teneur en nutriments des plantes et de leur digestibilité. Kuropat et Bryant (1980) ont suggéré qu'en migrant vers les aires de mise bas, les femelles du troupeau de l'ouest de l'Arctique adoptaient une stratégie optimale de recherche de nourriture et Eastland et al (1989) ont soutenu que les niveaux de nutriments et la digestibilité étaient probablement plus élevés dans les aires de mise bas du caribou de la Porcupine pendant la période de mise bas que dans les aires complètement libres de neige plus au sud. Inversement, Whitten & Cameron (1980), Skogland (1989, 1990) et Cameron et al. (1992) ont montré que la phénologie végétale était plus tardive et que la biomasse végétale était plus faible sur les terrains de mise-bas pendant la mise-bas que dans les zones plus méridionales occupées par les mâles. La qualité du fourrage (Bergerud, 1990), la digestibilité et la biomasse (Russelle et al, 1993) se sont avérées plus faibles sur les terrains de vêlage pendant le vêlage que dans les zones plus méridionales occupées par les mâles. Un modèle de simulation a indiqué que les femelles gestantes auraient un avantage énergétique si elles migraient avec les mâles au lieu de migrer vers les aires de mise bas (Russell et al, 1993).

Les loups (*Canis lupus*) et les autres prédateurs sont relativement rares sur les aires de mise-bas des caribous pendant la mise bas (Whitten & Cameron, 1980 ; Heard & Calef, 1986 ; Bergerud, 1988 ; Fancy & Whitten, 1991 ; Cameron et al, 1992 ; Heard & Williams, 1992). Messier et al. (1988) ont estimé qu'étant donné que les caribous migrent hors de portée des loups en tanière, dont les mouvements sont largement liés à la végétation de leurs tanières, les loups ne pourraient pas réagir numériquement à l'augmentation du nombre de caribous. Bergerud (1980), Heard & Calef (1986) et Heard & Williams (1992) ont suggéré que les loups pouvaient avoir une réponse numérique aux changements de densité des caribous parce que ces derniers ont une expansion et une contraction de leur aire de répartition qui dépendent de la densité. Lorsque les densités de caribous sont élevées, les caribous retournent plus tôt dans les zones proches de la limite des arbres où la plupart des loups font leurs tanières. Le moment et l'ampleur de la réponse numérique détermineront si la prédation est inversement dépendante de la densité (dépendante) ou régulatrice (voir Messier, 1994).

Dans cet article, nous présentons des données relatives aux causes proposées et aux conséquences de la migration des caribous de la toundra vers les aires de mise bas. Les données ont été recueillies principalement sur le troupeau de Bathurst, mais aussi sur trois des autres grands troupeaux de caribous migrants de la toundra dans les Territoires du

Nord-Ouest, soit le Bluenose, le Bay et le Qamanirjuaq (anciennement orthographié Kaminuriak ; voir Williams et Heard, 1986).

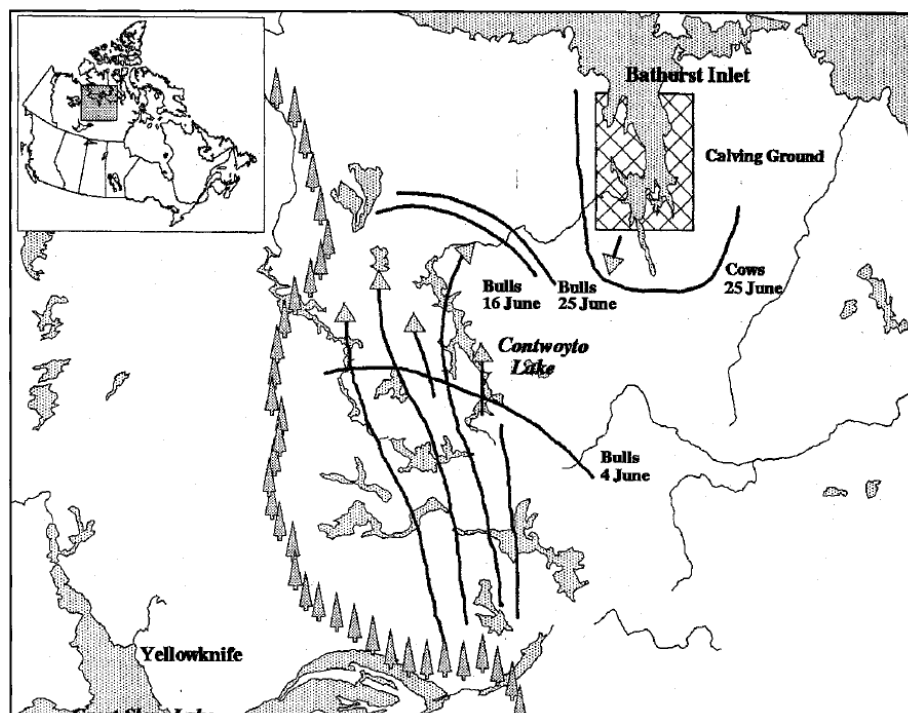
## METHODE

En mai et juin 1990, 1991 et 1992, nous avons documenté les mouvements généraux des mâles et des femelles gestantes dans le troupeau de Bathurst au cours de vols non systématiques dans des avions Cessna 185 et Bella 26B. En mai et juin 1990, nous avons collecté des excréments à la surface de la neige sur l'aire de mise bas et dans les zones occupées par les mâles. En 1991 et 1992, nous avons abattu environ 10 mâles et 10 femelles au cours de chacune des trois saisons : du mois de mai au mois de juin (28 mois pour les femelles en 1991, 29-30 mois pour les femelles en 1991, 3-6 juin pour les mâles en 1991, 25-26 mois pour les mâles en 1992), fin juillet (27-29 juillet pour les deux années), et début septembre (4-6 septembre en 1991 et 3-8 septembre en 1992). La graisse totale a été estimée à partir de l'épaisseur de la graisse dorsale et du poids de toute la graisse adhérant aux reins et le muscle total a été estimé à partir du poids du gastrocnémien sur la base des relations d'Adamczewski et al. (1987). **Les poids de la graisse et du muscle ont été divisés par le poids du métatarse pour tenir compte de la variation de la taille du corps.** Le régime alimentaire a été déduit de l'analyse de fragments de plantes, prélevés dans le rumen et les fèces des animaux abattus, qui ont été analysés par microhistologie au laboratoire d'analyse de la composition de l'AAFAB, Fort Collision, Colorado, États-Unis. La concentration d'azote dans les fèces a été déterminée à l'aide de la technique thermique Kjeldahl et a été utilisée comme indice de l'azote dans le régime alimentaire.

La végétation a été échantillonnée à la fois dans l'habitat des hautes terres et dans celui des basses terres. La biomasse a été déterminée en enlevant toute la végétation, à l'exception des mousses, de 10 parcelles d'échantillonnage de 2000 cm<sup>2</sup> placées à l'intérieur de chaque type d'habitat dans les zones occupées par les taureaux et les vaches à la fin du mois de mai et au début du mois de juin, en juillet et en septembre 1990. La végétation coupée a été immédiatement triée dans les catégories suivantes : lichen, carex vivant et autres monocotylédones, carex mort et autres monocotylédones, plantes herbacées vivantes, végétation aquatique vivante et autre végétation morte.

Nous avons estimé l'ampleur et les causes de la mortalité néonatale sur le parcours de mise bas du troupeau Beverly entre le 11 et le 16 juin 1993. Le sexe, l'âge et la condition reproductive de tous les caribous observés ont été relevés à partir d'un hélicoptère qui volait le long de lignes systématiquement espacées sur l'aire de mise bas. L'hélicoptère volait à environ 50 m du sol à 100 km/hr mais la vitesse et l'altitude variaient. Les caribous ont été classés comme suit : nouveau-nés, jeunes d'un an, mâles de deux ans ou plus, et femelles de deux ans ou plus. Les femelles reproductrices (gestantes ou post-partum) ont été identifiées par la présence d'une mamelle distendue ou de bois durs. Les femelles sans bois durs et sans veau au garrot mais avec des mamelles distendues ont été considérées comme ayant mis bas et le veau étant mort. Les femelles stériles n'avaient ni mamelles ni bois durs mais portaient environ 10-15 cm de nouveaux bois. Des nécropsies complètes ont été effectuées sur tous les veaux morts trouvés au cours de ces vols. Les veaux présentant des blessures par perforation bien espacées et des hémorragies sous-cutanées associées ont été considérés comme morts de la prédation par les loups.

Les densités relatives de loups ont été basées sur les taux d'observation des loups recueillis lors des enquêtes sur les aires de mise bas menées entre 1963 et 1993 et des enquêtes sur la composition des troupeaux au printemps 1976-1994.



**Fig. 1.** Distribution des mâles et des femelles du troupeau de caribous de Bathurst en juin 1990. Les lignes concentriques indiquent l'emplacement des mâles les plus au nord les 4, 16 et 25 juin, l'emplacement occupé par les femelles qui ont mis bas entre le 4 et le 16 juin et l'emplacement de la femelle et des nouveau-nés les plus au sud le 25 juin

## RESULTATS

### Distribution et mouvements

Les mouvements printaniers et estivaux des mâles et des femelles du troupeau de Bathurst ont été similaires en 1990, 1991 et 1992. À la fin du mois d'août et au début du mois de juin de 1990, 1991 et 1992, toutes les femelles gestantes se trouvaient sur le terrain de mise bas près de Bathurst Inlet (aucun nouveau-né n'a été observé ailleurs), alors que le seul endroit où nous avons trouvé des mâles était près de la limite des arbres, entre 200 et 300 km plus au sud (Figures 1 et 2). Comme notre échantillonnage de la distribution des caribous n'était pas systématique, nous ne pouvons pas exclure la possibilité qu'il n'y ait pas de mâles ailleurs dans la toundra ou encore dans la forêt boréale, mais les mâles ne représentent généralement qu'environ un pour cent des animaux sur les aires de mise bas, p. ex, 1,3% (23/1778) des animaux d'un an ou plus classés dans le troupeau de Bathurst en 1986, 0,65% (17/2597) en 1990 et 0,49% (22/4533) et 0,59% (20/3408) dans le troupeau de Beverly en 1988 et 1993 respectivement. Après le vêlage, les femelles se sont déplacées vers le sud-ouest et, le 25 juin 1990, le front de distribution des femelles avait presque rejoint les mâles les plus septentrionaux qui s'étaient déplacés vers le nord au cours de cette période. Les deux sexes ont occupé les mêmes zones générales en juillet et en septembre (Fig. 2).

## Biomasse végétale

Les carex (*Carex* et *Eriophorum* spp.) sont les premières plantes à produire une nouvelle végétation printanière après la fonte des neiges et ils étaient soit les premiers soit les deuxièmes aliments les plus abondants dans le régime alimentaire des deux sexes à la fin de l'année et au début de juin. La biomasse des carex dans les habitats à faible teneur en eau était plus élevée dans les zones occupées par les taureaux que la biomasse des carex dans les habitats à faible teneur en eau sur les terrains de mise bas (Tableau 1 ; test U de Mann - Whitney,  $U = 7$ ,  $n_1 = n_2 = 10$ ,  $P < 0,01$ ).

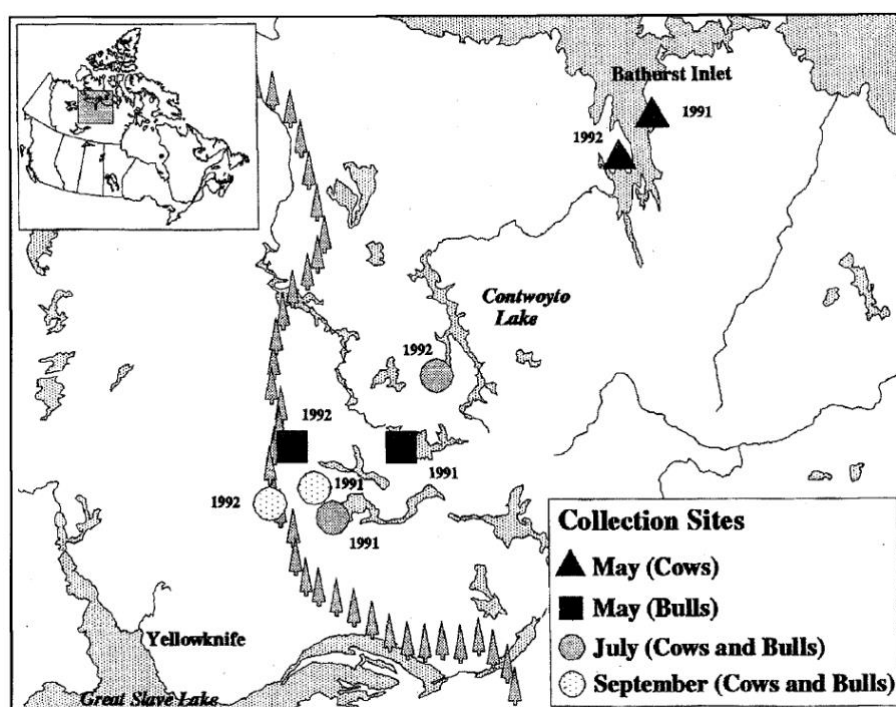


Fig. 2. Endroits où nous avons récolté des caribou du troupeau de Bathurst en 1991 et 1992. Les sites de prélèvement de mai étaient des endroits différents pour les mâles et les femelles. Comme les deux sexes occupaient les mêmes zones générales en juillet et en septembre, les mâles et les femelles pouvaient être prélevés au même endroit

## Qualité de l'alimentation

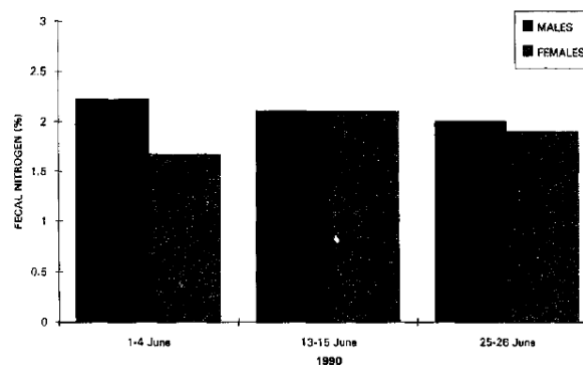
Les 1<sup>er</sup> et 4 juin 1990, l'azote contenu dans les fèces collectées dans les zones occupées principalement par les mâles était plus important que l'azote contenu dans les fèces collectées sur le sol (Fig. 2 ;  $t = 4,77$ ,  $df = 32$ ,  $P = 0,0001$ ). Il n'y avait pas de différence de concentration d'azote dans les fèces collectées dans les zones occupées par les mâles et les femelles du 13 au 15 juin 1990 ( $t = 0,29$ ,  $df = 19$ ,  $P = 0,78$ ) ou du 25-26 juin 1990 ( $t = 0,49$ ,  $df = 34$ ,  $P = 0,62$ ). De même, à la fin du mois de mai et au début du mois de juin des deux années 1991 et 1992, l'azote fécal des taureaux abattus près de la ligne d'arbres était significativement plus élevé que celui des femelles prélevées dans la zone de vêlage (Fig. 3 ;  $F = 16,99$ ,  $P = 0,0002$ ), mais il n'y avait pas de différence entre les sexes au mois de juillet de l'une ou l'autre année, lorsqu'ils occupaient la même zone. Nous avons abattu une femelle qui était avec les mâles en juin 1991. L'analyse des fragments végétaux des échantillons de fèces et de rumen a indiqué que son régime alimentaire était plus similaire à celui des mâles collectés dans la même zone qu'à celui des femelles des aires de mise bas. L'azote contenu dans les fèces de cette femelle (2,05%) était également plus similaire à l'azote fécal des taureaux collectés dans la même zone ( $\bar{x} = 2,08\%$ ) qu'à l'azote fécal des femelles des aires de mise bas ( $\bar{x} = 1,76\%$ ).

Tableau 1. Biomasse moyenne (SE) de lichens et de carex vivants dans 10 parcelles d'échantillonnage de 2000 cm<sup>2</sup> sur l'aire de répartition du troupeau de caribous de Bathurst en 1990

Sampling location	Lichen biomass (g/m <sup>2</sup> )		Live sedge biomass (g/m <sup>2</sup> )	
	Upland	Lowland	Upland	Lowland
Bull distribution, May-June	21 (7.3)	0.2 (0.11)	0.1 (0.07)	6.6 (2.78)
Cow distribution, May-June	13 (1.6)	0.3 (0.30)	0.0 (0.0)	1.5 (0.66)
Distribution of both, July	12 (3.1)	3.3 (1.35)	1.0 (0.36)	12.8 (2.62)
Distribution of both, September	390 (69)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)

### État corporel

Le poids de la graisse et des muscles a diminué chez les deux sexes du mois de mai au mois de juillet et a augmenté du mois de juillet au mois de septembre pour les deux années (Tableau 2). Les différences saisonnières de poids étaient significatives pour les deux sexes lorsque les années étaient combinées (femelles,  $F = 28,13$ ,  $P = 0,0001$  ; mâles,  $F = 29,92$ ,  $P = 0,0001$ ). Lorsque les années ont été combinées, les différences saisonnières dans le poids des muscles étaient significatives pour les femelles, mais pas pour les mâles lorsque la taille de l'échantillon était faible (femelles,  $F = 23,13$ ,  $P = 0,0001$  ; mâles,  $F = 2,72$ ,  $P = 0,08$ ). Les deux sexes avaient significativement plus de graisse en juillet 1992 qu'en juillet 1991 ( $F = 120,31$ ,  $P = 0,0001$ ) mais les années ne différaient pas en mai ou en septembre (mai,  $F = 0,92$ ,  $P = 0,34$  ; septembre,  $F = 3,5$ ,  $P = 0,07$ ).



**Fig. 3.** Concentrations d'azote fécal dans les aires occupées par les mâles et les femelles du troupeau de caribous de Bathurst en 1990

### Densité de loups et prédation sur les nouveau-nés

Les densités de loups sur les aires de mise bas pendant la mise bas, telles qu'indexées par le taux d'observation des loups, ne représentaient en moyenne que 22% des densités sur les aires d'hivernage et de printemps des caribous, c'est-à-dire au mois de mars et en avril. Cette tendance est la même pour les 4 troupeaux (Tableau 3). Sur le parcours de chasse du troupeau de Bérubé en 1993, on a vu 16 loups sur 64,2 heures de chasse (24,9 loups/100 h) et la prédation des loups a représenté 7% des morts néonatales (23 des 33 veaux examinés). Une semaine après le pic de la chasse au loup, 11,4% (4 310 sur 37 654 femelles parturientes) des veaux néonatales étaient morts. D'après la proportion de veaux nécropsiés morts de la prédation des loups, 8% ont été tués par les loups ( $0,70 \times 11,4$ ) et 3,4% sont morts d'autres causes.

**Tableau 2.** Évolution saisonnière du poids des muscles et du gras des mâles et des femelles du troupeau de caribous de Bathurst en 1991 et 1992

Sex/ Collection period	Fat index						Muscle index					
	1991			1992			1991			1992		
	Mean	sd	n	Mean	sd	n	Mean	sd	n	Mean	sd	n
Cows												
May-June	4.6	2.2	11	6.2	3.7	10	0.19	0.02	11	0.20	0.02	10
July	-1.4	0.37	10	1.4	0.6	8	0.15	0.02	10	0.15	0.02	9
September	22.4	12.8	8	7.0	6.8	9	0.20	0.03	8	0.18	0.02	9
Bulls												
May-June	5.3	3.7	9	5.5	2.0	10	0.18	0.04	9	0.19	0.02	10
July	1.1	4.6	8	2.3	1.4	10	0.16	0.03	10	0.17	0.02	9
September	18.4	12.3	11	14.5	8.8	10	0.16	-	1	0.20	0.02	4

**Tableau 3.** Nombre de loups vus par 100 heures de vol au-dessus des caribous en mars et avril et sur les aires de mise-bas en juin (nombre d'années de données ; nombre d'heures de vol)

	Bluenose	Bathurst	Beverly	Kaminuriak
March and April	38 (11;507)	100 (11;483)	106 (15;655)	70 (6;589)
June calving ground	1 (4;200)	8 (11;531)	45 (8;414)	6 (8;400)
Weighted means:	March and April = 80 Calving ground = 17			

## DISCUSSION

Nos données suggèrent qu'en migrant vers les aires de mise bas, les femelles ont sacrifié des avantages alimentaires qui leur auraient été accessibles si elles avaient migré comme les mâles. Les différences entre ces deux sexes, dans les déplacements de mars à juillet, étaient similaires à d'autres troupeaux migrateurs de caribous de la toundra (Parker, 1972 ; Fancy et al, 1989) et d'autres chercheurs ont également noté que la phénologie des plantes est plus tardive et que la biomasse végétale est plus faible sur les aires de mise bas que dans les zones plus méridionales occupées par les mâles (Whitten & Cameron, 1980 ; Russell et al, 1993). Cependant, même si la biomasse alimentaire sur les aires de mise bas était faible, il est possible qu'elle ait été suffisamment élevée pour que les femelles en vêlage en tirent des avantages en termes de recherche de nourriture, grâce à la digestibilité accrue des nouvelles pousses de plantes. Nos données sur la concentration d'azote fécal montrent que ce n'est pas le cas. L'absorption d'azote par les femelles sur le terrain de vêlage, déterminée à partir de l'azote fécal, était inférieure à l'absorption d'azote par les mâles. La différence de qualité alimentaire entre les sexes était probablement importante d'un point de vue écologique, car des différences relativement faibles dans la qualité alimentaire ou l'apport en protéines peuvent avoir une influence marquée sur le gain de poids et la survie des ongulés (Albon & Langvatn, 1992). De plus, les différences les plus importantes ont pu se produire à la fin du mois d'avril et tout au long du mois de mai, avant le début de nos collectes, et non à la fin du mois de mai et au début du mois de juin. Bien que la végétation verte soit rare au début du mois de juin sur les sites de mise bas, elle était totalement absente avant cette date. La phénologie générale de l'environnement suggère que les mâles auraient eu de la nourriture verte à leur disposition plus tôt que les femelles. Il est peu probable que les différences d'azote fécal soient le résultat d'une différence de recherche de nourriture entre les sexes à cette époque de l'année, car l'azote fécal ne diffère pas entre les sexes lorsqu'ils occupent la même zone.

L'azote fécal de la seule femelle que nous avons prélevée en juin 1991 était similaire à celui des mâles avec lesquels elle s'associait et l'azote fécal ne différait pas entre les sexes à la fin mai chez les caribous de l'île Southampton, où les deux sexes occupent le même territoire (Heard & Ouellet, 1994).

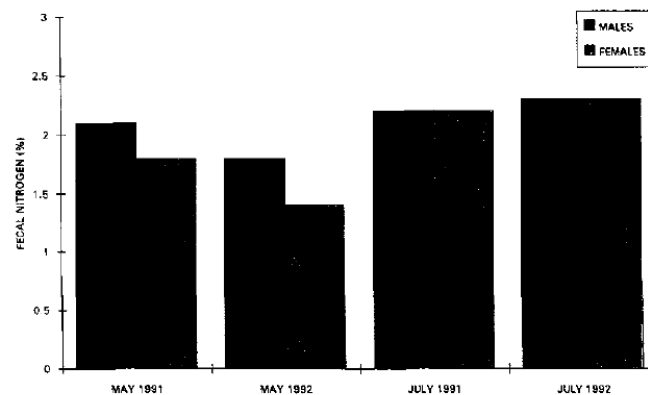


Fig. 4. Concentrations d'azote fécal chez les mâles et les femelles prélevés dans le troupeau de caribous de Bathurst en mai et juillet 1991 et 1992

L'avantage de migrer vers les aires de mise bas semble être un risque de prédation élevé pour les nouveau-nés. Bergerud (1988, 1990), Fancy & Whitten (1991) et Cameron et al. (1992) ont également avancé cet argument mais notre article fournit des données sur l'abondance relative des loups, basées sur les taux d'observation des loups, pour soutenir cette conclusion.

Il y a moins de loups sur les aires de mise bas des caribous parce que la plupart des loups mettent bas près de la limite des arbres, souvent à des centaines de kilomètres (Heard et Williams, 1992). Il y a relativement plus de loups qui mettent bas près de l'aire de mise bas du troupeau Beverly et les taux d'observation sont donc plus élevés. Nous suggérons que notre estimation de 8% de mortalité par prédation des loups pour tous les nouveau-nés une semaine après le pic de mise bas, dans une année où l'abondance des loups était proche de notre moyenne à long terme, représente une forte sélection pour les femelles afin d'essayer de réduire les risques de prédation. Notre estimation de 70% de la mortalité néonatale due à la prédation des loups est similaire à la mortalité moyenne due à la prédation des loups dans le troupeau Beverly en 1981, 1982 et 1983, qui est de 68,5% (Miller et al. 1988).

Nous suggérons que les changements dans la graisse corporelle et les muscles au cours de l'été sont principalement liés au niveau de harcèlement des insectes qui affecte le temps passé à s'alimenter (Klein, 1992 ; Russell et al., 1993). Les caribous se rassemblent en groupes denses et les réserves de graisse corporelle diminuent en juillet lorsque le harcèlement par les insectes est le plus important. Lorsque le nombre d'insectes diminue en août, les grandes agrégations se brisent et les caribous accumulent de grandes quantités de graisse, même si les plantes sont en sénescence. La période d'assimilation des graisses étant très courte, nous suggérons que les caribous tentent de réduire la compétition pour la nourriture en s'espaçant le plus possible. Ceci pourrait expliquer l'expansion et la contraction de l'aire de répartition en fonction de la densité observée dans les populations de caribous migrants (Simmons et al, 1979 ; Bergerud et al, 1984 ; Heard & Calef, 1986 ; Valkenburg & Davis, 1986 ; Messier et al, 1988 ; Couturier et al, 1990) même au prix d'un risque accru de prédation.



Il est possible que les loups montrent une **réponse numérique** aux changements de densité de caribous parce que la survie des louveteaux semble être liée à la disponibilité des caribous (Williams & Heard, données non publiées). Nous pensons que lorsque le nombre de caribous augmente et que les caribous élargissent leur aire de répartition estivale, davantage de caribous arrivent plus tôt dans les aires de chasse des loups qui font leurs tanières dans les zones boisées, la survie des petits augmente et le nombre de loups augmente (Heard & Williams, 1992). Il y a peu de variation possible dans la **réponse fonctionnelle** des loups car leur régime alimentaire est presque exclusivement composé de caribous tout au long de l'année (Williams & Heard, données non publiées). L'effet de la modification du taux de prédation sur le nombre de caribous dépendra principalement du moment et de l'ampleur de la réponse numérique.

Notre compréhension de la dynamique des populations de caribous s'améliorerait si nous en savions plus sur le compromis entre l'apport alimentaire (ou une autre cause de changement d'utilisation de l'aire de répartition dépendant de la densité) et le risque de prédation au mois d'août. Pour vérifier notre hypothèse, il faut que le taux de prédation soit mesuré et évalué comme étant soit indépendant de la densité, soit dépendant (inversement dépendant de la densité), soit dépendant de la densité et d'une ampleur suffisante pour arrêter la croissance du troupeau (Messier, 1994). La dynamique du troupeau de la rivière George (Couturier et al, 1990) représente un test potentiel de notre hypothèse. **Avec l'augmentation de la taille du troupeau de la rivière George, la compétition pour la nourriture estivale s'est accrue, comme en témoigne la réduction des taux de graisse et de gestation à l'automne** (Couturier et al, 1990), les caribous étendent leur aire de répartition estivale, les caribous arrivent plus tôt à la limite des arbres (John Russell, comm. pers.) et le nombre de loups augmente (Toby Anderson et autres chasseurs de Nain, comm. pers.). La taille du troupeau peut encore augmenter (voir Couturier, ces actes). Ces observations sont compatibles avec notre hypothèse, mais l'effet de la prédation des loups ne peut être déterminé tant que la croissance de la population ne s'est pas arrêtée.

## References

- Adamczewski, J.Z., C.C. Gates, R.J. Hudson & M.A. Price.** 1987. Seasonal changes in body composition of mature female caribou and calves (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on an arctic island with limited winter resources. - *Canadian Journal of Zoology* 65: 1140-1157.
- Albon, S.D. & R. Langvatn.** 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. - *Oikos* 65: 502-513.
- Bergerud, A.T.** 1980. A review of the population dynamics of caribou and wild reindeer in North America. pp. 556-581. - In: E. Reimers, E. Gaare and S. Skjennberg (eds.). *Proceedings of the Second International Reindeer/Caribou Symposium*. Direktoratet for Vilt og Ferskvannsfisk. Trondheim. 779pp.
- Bergerud, A.T.** 1988. Caribou, wolves and man. - *Trends in Ecology and Evolution* 3: 68-72.
- Bergerud, A.T.** 1990. Rareness as an antipredator strategy to reduce predation risk. *Transactions of the 19th International Union of Game Biologists Congress*: 15-25.
- Bergerud, A.T., Jakimchuk, R.D. & Carruthers, D.R.** 1984. The buffalo of the north: caribou (*Rangifer tarandus*) and human developments. - *Arctic* 37: 7-22.
- Cameron, R.D., D.J. Reed, J.R. Dau & W.T. Smith.** 1992. Redistribution of calving caribou in response to oil field development on the Arctic slope of Alaska. - *Arctic* 45: 338-342.
- Cameron, R.D., D.J. Reed, J.R. Dau & W.T. Smith.** 1992. Redistribution of calving caribou in response to oil field development on the Arctic slope of Alaska. - *Arctic* 45: 338-342.
- Couturier, S., Brunelle, J., Vandal, D. & St-Martin, G.** 1990. Changes in the population dynamics of the George River Caribou Herd, 1976-87. - *Arctic* 43(1): 9-20.
- Eastland, W.G., R.T. Bowyer & S.G. Fancy.** 1989. Effects of snow cover on selection of calving sites by caribou. - *Journal of Mammalogy* 70: 824-828.
- Fancy, S.G., L.F. Pank, K.R. Whitten & W.L. Regelin.** 1989. Seasonal movements of caribou in arctic Alaska as determined by satellite. - *Canadian Journal of Zoology*. 67: 644-650.
- Fancy, S.G. & K.R. Whitten.** 1991. Selection of calving sites by Porcupine caribou herd. - *Canadian*

- Journal of Zoology* 69: 1736-1743.
- Fryxell, J.M., J. Greever & A.R.E. Sinclair.** 1988. Why are migratory ungulates so abundant? - *American Naturalist* 131: 781-798
- Fryxell, J.M. & A.R.E. Sinclair.** 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. - *Trends in Ecology and Evolution* 3: 237-241.
- Heard, D.C. & G.W. Calef.** 1986. Population dynamics of the Kaminuriak caribou herd, 1968-1985. - *Rangifer* Special Issue No. 1: 159-166.
- Heard, D.C. & Jean-Pierre Ouellet.** 1994. Dynamics of an introduced caribou population. - *Arctic* 47: 88-95.
- Heard, D.C. & T.M. Williams.** 1992. Distribution of wolf dens on migratory caribou ranges in the Northwest Territories, Canada. - *Canadian Journal of Zoology* 70: 1504-1510.
- Klein, D.R.** 1970. Tundra ranges north of the boreal forest. - *Journal of Range Management* 23: 8-14.
- Klein, D.R.** 1992. Comparative ecological and behavioral adaptations of *Ovibos moschatus* and *Rangifer tarandus*. - *Rangifer* 12: 47-55
- Kuropat, P. & J. Bryant.** 1980. Foraging behaviour of cow caribou on the Utukok calving grounds in northwestern Alaska. pp. 64-71. - In: E. Reimers, E. Gaare and S. Skjennneberg (eds.). *Proceedings of the Second International Reindeer/Caribou symposium*. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk. Trondheim. 779pp.
- Messier, F., Huot, J., LeHenaff, D. & Lutich, S.** 1988. Demography of the George River caribou herd: Evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. - *Arctic* 41: 279-287.
- Messier, F.** 1994. Ungulate population models with predation: A case study with the North American moose. - *Ecology* 75: 478-488.
- Miller, F.L., E. Broughton & A. Gunn.** 1988. Mortality of migratory barren-ground caribou on the calving grounds of the Beverly herd, Northwest Territories, 1981-1983. *Canadian Wildlife Service Occasional Paper*, No 66. 26pp.
- Parker, G.R.** 1972. Biology of the Kaminuriak Population of barren-ground caribou. Part 1. Total numbers, mortality, recruitment and seasonal distribution. *Canadian Wildlife Service Report Series*, No. 20. 93pp.
- Russell, D.E., A.M. Martell & W.A.C. Nixon.** 1993. Range ecology of the Porcupine caribou herd in Canada. - *Rangifer* Special Issue No. 8. 168pp.
- Simmons, N.M., Heard, D.C. & Calef, G.W.** 1979. Kaminuriak caribou herd: interjurisdictional management problems. - *Transactions of the Forty-Forth North American Wildlife and Natural Resources Conference* 44: 102-133.
- Skogland, T.** 1989. Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. *Advances in Ethology* No. 29. 74pp.
- Skogland, T.** 1990. Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd; maternal vs. offspring effects. - *Oecologia* 84: 448-450.
- Valkenburg, P., & Davis, J.L.** 1986. Calving distribution of Alaska's Steese-Fortymile caribou herd: a case of infidelity? - *Rangifer* Special Issue No. 1: 315-323.
- Whitten, K.R. & R.D. Cameron.** 1980. Nutrient dynamics of caribou forage on Alaska's Arctic slope. pp. 159-166. - In: E. Reimers, E. Gaare & S. Skjennneberg (eds.). *Proceedings of the Second International Reindeer/Caribou Symposium*. Direktoratet for Vilt og Ferskvannsfisk. Trondheim. 779pp.
- Williams, T.M. & D.C. Heard.** 1986. World status of wild *Rangifer tarandus* populations. - *Rangifer* Special Issue No. 1: 19-28.