

Prédation du loup et populations d'ongulés

AM. ZOOLOGIST, 7:267-278 (1967).

Wolf Predation and Ungulate Populations

DOUGLAS H. PIMLOTT

Department of Zoology, University of Toronto, Canada

Résumé

Les études sur l'interaction entre les loups et leurs proies au cours des vingt dernières années ont montré que les ongulés sont les principales proies des loups en hiver et que la prédation en été tend à se concentrer sur les jeunes de l'année alors qu'elle se concentre sur les animaux des classes d'âge plus élevées. Il semble y avoir des nombres intrinsèques et il existe des preuves qui suggèrent qu'un loup pour 10 miles carrés peut être la densité maximale qui peut être atteinte dans la plupart des aires de répartition. Les adaptations entre les prédateurs peuvent avoir évolué dans des environnements forestiers relativement stables qui abritent des populations de proies à haute densité. Cela pourrait expliquer pourquoi les loups ne semblent pas contrôler les populations d'orignaux et de cerfs dans des environnements qui ont été bouleversés par l'homme.

INTRODUCTION

Les études sur l'écologie du loup (*Canis lupus*) sont devenues assez courantes au cours des deux dernières décennies. Dans de nombreux cas, les programmes ont été stimulés par « ... l'appréhension concernant le bien-être des troupeaux de gros gibier », comme Adolph Murie l'a formulé dans l'avant-propos de son étude classique, « The Wolves of Mt. McKinley » (1944).

L'étude de Murie a été la première à traiter de manière intensive de l'interaction entre les loups et leurs proies. Depuis qu'il a terminé son travail de terrain, Cowan (1947), Thompson (1952), Stenlund (1955), Mech (1966) et Shelton (1966) ont également rapporté sur les loups d'Amérique du Nord. Pulliainen (1965) a présenté un compte-rendu de l'espèce en Finlande. En plus de ces publications, d'autres travaux sont en cours, dont certains seront présentés pour la première fois lors de cette réunion.

Bien que pratiquement toutes les études mentionnées aient traité, au moins en partie, des effets de la prédation par les loups sur les niveaux de population des animaux sur lesquels s'attaquent, les données quantitatives ont été rares dans de nombreux cas et leur absence a empêché un examen très détaillé du sujet. Murie (1944) a obtenu des données considérables sur la prédation des mouflons de Dall (*Ovis dalli*) et des caribous (*Rangifer rangifer*). Mech (1966) et Shelton (1966) ont publié des données sur la prédation de l'orignal (*Alces alces*), et des études en Ontario (Pimlott, et al., 1967) ont présenté des données sur la prédation du cerf à queue blanche.

Dans la plupart des cas, un élément considérable du problème a été, et continue d'être, la difficulté rencontrée pour obtenir des données suffisamment détaillées sur les niveaux de

population à la fois du loup et de ses principales espèces proies. Les études sur l'île Royale, dirigées par Durward Allen, et qui ont été menées par Mech (1966), Shelton (1966) et Jordan (non publié) sont celles qui se rapprochent le plus des études de laboratoire sur les espèces de grand gibier qui ont été entreprises. Ces études, ainsi que d'autres études similaires à venir, fourniront sans aucun doute une base quantitative beaucoup plus solide à partir de laquelle les principes de la prédation du loup seront développés.

Bien que nous n'ayons pas encore atteint le stade où une déclaration définitive peut être faite sur le rôle de la prédation des loups dans le contrôle des populations d'espèces sur lesquelles ils s'attaquent, les études que j'ai mentionnées ont apporté une grande quantité d'informations nouvelles sur la question.

Mon objectif dans cet article est de faire le point sur l'état de nos connaissances sur la prédation des loups, d'essayer de clarifier certains domaines où la réflexion sur le sujet n'a pas été claire et, enfin, de présenter mes réflexions préliminaires sur l'interaction entre les loups et leurs proies.

Variables et composantes de la prédation

La littérature sur la prédation et son influence sur les populations de proies est abondante. La grande majorité des études détaillées ont cependant été menées dans des situations où le prédateur et la proie étaient des insectes (Thompson, 1939) ou dans lesquelles un prédateur vertébré s'attaquait à des insectes (Tinbergen, 1955, 1960 ; Holling, 1959, 1961 ; Morris, et al., 1958 ; Kendeigh, 1947).

Les études sur la prédation qui ont été rapportées montrent que de nombreux facteurs variables peuvent influencer, modérer ou intensifier l'effet de la prédation. Leopold (1933) a classé ces facteurs en cinq groupes : (1) la densité de la population de proies, (2) la densité de la population de prédateurs, (3) les caractéristiques des proies, par exemple les réactions aux prédateurs, (4) la densité et la qualité des aliments alternatifs disponibles pour le prédateur, (5) les caractéristiques du prédateur, par exemple les préférences alimentaires, l'efficacité de l'attaque, et d'autres caractéristiques.

Holling (1959, 1961) a développé une théorie complète de la prédation, basée sur ses études de la prédation des petits mammifères sur le diprion Européen du pin ; en suivant le schéma proposé par Leopold (1933), il a classé les facteurs en variables de base et variables subsidiaires. Les variables qui sont toujours présentes, à savoir la densité des prédateurs et des proies, sont qualifiées de variables universelles. Puisqu'elles font partie de chaque situation prédateur-proie, il a considéré que « ... les composantes de base de la prédation découleront de ces variables universelles » (Holling, 1961, p. 164). Les autres facteurs variables (caractéristiques de l'environnement, caractéristiques des proies et caractéristiques des prédateurs) étant soit constants, soit absents, il les a appelés variables subsidiaires et les composantes représentées par leurs effets, composantes subsidiaires.

Pour décrire la double nature de la prédation, il a adopté la terminologie proposée par Solomon (1949) et a utilisé le terme « **réponse fonctionnelle** » pour indiquer le nombre d'animaux consommés par prédateur et la **réponse numérique** pour indiquer le changement dans le niveau de population des prédateurs. Les composantes de base de la prédation qu'il

a décrites sont la réponse fonctionnelle à la densité des proies, les réponses fonctionnelles à la densité des prédateurs et la réponse numérique, qui découle de la réponse fonctionnelle et d'autres processus démographiques.

Holling (1961) considère qu'il existe **deux types de réponse fonctionnelle** à la densité des proies. Dans le **premier** cas, davantage de proies, ou d'hôtes, sont attaquées à mesure que la densité d'hôtes augmente. La relation est curviligne et la pente de la courbe diminue jusqu'à ce que la courbe devienne plate. Dans le **second** cas, les prédateurs attaquent davantage de proies à mesure que la densité de celles-ci augmente ; toutefois, la phase ascendante de la courbe a une forme en S. Holling a documenté la forme de la courbe par ses études, tant en laboratoire que sur le terrain, de petits mammifères s'attaquant aux cocons de la tenthrède du pin européen. Toutefois, il a également déclaré (Holling, 1961) que la courbe de réaction fonctionnelle des prédateurs vertébrés à la densité de leurs proies semblait en général être de ce type. Il a souligné que Leopold (1933) avait prédit ce type de réponse en suggérant que les vertébrés s'attaquent par hasard à des proies rares mais développent la capacité d'en trouver une plus grande proportion lorsque la proie devient abondante.

Les courbes des deux types se stabilisent finalement en raison de la **satiété du prédateur** ou, si ce n'est pour aucune autre raison, simplement en raison du temps passé à trouver, attaquer et tuer les proies. En examinant les composantes des équations qui décrivent les deux types de courbes, Holling (1961, p. 170) a déclaré : « Les deux types de réponse fonctionnelle à la densité des proies peuvent donc être expliqués par des combinaisons des cinq composantes : le temps d'exposition du prédateur et de la proie, le temps de recherche, le temps de manipulation (y compris l'identification, la capture et la consommation), la faim et la stimulation du prédateur par chaque proie découverte. Les trois premiers éléments sont universellement présents et donc fondamentaux et, seuls ou en conjonction avec les effets de la faim, ils peuvent expliquer les courbes de réponse qui s'élèvent avec une pente continuellement décroissante jusqu'à un plateau. Si l'on ajoute à ces quatre composantes la stimulation par la découverte d'une proie, on obtient une réponse en forme de S. »

Le **troisième** type de courbe de réponse que Holling (1961) a déclaré pouvoir attendre en réponse à la densité des proies est un type de courbe en forme de dôme qui peut résulter du fait qu'un prédateur attaque moins de proies lorsque celles-ci sont très abondantes. Dans certains cas au moins, cela peut résulter de « l'effet de confusion » décrit par Allee (1951) à la suite d'études menées par J. C. Welty sur des poissons rouges se nourrissant de daphnies.

Holling (1961) a souligné que, dans le passé, les études sur la prédation se sont concentrées sur les réponses numériques directes. Il cite les travaux de Lack (1934) et d'Andrewartha et Birch (1954) dans lesquels la survie, la fécondité et la dispersion sont liées à la consommation de nourriture. Holling (1961) a souligné que les études sur les vertébrés se nourrissant d'insectes (par exemple, Kendeigh, 1947 ; Morris, et al., 1958 ; Holling, 1959) ont démontré des réponses directes et inverses, ainsi que l'absence de réponse, à l'augmentation de la densité des espèces proies.

Je pense que ce schéma, ou structure, de la prédation, proposé par Holling (1959, 1961) mérite d'être examiné en détail par les étudiants en prédation des vertébrés. Il contribue grandement à clarifier ce domaine de la dynamique des populations qui a longtemps été assez

nébuleux. Elle pourrait s'avérer précieuse pour guider notre réflexion alors que nous cherchons à comprendre les principes de base de la prédation des loups sur les grands ongulés.

Populations de loups

L'obtention de données précises sur les deux variables de base, les densités de prédateurs et de proies, s'est avérée être la principale pierre d'achoppement pour comprendre l'influence des loups sur les populations de proies. Si nous voulons comprendre les processus en jeu, nous devons impérativement poursuivre nos efforts pour mettre au point des méthodes de recensement permettant d'obtenir des données précises à des coûts économiquement acceptables.

Les **premières** estimations du nombre de loups étaient basées dans une large mesure sur les impressions que les enquêteurs individuels obtenaient à la suite de leurs observations sur la présence de loups et sur les meutes qui leur étaient signalées par d'autres personnes. Lorsque les zones concernées étaient de taille moyenne, les estimations étaient probablement assez proches de la population réelle. Lorsque les zones concernées sont très étendues, trop de facteurs inconnus entrent en ligne de compte et les « estimations » peuvent difficilement être qualifiées d'exactes. Les « estimations » ne peuvent guère être qualifiées que d'approximations.

Cowan (1947) a travaillé pendant trois ans sur les loups et les ongulés des parcs nationaux des Rocheuses au Canada. Il a bénéficié de l'étroite collaboration des gardes de terrain et a fait des estimations des populations de loups dans les parcs de Banff et de Jasper. Dans ce dernier, les gardes patrouillent régulièrement dans les principales aires de répartition des loups et lui communiquent les détails de leurs observations. La superficie du parc est de 4 200 miles carrés ; les estimations minimales et maximales de la population de loups faites par Cowan étaient de 33 et 55 loups (Tableau 1). En se basant sur l'aire de répartition estivale, il a estimé la densité de la population entre un loup pour 87 et un loup pour 111 miles carrés. Il a déclaré (Cowan, 1947, p. 150) : « Au moment de la compression hivernale maximale, cependant, cette population est présente sur une zone dont la moyenne est d'environ 10 miles carrés par loup ».

Une estimation du nombre de loups qui a été assez largement citée est celle faite par Clarke (1940) pour l'aire de répartition du caribou de la toundra, qu'il a estimée à 600 000 miles carrés. Il a considéré qu'il y avait probablement une meute (6 animaux) pour chaque 100 miles carrés et sur cette base il a estimé les populations de loups à 36.000 animaux. Banfield (1954) et Kelsall (1957) ont suggéré que cette estimation était trop élevée. Kelsall (1957) a suggéré, sur la base d'observations faites au cours de 43.624 miles de vol de transit pour des études sur le caribou, qu'une population de 8.000, ou un loup par 60 miles carrés de territoire de caribou, serait plus réaliste (Tableau 1). Kelsall a également souligné que les abattages de loups (2000 à 3000 par an) effectués au plus fort du programme de contrôle n'auraient pas eu d'influence sur une population de 36 000 individus mais semblent avoir eu une influence considérable sur la population présente.

Tableau 1. Densités estimées des populations de loups en Amérique du Nord

Location	Author	Area (sq. miles)	Population	Density	
				General range	Winter range
N.W. Territories (Canada)	Clarke (1940)	600,000	36,000	16+	
N.W. Territories	Kelsall (1957)	480,000	8,000	60	
Mt. McKinley (Alaska)	Murie (1944)	2,000	40-60	50±	
Jasper Natl. Park (Canada)	Cowan (1947)	4,200	33-55	87-111	10
Superior Natl. For. (Minnesota)	Stenlund (1955)	4,100	240	16+	
Isle Royale (Michigan)	Mech (1966) Shelton (1966)	220	20-22	10±	
Algonquin Park (Ontario)	Pimlott, <i>et al.</i> (1967)	1,000	90-110	10±	

La relation entre l'aire occupée par une espèce et la densité de sa population peut être évaluée avec plus de précision lorsque l'aire occupée est essentiellement la même à toutes les périodes de l'année. Trois des études les plus récentes menées dans l'aire de répartition du cerf de Virginie et de l'orignal dans l'est de l'Amérique du Nord ont été réalisées dans des zones où cette situation s'appliquait. Au Minnesota (Stenlund, 1955), à l'Isle Royale (Mech, 1966 ; Shelton, 1966), et au Parc Algonquin (Pimlott, et al., 1967), la densité de la population de loups a été déterminée, principalement, par l'utilisation de relevés aériens pendant l'hiver (Tableau 1). L'île Royale s'est révélée être une zone particulièrement excellente et l'étude qui y a été menée a fourni des données précises sur la densité de la population de loups. Sur l'île, la population s'est maintenue à un niveau d'environ un loup pour 10 miles carrés. Pendant cette période, les loups ont été complètement protégés, une population d'originaux de haute densité (environ trois par mille carré) était présente et, pour autant que l'on puisse le déterminer, il n'y a pas eu de mouvement de loups hors de l'île.

Dans le parc Algonquin, les limites de la zone d'étude étaient assez bien délimitées mais celles des aires de répartition des loups coïncidaient rarement avec elles. De ce fait, il n'a pas été possible d'affirmer avec autant de certitude la relation entre le nombre de loups et la taille de la zone d'étude (Pimlott, et al., 1967).

Le travail a cependant été assez intensif et s'est étendu sur plusieurs années, de sorte que l'estimation de la densité de la population de loups entre un loup pour 9 et un loup pour 11 miles carrés a été considérée comme très proche de la taille réelle de la population. Pendant la majeure partie de l'étude, les loups ont été protégés, tout comme l'espèce proie principale, le cerf de Virginie, et les espèces proies secondaires, l'orignal et le castor.

Une autre étude portant sur une population de loups en Ontario a montré que cette forte densité de loups n'est pas généralisée à l'ensemble de la province. Des relevés aériens effectués dans une zone de 10 000 miles carrés de l'aire de répartition de l'orignal, en conjonction avec un programme expérimental de contrôle des loups, ont suggéré une densité de population comprise entre un loup pour 100 et un loup pour 200 miles carrés (Pimlott, et al., 1961 ; Shannon, et al., 1964).

En résumé, les données sur les populations de loups en Amérique du Nord indiquent que des densités d'un loup par 10 miles carrés sont élevées, et elles montrent que des populations d'une densité beaucoup plus faible sont communes sur de très grandes zones.

Habitudes alimentaires des loups et sélection de la proie

Les études sur les habitudes alimentaires des loups en Alaska (Murie, 1944), dans l'ouest du Canada (Cowan, 1947), dans le Wisconsin (Thompson, 1952), dans le Minnesota (Stenlund, 1955), sur l'île Royale (Mech, 1966 ; Shelton, 1966) et les travaux effectués dans le parc Algonquin (Pimlott et al., 1967) montrent clairement que les loups dépendent dans une très large mesure des grands mammifères pour leur alimentation.

Nourriture d'été

Il est généralement admis que les grands mammifères servent de proies en hiver, mais il est souvent dit que les loups utilisent beaucoup de petits animaux en été. Par exemple, Olson (1938, p. 329), écrivant à propos du loup dans la Superior National Forest dans le Minnesota, a déclaré que « la majeure partie de la nourriture du loup pendant l'été est constituée de tétaras, de cloportes, de campagnols des prés, de poissons, de marmottes, de serpents, d'insectes et d'une partie de la végétation. En fait, tout ce qui rampe, nage ou vole peut faire partie de son régime alimentaire ». Ses conclusions n'ont pas été confirmées par des études quantitatives.

Le plus grand degré d'incertitude sur les habitudes alimentaires des loups en été, concerne les zones de toundra, l'aire de répartition du caribou de la toundra. Banfield (1951) affirme que les observations de Farley Mowat, faites près du lac Nueltin à Keewatin, N. W. T., « indiquaient un changement radical dans le régime alimentaire entre la période de mise bas et la période de **nomadisme** ».

Il précise qu'il n'y a pas eu de caribou à proximité des loups entre le 17 juin et le 20 août, et que pendant cette période, les loups ont été observés en train de chasser de petits mammifères et de manger des poissons morts et un goéland mort. Malheureusement, une étude intensive de leurs habitudes alimentaires n'a pas été entreprise et seules 61 crottes ont été examinées (Kelsall, 1957). Malgré l'absence apparente de caribous, 42 d'entre elles contenaient des restes de caribous, alors que des restes de micromammifères étaient présents dans 17 d'entre elles. Kelsall (1957) souligne que presque toutes les crottes de loups recueillies dans le pays du caribou contiennent des poils de caribou ; cependant, il suggère qu'une grande partie de ces poils peut être le résultat de l'activité de charognage des loups.

L'incertitude quant à l'importance du caribou dans le régime alimentaire estival des loups est due en partie au comportement comparatif des deux espèces. Les caribous de la toundra sont de grands migrants et, semble-t-il, doivent souvent laisser les loups derrière eux pendant la période où les petits sont jeunes et relativement immobiles. Il est possible que dans de telles circonstances, les loups soient beaucoup plus dépendants des petits animaux, ou que ces ruptures de contact avec les proies primaires constituent un facteur limitant important pour les populations de loups de la toundra.

Il est également possible que les travaux de Murie (1944) apportent une réponse à la question qui n'était pas apparue à Mowat et à d'autres chercheurs. Dans la région du Mont McKinley, **Murie a constaté que même après le mouvement principal des caribous dans la zone, il restait généralement des traînants**. Les loups ont pu localiser ces animaux et ainsi se nourrir de caribous longtemps après la disparition des principaux troupeaux. Il est possible qu'une telle situation existe dans l'aire de répartition du caribou beaucoup plus fréquemment qu'on ne le croit.

Lors d'une étude sur les habitudes alimentaires des loups dans le parc Algonquin pendant la période sans neige de l'année, le cerf de Virginie représentait 80% des aliments trouvés dans 1 435 excréments, l'orignal 8% et le castor 8% ; Les 5% restants comprenaient le lièvre d'Amérique (*Lepus americana*), le rat musqué (*Ondatra zibethica*), la marmotte (*Marmota monox*), le porc-épic (*Erethizon dorsatum*), le raton laveur (*Procyon lotor*) et trois espèces de souris (Pimlott, et al., 1967).

En plus du parc Algonquin, des études ont été menées dans un certain nombre de zones situées dans d'autres parties de l'Ontario. Dans deux d'entre elles, situées à l'ouest et au nord du parc Algonquin (la région de Pakesley du district forestier de Parry Sound et la région de Marten. River du district forestier de North Bay) et où les mêmes espèces de proies ont été observées, les collections ont été comparées aux données du parc Algonquin. Dans la région de Pakesley (206 excréments), la fréquence d'occurrence des trois espèces les plus importantes était de 59% pour le castor, de 27% pour le cerf et de 7% pour la marmotte. Dans la région de la rivière Marten (226 excréments), la fréquence d'occurrence des trois espèces les plus importantes était de 42 % pour le cerf, de 37 % pour le cerf et de 17 % pour l'orignal. La population de cerfs avait connu un déclin marqué dans la région de la rivière Marten à la suite des pertes subies pendant les hivers rigoureux de 1958-59 et 1959-60 et était très faible l'année où l'étude a été menée. La présence relativement importante de poils de cerfs dans les excréments de loups suggère que la prédation sur les cerfs a pu être disproportionnée par rapport à leur abondance dans la région.

Les données de Pakesley sont les seules, à ma connaissance, qui indiquent que les ongulés ont constitué moins de 50% de la nourriture estivale des loups. Cependant, même dans cette région, le castor ne peut être considéré comme un aliment principal car il n'est pas disponible trois à cinq mois par an ; les loups ne pourraient pas persister dans la région pendant cette période si les cerfs et les orignaux n'étaient pas à leur disposition.

Sélection des proies en été

En Ontario, le pourcentage d'excréments de loups en été (du 1^{er} juillet au 30 septembre) contenant des poils de faons et de veaux d'orignaux était élevé. Les faons représentaient 71% des occurrences dans les excréments contenant des poils de cerfs, et les veaux 88% dans les excréments contenant des poils d'orignaux (Pimlott et al., 1967). Il n'a pas été démontré dans quelle mesure la fréquence des restes de jeunes et d'adultes reflète la proportion d'animaux de ces classes d'âge qui sont tués par les loups. Cependant, Pimlott et al. (1967) considèrent que la meilleure hypothèse est que la proportion de restes dans les excréments se rapproche de la proportion réelle des prédatés ; à cet égard, nous ne sommes pas d'accord avec la conclusion de Mech (1966) selon laquelle les juvéniles prédatés sont surreprésentés par l'occurrence de leurs restes dans les excréments.

Sélection des proies en hiver

Les habitudes alimentaires des loups en hiver sur l'île Royale et dans le parc Algonquin ont été connues principalement à partir des restes d'animaux trouvés pendant les recherches aériennes. Dans ce dernier cas, les restes de 676 cerfs, que l'on croit avoir été tués par des loups, ont été localisés et les mandibules de 331 d'entre eux (47%) ont été prélevées.

La répartition par âge des cerfs tués par les loups n'est pas normale. Les animaux de moins de cinq ans représentaient 42% des spécimens, tandis que ceux de cinq ans et plus en représentaient 58%. Les pourcentages comparables pour un échantillon de 275 cerfs tués par des voitures ou collectés à des fins de recherche étaient de 87% et 13%. Le pourcentage comparatif des faons, la classe d'âge la plus susceptible d'être sous-représentée dans la collection de cerfs tués par des loups, était de 17% et 20%, respectivement.

Les seules autres données sur les classes d'âge des cerfs tués par les loups ont été rapportées par Stenlund (1955) pour la Superior National Forest. La collection (33 cerfs) n'a pas montré la prépondérance des animaux dans la classe d'âge la plus élevée, mais l'échantillon était trop petit pour que les comparaisons statistiques soient valables.

Les données sur la prédation d'orignaux par des loups sur l'Isle Royale montrent une tendance assez similaire à celles du parc Algonquin. Sur 80 animaux examinés, 50 par Mech (1966) et 30 par Shelton (1966), 22 étaient des veaux, un était un jeune d'un an et 57 étaient âgés de 6 ans (classe d'âge VI, Passmore et al., 1955) ou plus.

En Alaska, Burkholder (1959) a suivi une meute de loups depuis les airs et a rapporté l'âge de huit caribous et de huit orignaux. Six des orignaux tués étaient des veaux, un était un jeune d'un an et un était un adulte d'âge inconnu. Les caribous étaient tous adultes, trois d'âge inconnu, quatre entre deux et six ans et un de plus de 10 ans.

Fuller (1962) a déclaré que les échantillons d'estomac de loups (95) et l'analyse de 63 excréments collectés dans le parc de Wood Buffalo indiquaient que le bison (*Bison bison*) constituait la base de l'alimentation des loups, été comme hiver. Il a trouvé les restes de huit animaux tués par des loups et a observé des loups attaquant des bisons à trois reprises. Cinq des bisons tués étaient très âgés, trois étaient des veaux et trois étaient d'âge moyen. Ces trois derniers animaux étaient blessés ou malades. Il n'a pas pu déterminer si la patte de l'un d'entre eux avait été cassée avant ou pendant l'attaque des loups.

Besoins alimentaires des loups

Les études menées sur l'île Royale (Mech, 1966 ; Shelton, 1966) ont permis d'estimer les besoins alimentaires des loups. Mech (1966) a obtenu des données sur 48 orignaux tués sur une période totale de 110 jours. Il a estimé la consommation moyenne journalière à 12,3 livres par loup (Mech, 1966). L'examen de ses données a suggéré qu'il avait surestimé la taille des orignaux et sous-estimé la quantité non consommée. Pimlott et al. (1967) ont recalculé les données de Mech et ont conclu que 10 livres par jour serait une meilleure estimation. Le taux de consommation quotidien suggéré était de 0,14 livre de nourriture par livre de poids corporel (conditions hivernales). Dans leurs calculs, ils ont arbitrairement abaissé le taux journalier à 0,12 livre par livre pour la période estivale (juin à septembre).

Dynamique de la prédation par les loups

Les études les plus intensives sur la prédation des vertébrés ont été menées par feu Paul Errington (1934, 1943, 1963 ; Errington, et al., 1940). Un aspect fondamental de sa théorie des **phénomènes de seuil** est que les prédateurs vertébrés prélèvent un grand nombre de proies uniquement lorsque celles-ci vivent dans des situations d'insécurité, dans des habitats marginaux ou submarginaux. Cependant, il a souvent fait référence à la prédation du genre *Canis* sur les ongulés et a indiqué qu'il considérait qu'il y avait au moins quelques occasions où cette prédation pouvait être de nature non compensatoire. Dans sa principale étude sur le sujet, il a déclaré (Errington, 1946, p. 158) :

« Les intercompensations dans les taux de gain et de perte sont évidemment moins complètes dans les équations de vie des ongulés que dans celles des rats musqués. Je vois beaucoup plus de raisons de croire que la prédation peut avoir une influence vraiment significative sur les niveaux de population d'au moins certains ongulés sauvages. »

« Sans perdre de vue le fait que bien plus que la prédation ou l'absence de prédation peut être impliquée dans les grands changements enregistrés dans les populations de cerfs Américains au cours des dernières décennies, nous pouvons déceler des indications assez fortes de l'influence dépressive de la prédation sur les effectifs de cerfs. »

Il résume ainsi son propos :

« La plupart des exemples de prédation sur les ongulés sauvages montrant une preuve raisonnablement claire de l'effet sur la population ont une chose en commun : les prédateurs impliqués avaient des capacités spéciales en tant que tueurs. En effet, il s'agissait généralement de *Canis* spp. membres d'un groupe sous-humain inférieur à l'homme en tant que mammifères, en termes d'adaptation et de capacité de destruction potentielle à des formes visibles et à reproduction relativement lente. »

Les environnements dans lesquels la prédation par les loups se produit en Amérique du Nord sont extrêmement variables. L'environnement arctique rigoureux de l'île d'Ellesmere, où les loups s'attaquent aux bœufs musqués et aux caribous, contraste fortement avec les forêts mixtes de la Superior National Forest dans le Minnesota, où les loups s'attaquent aux cerfs à queue blanche, et avec le parc national de l'île Royale, où les loups s'attaquent aux orignaux. La nature des variables universelles que sont la prédation, le prédateur et la densité des proies, ainsi que la nature des variables subsidiaires sont très différentes dans les divers environnements. Les études réalisées ou en cours suggèrent que l'interaction des variables de prédation est si complexe que peu de généralisations sont possibles quant à l'influence de la prédation par les loups sur les populations de proies.

Influence des loups sur les ongulés en Amérique du Nord

Dans le cas du caribou, Murie (1944) a suggéré que la prédation était apparemment un facteur limitant important pour une population en Alaska à cause de la prédation sur les faons. Cependant, Banfield (1954) suggère que la mortalité causée par les loups dans l'ouest de l'Arctique Canadien ne dépasse pas 5% de la population. Kelsall (1957) a déclaré qu'un abattage annuel de quatre caribous était une moyenne probable pour un loup de la toundra, bien qu'il ait estimé qu'il faudrait 14 caribous pour nourrir un loup pendant un an. Les

estimations de Banfield et de Kelsall, qui sont à peu près du même ordre de grandeur, pourront être révisées à la hausse si des études futures indiquent que les caribous, et en particulier les faons, sont les principales proies des loups de la toundra, en été, dans le nord du Canada, comme c'est le cas en Alaska. Cependant, si des études futures confirment que les petits mammifères sont une composante principale du régime alimentaire estival des loups, alors les estimations de Banfield et Kelsall pourraient être tout à fait réalistes. Les mouflons de Dall sont la proie des loups dans le parc national du Mont McKinley en Alaska (Murie, 1944). Bien que les données issues de l'analyse des excréments suggèrent qu'ils ne sont pas aussi importants que les caribous, Murie considère que les loups contrôlent la population. **Ce contrôle semble s'exercer par une prédation importante et périodique sur les jeunes de l'année.** Lorsque Murie (1961) retourna dans le parc en 1945, après une absence de quatre ans, il constata que la population de mouflons était tombée à 500, alors qu'elle avait atteint un minimum de 1000 à 1500 en 1941. Il considère que la faible survie des jeunes, combinée à la perte des vieux mouflons qui étaient prédominants en 1941, est à l'origine de ce déclin. La population de loups a également diminué mais, malheureusement, on ne connaît pas leur rôle dans le déclin de la population ovine.

Le nombre de mouflons a quadruplé en 1959, mais la population de loups n'a pas connu d'augmentation parallèle. Murie (1961) pense que les opérations de contrôle des prédateurs, menées en dehors du parc, sont le facteur qui a empêché l'augmentation du nombre de loups. Cowan (1947) a donné des estimations approximatives de la population de cerf wapitis (*Cervus canadensis*) et de cerfs muets (*Odocoileus hemionus*) dans le parc national de Jasper. Ses données suggèrent que le rapport entre les loups et les populations combinées de wapitis et de cerfs muets est de l'ordre de 1:100. Outre ces deux espèces, l'orignal, le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*) et le caribou sont présents dans la région et sont utilisés dans une moindre mesure par les loups. Leur nombre augmenterait sensiblement le ratio prédateurs/proies. **Cowan (1947) a discuté des surpopulations d'ongulés qui existaient dans le parc et a souligné qu'en plus de ne pas éliminer l'augmentation nette des populations, les loups n'éliminaient même pas les animaux malades et blessés, qu'il appelait le « groupe de réforme », de la population.**

Les travaux de Thompson (1952) dans le Wisconsin, bien qu'ils ne portent que sur deux meutes de loups, fournissent des données instructives. Il a montré que les deux zones dans lesquelles il a étudié les loups ont développé les mêmes symptômes de surpopulation de cerfs de Virginie que les zones où il n'y avait pas de loups. Les données sur la population de cerfs indiquent que leur densité a augmenté très rapidement à la fin des années 1930, passant de 10 à 30 par mile carré, à la suite de modifications importantes de l'habitat dues aux incendies et à l'exploitation forestière. La densité de la population de loups était de l'ordre d'un par 35 miles carrés, de sorte que le ratio loups/cervidés aurait été supérieur à 1:300.

Mech (1966) a estimé la population d'orignaux de l'île Royale, à la fin de l'hiver, à environ 600 animaux et, comme mentionné précédemment, la population de loups à 20 ou 22. Le rapport entre les loups et les orignaux dans ce cas était d'environ 1:30. Mech (1966) et Shelton (1966) ont conclu que les loups contrôlaient la population d'orignaux. Ils ont estimé que ce contrôle se faisait par la prédation de 142 (Mech, 1966) à 150 (Shelton, 1966) orignaux, soit environ 25% de la population de fin d'hiver.

exemple, Cheatum et Severinghaus, 1948 ; Pimlott, 1959). Il est concevable que la prédation soit un facteur déclenchant l'augmentation du taux de reproduction et, si c'est le cas, elle pourrait être considérée comme étant de nature compensatoire.

Dans la discussion sur la sélection des proies par les loups, il a été montré que la prédation tend à se concentrer sur les très jeunes et les très vieux. L'élimination des vieux animaux d'une population n'a probablement que très peu d'influence sur le niveau de population de l'espèce proie, car ces animaux, comme ceux des habitats submarginaux, seraient de toute façon morts rapidement pour d'autres raisons. La prédation sur les vieux animaux de la population semble également être de nature compensatoire.

L'une des grandes faiblesses de l'étude des loups en été est qu'il ne semble pas y avoir de moyen de déterminer concrètement l'état des jeunes qui sont mangés par les loups. Un certain nombre d'études montrent de façon concluante (Thompson, 1952 ; Murie, 1944 ; Mech, 1966 ; Shelton, 1966 ; Pimlott et al., 1967) que les loups se nourrissent abondamment des jeunes de l'année - mais quel pourcentage de ces animaux a été effectivement tué par les loups ? Dans quelle mesure l'alimentation des jeunes animaux est-elle une activité de charognage ? Quel pourcentage des animaux tués par les loups aurait survécu en l'absence de loups ? Des études menées dans un certain nombre de régions où les loups ont disparu indiquent qu'une mortalité importante des jeunes ongulés se produit entre le printemps et l'automne. Dans la mesure où la prédation par les loups élimine des jeunes qui seraient morts de toute façon, comme dans le cas des vieux adultes, il s'agit d'une compensation.

Bien que les travaux de Murie (1944) indiquent que la prédation pèse lourdement sur les jeunes animaux, je ne pense pas que l'on ait pris conscience de toute l'importance de ce fait. Si une partie considérable de cette prédation n'est pas compensatoire, une population de loups à haute densité exercerait une influence considérable sur les populations d'ongulés. Allee, Emerson, Park, Park et Schmidt (1949) ont énuméré une série de principes issus de leur étude sur la prédation. Le troisième est d'un intérêt particulier pour cette discussion : « La prédation est souvent dirigée contre les stades immatures de la proie et, en tant que telle, peut constituer un facteur limitant efficace. (p. 374). »

La question de savoir si les loups constituent ou non un facteur limitant efficace pour les ongulés, et en particulier pour les cerfs, les orignaux et les caribous, n'a reçu qu'une réponse partielle. En examinant la dynamique des populations de certaines espèces de gros gibier, le cerf et l'orignal en particulier, la question se pose de savoir pourquoi des mécanismes intrinsèques de contrôle des populations n'ont pas évolué pour les empêcher d'augmenter au-delà du niveau de soutien de leur approvisionnement en nourriture. Il semble raisonnable de postuler que c'est peut-être parce qu'ils ont eu des prédateurs très efficaces et que les forces de sélection les ont tenus occupés à développer des moyens non pas de limiter leur propre nombre, mais de se tenir au courant des facteurs de mortalité.

Les biologistes contemporains ont souvent un point de vue déformé sur les relations entre les ongulés et leurs prédateurs. Nous vivons à une époque où il y a un grand déséquilibre dans les milieux habités par de nombreux ongulés. Dans le cas du cerf et de l'orignal, les changements environnementaux, ou perturbations, ont été favorables et les populations sont probablement plus élevées qu'elles ne l'ont jamais été. Dans ces conditions, il n'est pas

étonnant que nous ayons été enclins à affirmer que les prédateurs ne constituent pas des facteurs limitatifs importants pour les populations de cerfs et d'orignaux. Je doute cependant qu'il s'agisse d'une situation très courante avant l'impact intensif de l'homme sur l'environnement. En d'autres termes, je considère que les adaptations entre de nombreux ongulés, en particulier ceux de la forêt, et leurs prédateurs ont probablement évolué dans des environnements relativement stables qui ne pouvaient pas supporter des populations de proies à haute densité.

L'histoire des loups et des orignaux sur l'île Royale est un exemple intéressant. Là, comme je l'ai mentionné, en présence d'une nourriture abondante et d'une protection complète, la population de loups s'est stabilisée à un niveau d'un loup par 10 miles carrés. Dans le parc Algonquin, les estimations indiquaient une population du même ordre de grandeur ; il n'y avait pas de différence significative entre 1959 et 1964, bien que pendant la plus grande partie de cette période les loups aient été protégés (Pimlott, et al., 1967). Ces exemples suggèrent qu'un loup par 10 miles carrés est proche de la densité maximale pouvant être atteinte par une population.

Les données de l'île Royale suggèrent qu'un état d'équilibre a été atteint entre les loups et les orignaux avec un ratio d'environ un loup pour 30 orignaux. Un calcul similaire, basé sur les données du parc Algonquin, suggère qu'un ratio d'un loup pour 100 cerfs peut être proche de l'équilibre. Sur la base de ces données et de la discussion précédente sur l'évolution des mécanismes de population loup-proie, je suggère que les loups ne sont peut-être pas capables d'exercer un contrôle absolu sur les cerfs de Virginie à des ratios qui dépassent 1 :100. Je suggère également que la prédation par les loups peut cesser d'être un facteur limitant important lorsque les densités de cerfs dépassent 20 par mile carré.

Le fait qu'aucun animal plus petit que le castor ne se soit avéré être la nourriture prédominante des loups pendant une période significative n'est pas surprenant. Leur taille et l'organisation sociale complexe des meutes sont telles qu'il serait rarement efficace pour eux de se nourrir de petits animaux. L'organisation de la meute est sans aucun doute une adaptation qui s'est développée parce que les loups s'attaquent à des animaux plus grands et souvent plus volants qu'eux. Une telle organisation aurait peu de chance de perdurer si les petits animaux devenaient leur principale source de nourriture.

Les relations énergétiques sont sans aucun doute également impliquées. Un loup adulte peut peser entre 50 et 150 livres et il serait rarement efficace d'obtenir l'énergie nécessaire pour maintenir cette biomasse en utilisant des animaux qui pèsent quelques onces ou même quelques livres, surtout lorsque ceux-ci sont souvent difficiles à capturer.

Je suggère que les exigences énergétiques seules rendent très improbable que les loups de la toundra se nourrissent régulièrement de petits animaux pendant l'été. Lorsque la question est étudiée de manière intensive, il est probable que l'élevage réussi d'une portée dépende, dans la grande majorité des cas, de la disponibilité de caribous ou d'autres grands ongulés comme nourriture pour les loups.

L'étude de l'interaction entre les loups et leurs proies montre qu'il existe un certain nombre d'aspects caractéristiques de la prédation qui méritent d'être examinés. Ils servent à résumer

cette discussion sur la dynamique de la prédation par les loups ; la connaissance de leur existence peut également contribuer au développement de la compréhension des principes sous-jacents de la prédation des vertébrés.

1. Dans tous les cas sauf un, les études intensives sur les habitudes alimentaires des loups indiquent que les grands ongulés sont la proie principale des loups aussi bien en été qu'en hiver. Il reste à démontrer que les loups peuvent vivre et élever des jeunes dans des zones où ils doivent se nourrir de petits animaux.
2. Le processus de prédation par le loup ne résulte pas simplement de contacts aléatoires entre le prédateur et la proie, mais est compliqué par un processus dans lequel la capacité de la proie à s'échapper est mise à l'épreuve. Les aspects dynamiques du processus ont été observés dans un certain nombre de domaines (Murie, 1944 ; Crisler, 1954) et ont été particulièrement bien documentés sur l'île Royale (Mech, 1966 ; Shelton, 1966).
3. Parmi les ongulés, les loups s'attaquent principalement aux jeunes de l'année et aux animaux des classes d'âge supérieures. La prédation est plus importante sur les jeunes pendant l'été mais est moins intensive pendant l'hiver, lorsque les animaux âgés sont vulnérables.
4. L'utilisation intensive des proies capturées est une caractéristique de la prédation du loup. Une étude (Pimlott, et al., 1967) a démontré, cependant, que l'utilisation était moins complète au cours d'un hiver où les conditions de neige étaient sévères.

REFERENCES

- Allee, W. C. 1951. *Cooperation among animals*. Henry Schuman, New York.
- Allee, W. C., H. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. *Principles of animal ecology*. W. B. Saunders Co., Philadelphia, Pa.
- Andrewartha, H. G., and L. C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals*. The Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Banfield, A. W. F. 1951. The barren-ground caribou. *Canad. Wildl. Serv., Dept. Res. and Dev.*
- Banfield, A. W. F. 1954. Preliminary investigation of the barren-ground caribou. *Canad. Wildl. Serv., Wildl. Mgmt. Bull. Ser. 1, No. 10B.*
- Burkholder, B. L. 1959. Movements and behavior of a wolf pack in Alaska. *J. Wildl. Mgmt. 23:1-11.*
- Cheatum, E. L., and C. W. Severinghaus. 1950. Variations in the fertility of the white-tailed deer related to range conditions. *Trans. N. Am. Wildl. Conf. 15:170-190.*
- Clarke, C. H. D. 1940. A biological investigation of the Thelon Game Sanctuary. *Natl. Mus. Canad., Bull. No. 96, Biol. Ser. No. 25.*
- Cowan, I. McT. 1947. The timber wolf in the Rocky Mountain National Parks of Canada. *Canad. J. Res. 25:139-174.*
- Crisler, L. 1956. Observations of wolves hunting caribou. *J. Mammal. 37:337-346.*
- Errington, P. L. 1934. Vulnerability of bob-white populations to predation. *Ecol. 15:110-127.*
- Errington, P. L. 1943. An analysis of mink predation upon muskrats in north-central United States. *Agric. Expt. Sta., Iowa State Coll. Res. bou studies. Canad. Wildl. Serv., Wildl. Mgmt. Bull., Ser. 1, No. 12.*
- Kendeigh, S. C. 1947. Bird population studies in the coniferous forest biome during a spruce budworm outbreak. *Div. of Res., Ont. Dept. of Lands and Forest. Biol., Bull. No. 1.*
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press, London.
- Leopold, A. 1933. *Game management*. Charles Scribner's Sons, New York.
- Leopold, A., L. K. Sowls, and D. L. Spencer. 1947. A survey of over-populated deer ranges in the United States. *J. Wildl. Mgmt. 11:162-177.*
- Mech, L. D. 1966. *The wolves of Isle Royale*. U. S. Natl. Park Serv., Fauna Ser. No. 7.
- Morris, R. F., W. F. Cheshire, C. A. Miller, and D. G. Mott. 1958. Numerical response of avian and mammalian predators during a gradation of the spruce budworm. *Ecol. 39:487-494.*
- Murie, A. 1944. *The wolves of Mt. McKinley*. U. S. Dept. Interior, U. S. Natl. Park Serv., Fauna Ser. No. 5.
- Murie, A. 1961. *A naturalist in Alaska*. Devin Adair Co., Ltd., New York.
- Olson, S. F. 1938. A study in predatory relationships with particular reference to the wolf. *Sci. Monthly 46:323-336.*
- Passmore, R. C., R. L. Peterson, and A. T. Cringan. 1955. A study of mandibular tooth wear as an index to age of moose, p. 223-246. *In* R. L. Peterson, *North American moose*. Univ. Toronto Press, Toronto, Canada.
- Pimlott, D. H. 1959. Reproduction and productivity of Newfoundland moose. *J. Wildl. Mgmt. 23:381-401.*
- Pimlott, D. H., J. A. Shannon, and G. B. Koleno-sky. 1967. The interrelationships of wolves and deer in Algonquin Park. *Trans. Northeast Wildl. Conf. 16 p. mimeo.*

- Bull. 320:797-924.
- Errington, P. L. 1946. Predation and vertebrate populations. *Quart. Rev. Biol.* 21:144-177, 221-245.
- Errington, P. L. 1963. Muskrat populations. Iowa State Univ. Press, Ames.
- Errington, P. L., F. Hammerstrom, and F. N. Hammerstrom, Jr. 1940. The great horned owl and its prey in north-central United States. *Agric. Expt. Sta., Iowa State Coll., Res. Bull.* 277:757-850.
- Fuller, W. A. 1962. The biology and management of the bison of Wood Buffalo National Park. *Canad. Wildl. Serv., Wildl. Mgmt. Bull., Ser. 1, No. 16.*
- Holling, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canad. Entomol.* 91:293-320.
- Holling, C. S. 1961. Principles of insect predation. *Ann. Rev. Entomol.* 6:163-182.
- Kelsall, J. P. 1957. Continued barren-ground caribou. *Bull. 320:797-924.*
- Pimlott, D. H., J. A. Shannon, W. T. McKeown, and D. Sayers. 1961. Experimental timber wolf poisoning program in northwestern Ontario. Res. Branch, Dept. Lands and Forests, Ontario. Unpubl. 11 pp. (typed).
- Pulliainen, E. 1965. Studies on the wolf in Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 2:215-259.
- Shannon, J. A., J. L. Lessard, and W. McKeown. 1964. Experimental timber wolf poisoning program in northwestern Ontario, 1963-64. Res. Branch, Dept. of Lands and Forests, Ontario. Unpubl. 4 pp. (typed).
- Shelton, P. S. 1966. Ecological studies of beavers, wolves, and moose in Isle Royale National Park, Michigan. Ph.D. thesis. Purdue Univ., Lafayette, Ind. 308 pp.
- Soloman, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Animal Ecol.* 18:1-35.
- Stenlund, M. H. 1955. A field study of the timber wolf (*Canis lupus*) on the Superior National Forest, Minnesota. *Minn. Dept. Conserv., Tech Bull. No. 4.*
- Thompson, D. Q. 1952. Travel, range, and food habits of timber wolves in Wisconsin. *J. Mammal.* 33:429-442.
- Tinbergen, L. 1955. The effect of predators on the numbers of their hosts. *Vakblad voor Biologen.* 28:217-228.
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. *Arch. Neerl. Zool.* 13:265-343.