

Effets de la disponibilité des ongulés sur le potentiel de reproduction des loups en Alaska

Effects of ungulate availability on wolf reproductive potential in Alaska

R. D. BOERTJE AND R. O. STEPHENSON

Alaska Department of Fish and Game, 1300 College Road, Fairbanks, AK 99701, U.S.A.

Received April 21, 1992

Accepted July 23, 1992

BOERTJE, R. D., and STEPHENSON, R. O. 1992. Effects of ungulate availability on wolf reproductive potential in Alaska. *Can. J. Zool.* **70**: 2441–2443.

Résumé

Nous avons comparé les données de reproduction des loups (*Canis lupus*) pour les mois de mars et avril, lorsque la biomasse d'ongulés par loup était élevée, modérée et faible. Le pourcentage de femelles adultes actives sur le plan de la reproduction était significativement plus faible (66% comparé à 96%, $P < 0,001$) lorsque la biomasse d'ongulés par loup était faible par rapport à une biomasse modérée ou élevée. Les femelles adultes inactives sur le plan de la reproduction avaient significativement moins de graisse sous-cutanée ($P < 0,01$) que les femelles actives sur le plan de la reproduction lorsque la biomasse d'ongulés par loup était relativement abondante. La taille moyenne des portées, estimée en comptant les blastocystes ou les fœtus, a diminué de manière significative ($P < 0,001$), passant de 6,9 à 4,6, alors que la biomasse d'ongulés par loup diminuait. Nous concluons que la productivité des loups diminue lorsque la disponibilité des proies par loup diminue. Cependant, ce n'est que lorsque la biomasse d'ongulés par loup a diminué en dessous des niveaux précédemment rapportés dans la littérature que nous avons observé des déclin significatifs dans le potentiel de reproduction. La biomasse d'ongulés par loup était faible en raison de déclin importants et rapides chez les ongulés et de déclin moins importants chez les loups. Nous reconnaissons que les relations fonctionnelles, par exemple la vulnérabilité des proies et la dominance alimentaire, peuvent influencer la productivité des loups indépendamment de la biomasse d'ongulés par loup.

INTRODUCTION

Bien que la dépendance des populations de loups (*Canis lupus*) vis-à-vis des ongulés soit bien documentée (Pimlott 1967 ; Mech 1970 ; Fuller 1989 ; et d'autres), la **relation** entre la **productivité** des loups et la **biomasse d'ongulés** disponible par loup est restée mal définie. Keith (1983) a trouvé une relation linéaire significative entre le pourcentage de petits en automne ou en hiver et la biomasse d'ongulés par loup. Cependant, Fuller (1989) a analysé huit études et a conclu que la taille de la portée à la naissance n'augmentait pas avec la biomasse d'ongulés par loup (r pondéré = 0,37, 6 df, $P = 0,45$). Dans chacune de ces huit études, les loups étaient raisonnablement bien nourris (indice de biomasse d'ongulés par loup = 161-659 ; méthodes suivies par Keith 1983).

De même, dans l'étude la plus complète sur la productivité des loups, Rausch (1967) a compilé des données sur des loups **bien nourris**. Ces loups ont été prélevés dans tout l'Alaska de 1957 à 1964, pendant et immédiatement après le contrôle fédéral effectif des loups (1948 - 1960 ; Harbo et Dean 1983). La biomasse d'ongulés par loup était extrêmement élevée lors de ces prélèvements (Bishop et Rausch 1974 ; Gasaway et al. 1983, 1992 ; Ballard

et al. 1987) et les loups présentaient un fort potentiel reproductif. Rausch (1967) a conclu qu'une forte proportion de louves adultes (≥ 22 mois) ovulaient, concevaient et mettaient probablement bas chaque année et que la reproduction avait lieu de la fin février au début avril.

Les objectifs de cet article étaient de comparer le **potentiel reproductif** des louves femelles peu exploitées et **en manque de nourriture** avec les données des femelles peu exploitées, collectées pendant les périodes de **plus grande disponibilité des proies**. Les programmes de contrôle des loups et les prélèvements ultérieurs de loups dans l'intérieur de l'Alaska ont fourni des occasions uniques de collecter l'appareil reproducteur des loups pendant des périodes de biomasse d'ongulés élevée, modérée et faible par loup. **Peu de temps après les collectes d'organes reproducteurs de loups effectuées par Rausch (1967), d'importants déclin**s du nombre d'ongulés se sont produits à l'intérieur de l'Alaska alors que le nombre de loups restait relativement élevé (Gasaway et al. 1983, 1992). Au moment où le Département de la Pêche et de la Chasse de l'Alaska (ADF&G) a initié des programmes de contrôle des loups dans l'intérieur de l'Alaska, la biomasse d'ongulés par loup avait décliné à des niveaux très bas. **Les déclin**s du nombre de loups étaient faibles par rapport aux déclins du nombre d'ongulés en raison du long délai de réponse des loups (Peterson et Page 1983).

Nous avons examiné les **organes de reproduction** des loups collectés pendant le premier hiver de ces programmes de contrôle des loups de l'ADF&G afin d'évaluer le potentiel de reproduction des loups, lorsque la biomasse d'ongulés par loup était faible. La poursuite de l'exploitation des loups pendant et après le contrôle a permis d'obtenir des organes reproductifs pendant les périodes où la biomasse d'ongulés par loup était modérée. Les données de Rausch (1967) ont été utilisées pour représenter une période où la biomasse d'ongulés par loup était élevée.

AIRE D'ETUDE

Les zones d'étude et les densités d'ongulés ont été décrites précédemment par Rausch (1967) et Gasaway et al. (1983, 1992). Les principales proies des loups sont l'orignal (*Alces alces*) et le caribou (*Rangifer tarandus*) et, dans une moindre mesure, le mouflon de Dall (*Ovis dalli*). La **zone de contrôle** des loups dans le centre de l'Alaska comprenait les pentes nord de la chaîne de l'Alaska et les basses terres adjacentes et contenait 15 300 km² d'habitat pour les loups (Gasaway et al. 1983, p. 4). La zone de contrôle des loups dans le centre-est de l'Alaska comprenait les collines et les montagnes ondulées et largement boisées entre les rivières Tanana et Yukon et contenait 9700 km² d'habitat du loup (Gasaway et al. 1992, p. 9).

METHODE

Les loups prélevés au cours du premier hiver des programmes de contrôle (1975-1976 dans le centre de l'Alaska et 1981-1982 dans le centre-est de l'Alaska) ont été abattus par le personnel de l'agence. La plupart des autres carcasses de loups ont été fournies par des trappeurs ou des chasseurs aériens publics. **Seules les femelles adultes (c'est-à-dire âgées de ≥ 22 mois) tuées en mars ou en avril ont été utilisées dans ces comparaisons**. Les critères d'estimation de l'âge ont été confirmés par l'examen de loups d'âge connu (Rausch 1967). Les femelles (10-11 mois) ont été identifiées par la saillie de l'épiphyse non calcifiée à l'extrémité distale du radius-ulna ; les jeunes d'un an (22-23 mois) et les loups plus âgés n'avaient pas cette caractéristique. Les canines des louveteaux n'étaient pas complètement érigées dans la

plupart des cas et les carnassières étaient blanches et nettes. Les jeunes d'un an avaient des canines complètement érigées et les surfaces distales des carnassières étaient légèrement aplaties et décolorées. Les cornes utérines mesuraient 11 à 16 cm de long et 2 à 3 mm de large chez les petits, 13 à 20 cm de long et 5 à 9 mm de large chez les jeunes d'un an et les adultes non reproducteurs, et 21 à 33 cm de long et 10 à 14 mm de large chez les louves actives sur le plan de la reproduction.

Les utérus et les ovaires ont été examinés macroscopiquement pour déterminer le potentiel de reproduction. L'élargissement et l'épaississement de l'utérus dus à une vascularisation accrue indiquaient que les femelles étaient actives sur le plan de la reproduction (c'est-à-dire en proestrus, en œstrus ou gestantes : Rausch 1967). Les ovaires ont été durcis dans du formol à 10% pendant au moins 2 semaines, puis sectionnés manuellement à des intervalles de 1 mm pour noter la présence ou l'absence de follicules hypertrophiés ou de corps jaunes (Rausch 1967). Les proportions de femelles actives reproductives dans les différents échantillons ont été comparées à l'aide de tests d'indépendance χ^2 .

Les utérus ont été sectionnés longitudinalement pour compter les blastocystes ou les fœtus implantés. Ces chiffres ont servi d'indices de la taille potentielle de la portée et ont été comparés à une biomasse d'ongulés par loup faible, modérée et élevée à l'aide de tests *t* de Student bilatéraux.

Les indices d'adiposité des louves adultes actives et inactives sur le plan de la reproduction ont été comparés à l'aide de tests de Student. Les indices comprenaient la profondeur de la graisse sous-cutanée (mm), la graisse des reins (gm) et le pourcentage de graisse de la moelle du fémur (Neiland 1970). **L'épaisseur** de la graisse sous-cutanée a été calculée à partir de la profondeur maximale sur le sternum, le flanc et les vertèbres postérieures. **L'indice** de graisse rénale a été calculé en divisant le poids de la graisse entourant immédiatement le rein par le poids du rein exempt de graisse, multiplié par 100 (Riney 1955). Le rein et la graisse attachée ont été enlevés par une coupe à travers la graisse à angle droit avec la colonne vertébrale ; ces coupes ont été effectuées aux extrémités du rein.

RESULTATS

Il semble exister un niveau de disponibilité des proies en dessous duquel les louves adultes suppriment ou retardent les cycles gonadiques. 66% seulement des louves adultes (≥ 22 mois, $n = 29$) étaient actives sur le plan de la reproduction en mars et avril, lorsque la biomasse d'ongulés par loup était faible (Tableau 1). Un nombre significativement plus élevé de femelles ($\geq 96\%$, $P < 0,001$) étaient actives sur le plan de la reproduction lorsque la biomasse d'ongulés par loup était modérée ou élevée. Cette relation s'est maintenue pour le sous-échantillon de loups âgés de ≥ 34 mois ou plus ; 67% (14 des 21 louves) étaient actives sur le plan de la reproduction lorsque la biomasse d'ongulés par loup était faible, contre 100% ($n = 29$) lorsque la biomasse d'ongulés par loup était modérée.

Les **indices** de graisse ont été comparés entre les loups reproducteurs et non reproducteurs afin d'évaluer si les indices de graisse pouvaient être liés au potentiel de reproduction. Les louves adultes inactives sur le plan de la reproduction avaient moins de graisse que les louves actives sur le plan de la reproduction (Tableau 2) ; cependant, seules les profondeurs de graisse sous-cutanée étaient significativement plus faibles ($P < 0,01$). Les niveaux de graisse

des reins et de la moelle n'étaient pas significativement liés au statut reproductif ($P > 0,2$), peut-être parce que ces dépôts de graisse sont mobilisés en grande partie après les réserves sous-cutanées et sont donc moins sensibles à de petits changements dans le statut nutritionnel (Harris 1945).

La taille des portées de loups in utero a diminué en même temps que la biomasse d'ongulés par loup. La taille moyenne des portées in utero a diminué de 6,9 à 4,6 (Tableau 1), et les différences étaient très significatives ($P < 0,001$) entre les périodes de forte et de faible biomasse d'ongulés par loup. Les différences dans la taille des portées pendant les périodes de disponibilité faible et modérée des proies étaient moins significatives ($P < 0,1$), tout comme les différences entre la disponibilité modérée et élevée des proies ($P < 0,2$).

TABLEAU 1. Diminution du potentiel reproductif des loups en fonction de la biomasse d'ongulés par loup, dans le centre et le centre-est de l'Alaska

Wolf population status	Study areas and winters	Ungulate biomass index per wolf	Females ≥ 22 months old in proestrus, in estrus, or pregnant		Avg. no. of blastocysts or fetuses per reproductively active female			Sources
			<i>n</i>	%	<i>n</i>	\bar{x}	95% CI	
Wolf harvest limited by federal control	Central and east-central Alaska, 1957–1964	High (500–850)	89	96 ^a	15	6.9	± 0.98	ADF&G files; Rausch 1967; Gasaway <i>et al.</i> 1983, 1992
Wolf harvest limited by ADF&G control	Central Alaska, 1977–1979, and east-central Alaska, 1984–1989	Moderate (180–390)	37	97	12	5.7	± 1.28	ADF&G files; Gasaway <i>et al.</i> 1983, 1992
Wolves nutritionally limited during first year of ADF&G control ^b	Central Alaska, 1975–1976, and east-central Alaska, 1981–1982	Low (96–105)	29	66	7	4.6	± 0.49	ADF&G files; Gasaway <i>et al.</i> 1983, 1992

NOTE : Les loups ont été prélevés en mars et avril et étaient âgés de ≥ 22 mois. L'indice de biomasse des ongulés a été calculé en supposant des valeurs de 6, 2 et 1 pour un orignal, un caribou ou un mouflon, respectivement (Keith 1983 ; Fuller 1989).

^a Échantillon national de 89 loups capturés entre le 13 mars et le 30 avril. 85 d'entre eux étaient en gestation et 4 étaient inactifs sur le plan de la reproduction. La plupart de ces carcasses provenaient du centre et du centre-est de l'Alaska. Les données originales ont été réanalysées parce qu'une erreur typographique ou autre de 89% ($n = 89$) était évidente dans Rausch (1967 : p. 257).

^b Les populations de loups étaient peu exploitées ($\bar{x} = 16\%$ par an) et limitées sur le plan nutritionnel pendant au moins 3 ans avant le contrôle des loups.

DISCUSSION

Une relation directe semble exister entre la productivité des loups et leur état nutritionnel. Les indices de l'état nutritionnel comprenaient la profondeur de la graisse et la disponibilité des proies. La productivité des loups a été réduite par la suppression de l'œstrus et la réduction de la taille des portées, mais la suppression de l'œstrus ne s'est produite que lorsque les proies étaient extrêmement rares par rapport aux loups. Les louves en captivité entrent régulièrement en œstrus (Packard *et al.* 1983), probablement parce qu'elles sont bien nourries.

Nos données impliquent que le taux potentiel d'augmentation d'une population de loups est réduit pendant les années de vaches maigres. Cependant, les années de vaches maigres sont apparemment rares dans la plupart des sites d'étude nord-Américains. Les autres populations de loups d'Amérique du Nord avaient des indices relativement modérés à élevés de proies disponibles (112-659, $\bar{x} = 249$, $n = 25$). A ces indices, la mortalité des loups, et non la productivité, a été rapportée comme la variable la plus significative limitant les taux de croissance des populations de loups (Rausch 1967 ; Keith 1983 ; Fuller 1989).

TABLEAU 2. Indices d'adiposité chez les loups femelles adultes reproducteurs actifs et inactifs abattus en mars et avril, dans le centre et le centre-est de l'Alaska

Reproductive status of wolf	Ungulate biomass index per wolf	Depth of subcutaneous fat (mm)			Kidney fat index			Femur marrow fat (%)		
		<i>n</i>	\bar{x}	95% CI	<i>n</i>	\bar{x}	95% CI	<i>n</i>	\bar{x}	95% CI
Active	Moderate	26	35 ^{a,b}	±6.6	15	106	±19.9	9	85	±11.0
Active	Low	18	26 ^b	±6.8	19	104	±19.2	14	83	±7.7
Inactive	Low	9	21 ^a	±10.0	9	96	±24.4	7	81	±12.8

^aValues were significantly different ($P < 0.01$).

^bValues were significantly different ($P = 0.06$).

Nos deux exemples de faibles indices de biomasse d'ongulés par loup (96-105, Tableau 1) se sont produits suite à des déclinés rapides des proies à partir de densités élevées et à des déclinés relatifs moindres du nombre de loups. Cependant, des déclinés à partir de densités élevées de proies peuvent ne pas être nécessaires pour qu'une faible disponibilité de proies par loup se produise. Gasaway et al. (1992, pp. 36-37) ont passé en revue les données de plusieurs zones d'étude en Alaska et au Yukon où la disponibilité des proies par loup était chroniquement faible ; cependant, aucun indice de biomasse d'ongulés par loup n'a été calculé.

Bien que la productivité des loups semble dépendre en partie de la disponibilité des ongulés, nous reconnaissons que les **relations fonctionnelles** peuvent également influencer la reproduction. **Tout d'abord**, si la vulnérabilité des proies augmente suite à des événements stochastiques, la productivité des loups pourrait augmenter indépendamment des changements dans le nombre d'ongulés. **Deuxièmement**, la dominance alimentaire des femelles dominantes pourrait contribuer à assurer la productivité de la plupart des meutes pendant les années de vaches maigres. **Dans cet exemple, la suppression de l'œstrus que nous avons observée se produirait en grande partie chez les femelles subordonnées moins susceptibles de se reproduire avec succès, même lorsque les proies sont abondantes.** Ainsi, les meutes peuvent continuer à produire des portées pendant les années de vaches maigres ; **seule la taille moyenne des portées serait réduite.**

BIBLIOGRAPHIE

- Ballard, W. B., Whitman, J. S., and Gardner, C. L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. Wildl. Monogr. No. 98.
- Bishop, R. H., and Rausch, R. A. 1974. Moose population fluctuations in Alaska, 1950–72. Nat. Can. (Que.), **101**: 559–593.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. Wildl. Monogr. No. 105.
- Gasaway, W. C., Stephenson, R. O., Davis, J. L., Shepherd, P. E. K., and Burris, O. E. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. Wildl. Monogr. No. 84.
- Gasaway, W. C., Boertje, R. D., Grangaard, D. V., Kelleyhouse, D. G., Stephenson, R. O., and Larsen, D. G. 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. Wildl. Monogr. No. 120.

- Harbo, S. J., and Dean, F. C. 1983. Historical and current perspectives on wolf management in Alaska. *In Wolves in Canada and Alaska. Edited by L. N. Carbyn. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 45. pp. 51–64.*
- Harris, D. 1945. Symptoms of malnutrition in deer. *J. Wildl. Manage.* **9**: 319–322.
- Keith, L. B. 1983. Population dynamics of wolves. *In Wolves in Canada and Alaska. Edited by L. N. Carbyn. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 45. pp. 66–77.*
- Mech, L. D. 1970. *The wolf: ecology and behavior of an endangered species.* Natural History Press, New York.
- Neiland, K. A. 1970. Weight of dried marrow as indicator of fat in caribou femurs. *J. Wildl. Manage.* **34**: 904–907.
- Packard, J. M., Mech, L. D., and Seal, U. S. 1983. Social influences on reproduction in wolves. *In Wolves in Canada and Alaska. Edited by L. N. Carbyn. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 45. pp. 78–85.*
- Peterson, R. O., and Page, R. E. 1983. Wolf–moose fluctuations at Isle Royale National Park, Michigan, U.S.A. *Acta Zool. Fenn.* **174**: 251–253.
- Pimlott, D. H. 1967. Wolf predation and ungulate populations. *Am. Zool.* **7**: 267–278.
- Rausch, R. A. 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. *Am. Zool.* **7**: 253–265.
- Riney, T. 1955. Evaluating condition of free-ranging red deer, with special reference to New Zealand. *N.Z. Sci. Technol.* **36**: 428–463.