

Proies prélevées par les loups colonisateurs et les chasseurs dans la région du parc national des glaciers

PREY TAKEN BY COLONIZING WOLVES AND HUNTERS IN THE GLACIER NATIONAL PARK AREA

DIANE K. BOYD, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812
ROBERT R. REAM, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812
DANIEL H. PLETSCHER, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812
MICHAEL W. FAIRCHILD, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812

J. WILDL. MANAGE. 58(2):289-295

Résumé

La récente colonisation du nord-ouest des Etats-Unis par une population de loups (*Canis lupus*) en voie de disparition a suscité des inquiétudes chez les chasseurs quant à la concurrence pour les proies. Des données sur la sélection des proies par les loups pourraient dissiper les perceptions erronées et ainsi diminuer la mortalité des loups causée par l'homme, ce qui affecterait le rétablissement des loups. Nous avons évalué dans quelle mesure le stade précoce de la colonisation affectait la sélection des proies par les loups en comparant nos résultats avec ceux de populations de loups établies. Nous avons examiné 243 proies tuées par des loups colonisateurs dans la région du Glacier National Park du Montana et de la Colombie Britannique adjacente pendant les hivers 1985-91 et nous avons comparé les caractéristiques de ces proies avec celles des ongulés tués par les chasseurs. Les loups ont tué une plus grande proportion de faons de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ($P < 0,05$) et de faons de wapitis (*Cervus elaphus*) ($P < 0,05$) que les chasseurs ; ils ont également tué des cerfs de Virginie plus âgés ($P < 0,05$) et étaient plus susceptibles de tuer des wapitis plus âgés que les chasseurs. Les cerfs de Virginie mâles ($P < 0,001$) et les wapitis ($P < 0,001$) ont été tués par les loups à un taux disproportionné par rapport à leur présence. Les loups colonisateurs ont tué une plus grande proportion de faons de cerfs de Virginie et de faons de wapitis que les loups des populations établies ailleurs. Les carcasses de cerfs ($P < 0,001$) et de wapitis ($P < 0,05$) ont été plus complètement consommées au cours des hivers à faible enneigement qu'au cours des hivers à fort enneigement. Dans l'ensemble, le degré de consommation d'une carcasse était élevé et apparemment fonction de la taille de la meute. Les ongulés les plus vulnérables, les vieux et les jeunes, étaient plus susceptibles d'être tués par les loups que par les humains, ce qui reflète des schémas de sélection différents.

INTRODUCTION

Les loups ont été réduits dans le sud-est de la Colombie-Britannique (Pletscher et al. 1991) et en Alberta (Stelfox 1969) et ont été systématiquement exterminés à l'intérieur et à proximité du parc national de Glacier, dans le Montana, à la fin des années 1930 (Brittan 1953, Ream et Mattson 1982). Les loups ont été inscrits sur la liste des espèces en danger dans cette partie des Etats-Unis en 1973 (U.S. Fish and Wildl. Serv. 1987). La recolonisation des loups a commencé en 1982 avec une activité de meutes observée immédiatement au nord du parc national de Glacier (Ream et al. 1991).

Le nombre de loups a augmenté dans le Glacier National Park et dans les terres environnantes depuis 1982, ce qui a permis d'étudier les relations entre loups et proies dans une zone contenant une communauté diversifiée d'ongulés et de prédateurs. Sept grands

prédateurs, dont l'homme, le coyote (*Canis latrans*), le loup, le puma (*Felis concolor*), le carcajou (*Gulo gulo*), l'ours noir (*Ursus americanus*) et le grizzli (*U. arctos*), se partagent la base de proies. Ces prédateurs peuvent entrer en compétition pour les proies, notamment le cerf de Virginie, le cerf mulot (*O. hemionus*), l'orignal (*Alces alces*), le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), le castor d'Amérique (*Castor canadensis*) et divers mammifères plus petits.

La présence du loup est controversée dans toute l'Amérique du Nord, et les attitudes à son égard varient selon les régions (Kellert 1985, 1987 ; Bath 1987 ; McNaught 1987 ; Bath et Buchanan 1989). Les chasseurs locaux et les résidents sont préoccupés par les effets des loups sur les ongulés, et ils peuvent avoir un plus grand potentiel d'influence sur le rétablissement des loups que le grand public (Tucker et Pletscher 1989). Sur 14 mortalités de loups adultes connus près du parc national Glacier entre 1982 et 1990, tous ont été causés par l'homme (Pletscher et al. 1991). La désinformation concernant les loups et leur impact sur les proies affecte négativement la capacité des gestionnaires à remplir leur mandat d'augmenter les populations de cette espèce menacée. Il est donc important de fournir aux gestionnaires et au public des informations précises sur la sélection des proies par les loups et les humains. Ces données peuvent être utilisées pour développer des programmes d'information et d'éducation et des stratégies de gestion qui peuvent minimiser les conflits pour cette population de loups et d'autres populations de loups en voie de colonisation.

De nombreux chercheurs ont étudié la prédation sur 1-2 espèces d'ongulés par une population de loups établie (Stenlund 1955, Mech 1966, Pimlott et al. 1969, Mech et Frenzel 1971, Mech et Karns 1977, Peterson 1977, Peterson et al. 1984, Messier et Crete 1985, Fuller 1991), mais moins ont analysé les effets de la prédation sur ≥ 3 espèces d'ongulés par une population de loups établie (Carbyn 1974, 1983 ; Gasaway et al. 1983 ; Paquet 1992). Cependant, peu de chercheurs ont étudié la prédation par des loups colonisateurs dans un écosystème contenant plusieurs espèces d'ongulés et de prédateurs (Huggard 1992). Nous avons prédit que cette population colonisatrice de loups sélectionnerait des ongulés plus vulnérables (juvéniles, vieux, mâles après le rut) que ne le feraient des populations établies de loups. Nos objectifs étaient de (1) comparer les caractéristiques des proies tuées par les loups avec celles des proies tuées par les humains (données des stations de contrôle des chasseurs), (2) comparer le sexe et l'âge des ongulés tués par les loups avec ceux des ongulés observés sur les transects, et (3) comparer ces données avec celles d'autres études sur la prédation pour caractériser la sélection des proies par les loups colonisateurs.

AIRE D'ETUDE

L'étude a été menée dans le sud-est de la Colombie Britannique et le nord-ouest du Montana dans le bassin de la North Fork of the Flathead River qui sépare le parc national Glacier, où se trouvaient la plupart des proies tuées par les loups, des terres adjacentes où les chasseurs tuaient les ongulés. Au vu des études télémétriques sur les cerfs wapitis (Bureau 1992) et les cerfs à queue blanche (Rachael 1992), nous pensons que les loups et les chasseurs sélectionnaient les mêmes populations de ces proies. La topographie se caractérise par un fond de vallée relativement plat de 4 à 10 km de large (1 020 m d'altitude), flanqué de pentes boisées et de pics escarpés de la ligne de partage des eaux et de la chaîne Whitefish (2 800 m d'altitude). Les forêts de conifères dominent la région (Koterba et Habeck 1971), et les prairies, les marais et les habitats riverains sont plus rares. Le bétail domestique est rare dans la vallée ; une cinquantaine de chevaux et aucun mouton ou bovin n'habitent la région

pendant l'hiver. La somme annuelle des épaisseurs maximales de neige mensuelle (Mech et al. 1987) à Polebridge (Natl. Oceanic and Atmos. Adm. 1985-91) a été utilisée pour classer les hivers en neige peu profonde ou neige profonde, le point de distinction se situant à 300 cm. Les hivers 1985-86, 1986-87, 1987-88 et 1988-89 ont été caractérisés par de la neige peu profonde (fourchette = 150-277, \bar{x} = 223,5, SD = 47,3). Les hivers 1989-90 et 1990-91 ont été caractérisés par de la neige profonde (plage = 320-325, : \bar{x} = 322,5, SD = 2,5).

MATERIEL ET METHODE

D'août 1984 à juillet 1991, des loups ont été capturés, immobilisés, marqués à l'oreille, radio-équipés et relâchés (Mech 1974, Ream et al. 1991). Nous avons localisé les loups à partir du sol ou de l'air quatre fois par semaine pendant l'hiver (novembre-avril). Nous avons déterminé la taille des meutes par des observations directes pendant les vols de télémétrie. Nous avons déterminé les itinéraires de déplacement des loups par télémétrie au sol et en skiant ou en faisant des raquettes sur les pistes des loups 1 à 2 jours après que les loups aient quitté la zone. La plupart des animaux tués ont été trouvés le long de ces itinéraires dans les deux jours suivant leur abandon. Nous avons généralement examiné les animaux tués localisés depuis le ciel en hiver dans les 2 jours suivant l'abandon. Seules les proies connues pour avoir été tuées par les loups ont été prises en compte dans cette analyse ; les carcasses de charognards ont été exclues. Nous avons examiné les carcasses pour déterminer l'espèce, l'âge, le sexe, les anomalies du squelette, les parasites et le degré de consommation.

Nous avons déterminé l'âge des ongulés de moins de 2 ans par le remplacement des dents. Nous avons prélevé les premières incisives des adultes (>2 ans) et déterminé l'âge à partir des cémentations (Mattson's Lab., Milltown, Mont.). Certains ongulés tués par des loups n'ont pas pu être datés car aucune dent n'a pu être trouvée sur le site de prédation.

Nous avons déterminé le sexe en fonction de la présence de pédicules de bois, des organes génitaux ou de la structure du bassin (Larson et Taber 1980). La formation des pédicules chez le wapiti ne commence généralement pas avant l'âge de 10-11 mois (Taber et al. 1982), de sorte que la plupart des faons de wapiti tués en hiver n'ont pas pu être sexés en fonction de la présence de pédicules. Certains ongulés tués par les loups n'ont pas pu être sexés parce que les loups ont enlevé la tête et les organes génitaux de la carcasse ; ces animaux ont été omis de l'ensemble des données sur le sexe connu.

Nous avons examiné les sites de prédation et la consommation par les loups et les avons catégorisés sur le terrain comme suit : 1 = peu de poils et de sang ; 2 = plusieurs vertèbres ou autres os, 1-3 pattes inférieures, pas de tissus mous, petite quantité de peau restante ; 3 = 2-4 pattes inférieures, la plupart du squelette glané est présent, bien que des tissus mous puissent rester sur la tête et le cou ; 4 = squelette presque complet, tissus mous sur la tête et le cou avec de petites quantités ailleurs ; et 5 = squelette complet avec plus de tissus mous restants que pour la catégorie 4. Pour l'analyse, nous avons regroupé les catégories 1 à 3 pour représenter les carcasses complètement consommées (bien que de petites quantités de muscles puissent rester sur le cou), et nous avons regroupé les catégories 4 et 5 pour représenter les carcasses incomplètement consommées. Nous avons utilisé le chi-carré de Pearson pour comparer la consommation des carcasses lors d'hivers peu profonds et d'hivers profonds (Upton 1978).

Nous avons collecté des données sur les cerfs, les wapitis et les orignaux tués par des chasseurs dans le Montana au poste de contrôle de North Fork hunter pendant les saisons de chasse 1985-90. Nous avons déterminé l'âge des animaux à l'aide des techniques décrites ci-dessus. Un nombre illimité de permis de chasse au wapiti et au cerf pour les saisons de chasse de 5 semaines était disponible. Les chasseurs pouvaient capturer des wapitis mâles et femelles pendant les 8 premiers jours, et seulement des mâles par la suite. Les chasseurs pouvaient capturer des cerfs mâles et femelles pendant les 8 à 15 premiers jours (en fonction de l'année), puis uniquement des mâles. Vingt à 25 permis étaient autorisés pour le wapiti à chaque saison. Par conséquent, il est peu probable que la récolte des chasseurs ait donné une représentation exacte de l'abondance relative des ongulés. En raison de ces divergences, les données de récolte des chasseurs n'ont pas été utilisées pour évaluer la composition des espèces d'ongulés tués par les loups.

Les prélèvements des chasseurs peuvent cependant donner une idée de la structure d'âge des ongulés (Mech et Frenzel 1971). La structure d'âge des cerfs de Virginie tués par les loups a été comparée aux données sur l'âge des cerfs de Virginie tués par les chasseurs en utilisant le test de Kolmogorov-Smirnov sur 2 échantillons (le grand nombre de cellules avec de faibles valeurs attendues a empêché l'utilisation directe du Chi-carré). Nous avons effectué la même analyse sur les cerfs tués par les chasseurs par rapport aux cerfs tués par les loups. Pour estimer la différence de distribution des âges, les ongulés âgés de plus de 2 ans ont été regroupés en classes d'âge de 2 ans jusqu'à la 9^{ème} année, et tous les animaux plus âgés ont été regroupés en une classe d'âge. Nous avons ensuite utilisé l'analyse du Chi-carré de Pearson pour comparer la fréquence par classe d'âge pour les cerfs de Virginie et les élans tués par les loups et les chasseurs. Le Z standardisé ($[\text{observé-attendu}]/\text{attendu}^{0.5}$) a été utilisé pour identifier les cellules significatives ($P < 0,05$) (Upton 1978).

En utilisant le test chi-carré de Pearson, nous avons comparé le sexe et l'âge des cerfs de Virginie et des wapitis tués par les loups avec les estimations de population (Rachael 1992 pour les cerfs ; Bureau 1992 pour les wapitis). L'analyse Chisquare a également été utilisée pour comparer le sexe ratio des ongulés tués par les chasseurs et ceux tués par les loups.

RESULTATS

Nous avons capturé et radio-équipé 31 loups d'août 1984 à juillet 1991. La meute était composée de 6, 12, 10, 10, 12 et 7 loups au début des hivers 1984-85 à 1989-90, respectivement. Durant l'été 1990, la meute s'est divisée en 3 meutes contenant 9, 7 et 2 loups, divisant l'ancien domaine vital en trois. Nous avons suivi les 3 meutes pendant l'hiver 1990-91.

Sur les 229 ongulés tués, 138 étaient des cerfs de Virginie (60%), 68 des wapitis (30%), 15 des orignaux (7%) et 8 des cerfs muets (3%). Les autres proies comprenaient 2 castors, 1 porc-épic (*Erethizon dorsatum*), 2 lions des montagnes (un chaton [White et Boyd 1989] et un adulte [Boyd et Neale 1993]), 3 gélinottes huppées (*Bonasa umbellus*), 2 corbeaux (*Corvus corax*), 1 coyote, 1 moufette rayée (*Mephitis mephitis*), 1 aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et 1 campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*). La taille des échantillons pour les proies tuées par les loups autres que le cerf de Virginie et le wapiti était trop petite pour une analyse plus approfondie.

Les chasseurs ont amené 706 animaux à la station de contrôle pendant les saisons de chasse 1985-90 : 438 cerfs de Virginie (62%), 138 wapitis (20%), 120 cerfs muets (17%), et 10 orignaux (1%). La répartition par âge des cerfs de Virginie tués par les loups diffère de celle des cerfs de Virginie tués par les chasseurs (Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,001$; $\chi^2 = 132$, 6 df, $P < 0,001$). Les chasseurs ont tué moins de faons (6%) que prévu, alors que les loups ont tué plus de faons (40%) et d'adultes de plus de 6 ans et moins de jeunes d'un an et de jeunes de 2 à 3 ans que prévu (Tableau 1). Parmi les cerfs adultes, ces tendances se sont traduites par des âges médians de 3,5 et 5,5 ans pour les cerfs de Virginie tués par les chasseurs et les loups, respectivement. Les loups ont également tué une plus grande proportion de faons que la proportion disponible dans la population (22%, d'après Rachael [1992] ; $\chi^2 = 17,3$, 1 df, $P < 0,001$).

Tableau 1. Âge des loups, des cerfs à queue blanche et des wapitis tués par les chasseurs dans la région du parc national des Glaciers entre 1985 et 1991

Age (yr)	White-tailed deer						Elk					
	Wolf-killed			Hunter-killed			Wolf-killed			Hunter-killed		
	M	F	Total ^a	M	F	Total ^a	M	F	Total ^a	M	F	Total ^a
<1	14	12	40 ^b	5	18	24 ^b	1	4	29 ^b	6	8	14 ^b
1+	6	2	13 ^b	103	46	149	11	1	13	19	9	28
2-3+	9	9	18	131	30	161	6	5	11	17	9	26
4-5+	2	2	5	32	18	50	4	2	6	7	8	15
6-7+	5	3	9 ^b	9	6	15	1	0	1	6	8	14
8-9+	4	3	7 ^b	2	4	6	1	0	1	2	6	8
10+	1	4	6 ^b	0	2	2	1	5	6	1	0	1
Unknown	1	5	39 ^c	21	10	31	0	0	1 ^c	13	19	32

^a Total includes animals where sex could not be determined. Comparisons between ages of wolf- and hunter-killed deer and between wolf- and hunter-killed elk were made using standardized Z.

^b $P < 0,05$ for comparisons within species and age class.

^c Includes animals where sex and age are unknown.

Lorsque les sexes sont analysés séparément, la distribution des âges des cerfs de Virginie mâles tués par les loups est différente de celle des cerfs tués par les chasseurs (Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,001$), alors que la distribution des âges des femelles dans les deux échantillons est similaire (Kolmogorov-Smirnov, $P = 0,076$). L'âge médian des cerfs de Virginie mâles adultes tués par les loups est de 4,5 ans, comparé à 3,5 ans pour les cerfs tués par les chasseurs. L'âge médian des femelles adultes de cerfs de Virginie tuées par les loups était de 5,5 ans, contre 4,5 ans pour les cerfs tués par les chasseurs.

La distribution des âges des wapitis mâles tués par les loups est similaire à celle des mâles tués par les chasseurs (Kolmogorov-Smirnov, $P = 0,532$). La distribution des âges des femelles tuées par les loups et par les chasseurs est également similaire (Kolmogorov-Smirnov, $P = 0,205$). Lorsque les sexes ont été combinés et que les proies de sexe inconnu ont été ajoutées, les distributions étaient différentes (Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,001$; $\chi^2 = 33,9$, 6 df, $P < 0,001$), ce qui était dû à notre incapacité à déterminer le sexe de la plupart des faons wapitis tués par les loups. Les loups ont tué une plus grande proportion (43%) et les chasseurs une plus faible proportion (13%) de faons que prévu (Tableau 1). Aucune autre différence n'était significative, bien que les loups aient eu tendance à tuer plus de wapitis âgés que les chasseurs. L'âge médian des mâles adultes tués par les loups était de 4,5 ans, presque le même que l'âge médian des wapitis tués par les chasseurs (3,5 ans). L'âge médian des femelles adultes tuées par les loups et les chasseurs était le même (5,5 ans), bien que les loups aient tué 5 femelles et les chasseurs seulement 1 femelle de plus de 10 ans. Les loups ont tué

une plus grande proportion de faons que celle observée dans la zone d'étude (16%, Bureau 1992 ; $\chi^2 = 33,9$, 1 df, $P < 0,001$).

Le sex-ratio des cerfs de Virginie tués par les loups (51% M, $n = 82$) diffère de celui des cerfs tués par les chasseurs (69% M, $n = 437$) ($\chi^2 = 10,2$, 1 df, $P < 0,001$). Le sex-ratio des cerfs tués par les loups diffère de celui de la population (21% M, Rachael 1992) pour 1990-91 ($\chi^2 = 40,2$, 1 df, $P < 0,001$). Le sex-ratio des wapitis tués par les loups (60% M, $n = 42$) ne diffère pas de celui des wapitis tués par les chasseurs (51% M, $n = 138$) ($\chi^2 = 0,84$, 1 df, $P = 0,358$), mais le sex-ratio des wapitis tués par les loups diffère de celui de la population (21% M, Bureau 1992) pour 1991 ($\chi^2 = 32,9$, 1 df, $P < 0,001$).

Les loups ont consommé de plus grandes portions de cerfs de Virginie ($\chi^2 = 17,3$, 1 df, $P < 0,001$) et de wapitis ($\chi^2 = 5,49$, 1 df, $P = 0,019$) au cours des hivers peu enneigés par rapport aux hivers très enneigés. Pendant les hivers peu enneigés, 85% ($n = 62$) des cerfs de Virginie tués par les loups ont été complètement consommés contre 52% ($n = 75$) pendant les hivers très enneigés. 68 ($n = 38$) et 40% ($n = 30$) des wapitis tués par les loups ont été complètement consommés pendant les hivers peu enneigés et les hivers très enneigés, respectivement. Les taux de consommation élevés ont empêché des analyses significatives des anomalies du squelette et des parasites.

DISCUSSION

Quarante pour cent des cerfs tués par les loups, 6% des cerfs tués par les chasseurs et 22% des cerfs de Virginie observés étaient des juvéniles. Les loups ont sélectionné les faons à un taux plus élevé par rapport à leur présence dans la population. Une partie de cette différence peut être due au fait que les loups avaient plus de faons à sélectionner pendant l'hiver qu'ils n'en avaient parmi ceux qui avaient survécu jusqu'au printemps pour les comptages de Rachael (1992). Les loups ont également sélectionné les faons à un taux plus élevé que les chasseurs. Fritts et Mech (1981) ont rapporté que les faons représentaient 51% des cerfs de Virginie tués par les loups pendant l'hiver dans une population de loups nouvellement protégée où les densités de loups étaient faibles et les densités de proies élevées. Des taux plus faibles de prédation sur les faons, allant de 17 à 30% (Stenlund 1955, Pimlott et al. 1969, Mech et Frenzel 1971, Kolenosky 1972, Mech et Karns 1977), ont été rapportés dans des zones avec des densités de loups relativement élevées et des densités de proies plus faibles. Nos données, comme celles de Fritts et Mech (1981), suggèrent que les loups colonisateurs à faible densité tuent une plus grande proportion de faons que les populations de loups établies.

De même, 43% des wapitis tués par les loups, 13% des wapitis tués par les chasseurs et 16% des wapitis observés étaient des jeunes. Comme Carbyn (1974), nous avons trouvé que les faons étaient vulnérables à la prédation par les loups. Cela peut être particulièrement vrai lorsque la densité des loups est faible par rapport à la densité des proies (c'est-à-dire les loups colonisateurs). Quarante-deux pour cent des wapitis tués par des loups colonisateurs dans le parc national de Banff, en Alberta (Huggard 1992), étaient des faons, un pourcentage presque identique à celui que nous avons observé dans le parc national Glacier. Carbyn (1983) a rapporté que 26% des wapitis tués par des loups étaient des faons dans la population de loups établie dans le parc national du Mont-Riding, au Manitoba. Ces données suggèrent que les

loups colonisateurs sélectionnent les faons wapitis à un taux plus élevé que les loups des populations établies.

La structure d'âge des femelles de cerfs de Virginie et de wapitis (autres que les faons) tuées par les chasseurs était probablement comparable à la structure d'âge des populations de femelles de cerfs (Mech et Frenzel 1971, Kolenosky 1972) et de wapitis. En supposant que les chasseurs et les loups sélectionnent les mêmes populations, cela suggère que les loups sélectionnent plus de femelles adultes âgées de cerfs de Virginie et de wapitis que les chasseurs. Ces données sont en accord avec celles rapportées ailleurs (Pimlott et al. 1969, Mech et Frenzel 1971, Kolenosky 1972, Mech et Karns 1977, Fritts et Mech 1981).

Les loups ont tué une plus grande proportion de cerfs à queue blanche et de wapitis que dans les populations (Rachael 1992, Bureau 1992). La pression de chasse étant limitée aux cerfs à queue blanche et aux wapitis, les mâles peuvent être blessés plus fréquemment et devenir des proies plus faciles pour les loups. Des louveteaux orphelins dans le bassin versant de Ninemile près de Missoula, Montana, ont tué plusieurs cerfs mâles blessés par des chasseurs (M.D. Jimenez, Missoula, Mont... pers. commun.), Les cerfs de Virginie mâles (Verme et Ullrey 1984) et les wapitis (Flook 1970, Taber et al. 1982) entrent également dans l'hiver en relativement mauvaise condition après avoir dépensé beaucoup d'énergie pendant le rut d'automne, ce qui les prédispose à la famine et à la prédation tout au long de l'hiver (Nelson et Mech 1986a).

Flook (1970) a déclaré que les mâles âgés de 7 à 12 ans participaient activement au rut. Cependant, les jeunes mâles, en particulier les populations exploitées, sont également actifs pendant le rut et peuvent dépenser autant d'énergie, voire plus, pour localiser et essayer de s'emparer des harems établis que ne le ferait un mâle de harem défendant son troupeau. Les loups et les chasseurs ont tué plus de mâles que de femelles par rapport à leur présence dans la population. Par conséquent, les populations de wapitis sont généralement biaisées en faveur des femelles (Boyd 1970, Flook 1970).

Les loups ont consommé plus de cerfs à queue blanche que de wapitis, probablement en raison de leur structure squelettique plus petite. Bien que notre zone d'étude contienne une abondance d'ongulés, les loups ont entièrement consommé les carcasses pendant la plupart des hivers. Pendant les hivers à neige profonde de 1989-90 et 1990-91, nous avons observé des taux plus faibles de consommation de proies par les loups que pendant les hivers à neige peu profonde, et plusieurs cas de prédation excédentaire. Pimlott et al. (1969), Mech et Frenzel (1971), Peterson (1977), Fritts et Mech (1981), Carbyn (1983), Nelson et Mech (1986b) et Fuller (1991) ont rapporté une consommation moindre de proies par les loups pendant les périodes où l'épaisseur de la neige était plus importante. Breitenmoser et Haller (1993) ont trouvé que les proies étaient plus complètement consommées par le lynx Européen (*Lynx lynx*) au centre qu'à l'avant de la colonisation par le lynx. La neige plus profonde pendant les dernières années de notre étude et la présence d'autres grands prédateurs (contrairement à l'étude sur le lynx) peuvent avoir éclipsé un tel effet dans notre zone d'étude.

INPLICATIONS DE GESTION

Les loups de la région du parc national Glacier sélectionnent les catégories d'âge et de sexe des cerfs de Virginie et des wapitis différemment des chasseurs. Bien que les chasseurs aient choisi des proies non juvéniles, les ongulés juvéniles fortement sélectionnés par les loups (et non désirés par les chasseurs) ne sont pas disponibles en tant qu'adultes pour les futurs prélèvements des chasseurs. Cette situation pourrait être source de conflits à l'avenir et doit être étudiée de manière plus approfondie. Les loups ne sont qu'une des nombreuses espèces de prédateurs de cette région. Peu de recherches ont été menées sur les autres grands carnivores sauvages (grizzly, ours noir, puma, coyote et carcajou) du parc national des Glaciers qui partagent la base de proies des ongulés avec les loups. D'autres études sur les prédateurs devraient être mises en place et coordonnées afin de fournir des données liées pour une gestion optimale des prédateurs et de leurs proies.

LITERATURE CITED

- BATH, A. J. 1987. Attitudes of various interest groups in Wyoming toward wolf reintroduction in Yellowstone National Park. M.A. Thesis, Univ. Wyoming, Laramie. 123pp.
- , AND T. BUCHANAN. 1989. Attitudes of interest groups in Wyoming toward wolf restoration in Yellowstone National Park. *Wildl. Soc. Bull.* 17:519–525.
- BOYD, D. K., AND G. NEALE. 1993. An adult cougar (*Felis concolor*) killed by wolves (*Canis lupus*) in Glacier National Park, Montana. *Can. Field-Nat.* 7:In Press.
- BOYD, R. J. 1970. Elk of the White River Plateau, Colorado. Colorado Div. Game, Fish and Parks, Big Game Invest., Proj. W-38-R. Denver, Colo. 126pp.
- BREITENMOSE, U., AND H. HALLER. 1993. Patterns of predation by reintroduced European lynx in the Swiss Alps. *J. Wildl. Manage.* 57:135–144.
- BRITTAN, M. R. 1953. A note concerning wolves in Glacier National Park, Montana. *J. Mammal.* 34:127–129.
- BUREAU, M. J. 1992. Mortality and seasonal distribution of elk in an area recently recolonized by wolves. M.S. Thesis, Univ. Montana, Missoula. 109pp.
- CARBYN, L. N. 1974. Wolf predation and behavioral interactions with elk and other ungulates in an area of high prey diversity. Ph.D. Diss., Univ. Toronto, Ont. 233pp.
- . 1983. Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *J. Wildl. Manage.* 47:963–976.
- FINKLIN, A. I. 1986. A climatic handbook for Glacier National Park with data for Waterton Lakes National Park. Gen. Tech. Rep. INT-204. U.S. Dep. Agric., For. Serv., Intermt. Res. Stn. Ogden, Ut. 124pp.
- KOTERBA, W. D., AND J. R. HABECK. 1971. Grasslands of the North Fork Valley, Glacier National Park, Montana. *Can. J. Bot.* 49:1627–1636.
- LARSON, J. S., AND R. D. TABER. 1980. Criteria of sex and age. Pages 143–202 in S. D. Schemnitz, ed. *Wildlife management techniques manual*. The Wildl. Soc. Washington, D.C.
- MCNAUGHT, D. A. 1987. Wolves in Yellowstone?—park visitors respond. *Wildl. Soc. Bull.* 15:518–521.
- MECH, L. D. 1966. The wolves of Isle Royale. U.S. Natl. Park Serv., Fauna Ser. 7. 210pp.
- . 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. *Proc. Int. Congr. Game Biol.* 11:315–322.
- , AND L. D. FRENZEL, JR., EDITORS. 1971. Ecological studies of the eastern timber wolf in northeastern Minnesota. U.S. For. Serv. Res. Pap. NC-52. 62pp.
- , AND P. D. KARNS. 1977. Role of the wolf in a deer decline in the Superior National Forest. U.S. For. Serv. Res. Pap. NC-148. 23pp.
- , R. E. MCROBERTS, R. O. PETERSON, AND R. E. PAGE. 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *J. Anim. Ecol.* 56:615–627.
- MESSIER, F., AND M. CRETE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65:503–512.
- NATIONAL OCEANIC AND ATMOSPHERIC ADMINISTRATION. 1985–91. Climatological data, Montana. Nat. Clim. Data Cent., Asheville, N.C. 88–94.
- NELSON, M. E., AND L. D. MECH. 1986a. Mortality of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *J. Wildl. Manage.* 50:691–698.
- , AND ———. 1986b. Relationship between snow depth and gray wolf predation on white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 50:471–474.
- PAQUET, P. C. 1992. Prey use strategies of sym-

- FLOOK, D. R. 1970. Causes and implications of an observed sex differential in the survival of wapiti. *Can. Wildl. Serv. Rep.* 11. 71pp.
- FRITTS, S. H., AND L. D. MECH. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* 80. 79pp.
- FULLER, T. K. 1991. Effect of snow depth on wolf activity and prey selection in north central Minnesota. *Can. J. Zool.* 69:283-287.
- GASAWAY, W. C., R. O. STEPHENSON, J. L. DAVIS, P. E. K. SHEPHERD, AND O. E. BURRIS. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. *Wildl. Monogr.* 84. 50pp.
- HUGGARD, D. J. 1992. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. II. Age, sex, and condition of elk. *Can. J. Zool.* 71:140-147.
- KELLERT, S. R. 1985. Public perceptions of predators, particularly the wolf and coyote. *Biol. Conserv.* 31:167-189.
- . 1987. The public and the timber wolf in Minnesota. *Anthrozoos* 1:100-109.
- KOLENOSKY, G. B. 1972. Wolf predation on wintering deer in east-central Ontario. *J. Wildl. Manage.* 36:357-369.
- and home range changes in a colonizing wolf population. Pages 349-366 in R. B. Keiter and M. S. Boyce, eds. *The greater Yellowstone ecosystem: redefining America's wilderness heritage.* Yale Univ. Press. New Haven, Conn.
- , AND U. I. MATTSON. 1982. Wolf status in the northern Rockies. Pages 362-381 in F. H. Harrington and P. C. Paquet, eds. *Wolves of the world.* Noyes Publ., Park Ridge, N.J. 474pp.
- STELFOX, J. G. 1969. Wolves in Alberta: a history 1800-1969. *Alberta Lands—For.—Parks—Wildl.* 12:18-27.
- STENLUND, M. H. 1955. A field study of the timber wolf (*Canis lupus*) on the Superior National Forest, Minnesota. *Minnesota Dep. Conserv. Tech. Bull.* 4. 55pp.
- TABER, R. D., K. RAEDEKE, AND D. A. MCCAUGHRAN. 1982. Population characteristics. Pages 279-298 in J. W. Thomas and D. E. Toweill, eds. *Elk of North America: ecology and management.* Stackpole Books, Harrisburg, Pa.
- , AND C. J. COOPER. 1987. Ecology and management of sympatric wolves and coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. *J. Mammal.* 73:337-343.
- PETERSON, R. O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. *U.S. Natl. Park Serv., Sci. Monogr.* 11. 210pp.
- , J. D. WOOLINGTON, AND T. N. BAILEY. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildl. Monogr.* 88. 52pp.
- PIMLOTT, D. H., J. A. SHANNON, AND G. B. KOLENOSKY. 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park. *Ontario Dep. Lands and For. Res. Rep.* 87. 92pp.
- PLETSCHER, D. H., R. R. REAM, R. DERMACHI, W. G. BREWSTER, AND E. E. BANGS. 1991. Managing wolf and ungulate populations in an international ecosystem. *Trans. North Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.* 56:539-549.
- RACHAEL, J. 1992. Mortality and seasonal distribution of white-tailed deer in an area recently recolonized by wolves. M.S. Thesis, Univ. Montana, Missoula. 115pp.
- REAM, R. R., M. W. FAIRCHILD, D. K. BOYD, AND D. H. PLETSCHER. 1991. Population dynamics
- TUCKER, P., AND D. H. PLETSCHER. 1989. Attitudes of hunters and residents toward wolves in northwestern Montana. *Wildl. Soc. Bull.* 17:509-514.
- UPTON, G. J. G. 1978. *The analysis of cross-tabulated data.* John Wiley and Sons, New York, N.Y. 148pp.
- U.S. FISH AND WILDLIFE SERVICE. 1987. Northern Rocky Mountain wolf recovery plan. U.S. Fish and Wild. Serv., Denver, Colo. 119pp.
- VERME, L. J., AND D. E. ULLREY. 1984. Physiology and nutrition. Pages 91-118 in L. K. Halls, ed. *White-tailed deer: ecology and management.* Stackpole Books, Harrisburg, Pa.
- WHITE, P. A., AND D. K. BOYD. 1989. A cougar, *Felis concolor*, kitten killed and eaten by gray wolves, *Canis lupus*, in Glacier National Park, Montana. *Can. Field-Nat.* 103:408-409.

Received 30 July 1992.

Accepted 9 November 1993.

Associate Editor: Buskirk.