

## Prédation et dynamique de population d'orignaux : critique

### PREDATION AND MOOSE POPULATION DYNAMICS: A CRITIQUE

STAN BOUTIN, Department of Zoology, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9, Canada

J. WILDL. MANAGE., (1992), vol. 56(1) :116-127

#### Résumé

L'acceptation générale de la prédation comme principal facteur limitant et/ou régulateur des populations d'orignaux (*Alces alces*) est prématurée car les hypothèses n'ont pas été examinées, les **hypothèses alternatives** n'ont pas été prises en compte de la même manière et des expériences adéquates n'ont pas été menées. J'ai évalué les informations empiriques disponibles pour évaluer le rôle de la prédation dans la dynamique des populations d'orignaux d'Amérique du Nord. Les études qui ont estimé les pertes d'orignaux adultes dues aux loups (*Canis lupus*), ou qui ont suivi les pertes par radio-télémétrie, indiquent que la prédation par les loups est un facteur limitant d'une ampleur égale ou inférieure à d'autres sources de mortalité (en particulier la chasse). Trois études ont montré que les ours bruns (*Ursus arctos*) et noirs (*Ursus americanus*) peuvent prendre 50% des faons et que ces pertes représentent le facteur de mortalité le plus important. Les taux de prédation par les loups ou les ours ne semblent généralement pas dépendre de la densité. La réduction expérimentale du nombre de loups a entraîné une augmentation du taux de survie des faons dans deux cas sur cinq, mais une augmentation significative de la densité dans un seul cas. Les ours ont été éliminés dans 3 cas et la survie des faons a été améliorée dans chaque cas. J'ai passé en revue 4 hypothèses concernant les prédateurs et les orignaux et j'ai décrit leurs prédictions spécifiques. À l'heure actuelle, les données empiriques sont insuffisantes pour tester l'une d'entre elles, et deux expériences sont nécessaires pour y parvenir. Dans un cas, il faudrait réduire les densités d'orignaux et dans l'autre, éliminer les ours et les loups ; dans les deux cas, il faudrait surveiller l'évolution de la population d'orignaux.

#### INTRODUCTION

L'effet de la prédation sur la dynamique des populations d'ongulés continue à faire l'objet d'un débat considérable. La prédation a été décrite comme exerçant un **contrôle important** (Keith 1974), comme le **facteur limitant** (Bergerud et al. 1983, Bergerud et Snider 1988, Larsen et al. 1989) et comme le **facteur régulateur** des populations d'ongulés d'Amérique du Nord (Messier et Crete 1985, Van Ballenberghe 1987, Ballard et al. 1990). D'autres affirment que les preuves de la prédation en tant que facteur de régulation sont faibles (Sinclair 1989). Ballard et al. (1990 : 39) ont résumé deux études récentes sur le rôle de la prédation dans la dynamique des populations d'orignaux d'Amérique du Nord en déclarant : « Presque toutes les études, sinon toutes, ont suggéré que la prédation peut réguler et régule souvent l'orignal à des niveaux inférieurs à la capacité de charge alimentaire ». Contrairement à Ballard et al. (1990), je soutiens que les effets de la prédation sur les populations d'orignaux restent flous parce que les **hypothèses** n'ont pas été examinées de manière adéquate, que les **hypothèses alternatives** n'ont pas reçu la même attention, que les prédictions des hypothèses concurrentes n'ont pas été clairement énoncées et que des expériences adéquates n'ont pas été menées.

J'évalue ici les hypothèses et les interprétations des études empiriques qui affirment que la prédation limite ou régule les populations d'originaux, j'éluclide les prédictions des **hypothèses concurrentes** concernant les effets des prédateurs sur la dynamique des populations d'originaux, j'évalue si les informations empiriques disponibles sont suffisantes pour tester l'une ou l'autre de ces hypothèses, et j'expose les expériences supplémentaires qui sont nécessaires. J'ai limité mon analyse à l'original. Le rôle de la prédation dans la dynamique du caribou (*Rangifer tarandus*) a été examiné ailleurs (Bergerud 1988). Cependant, plusieurs des problèmes, des hypothèses et des prédictions que j'expose s'appliquent également au caribou. Mon intention est de faire une critique constructive dans l'idée qu'une évaluation claire des connaissances actuelles, ainsi qu'une déclaration explicite des prédictions issues d'hypothèses alternatives, aideront à concentrer les efforts de recherche et de gestion dans le futur.

Je remercie A. R. E. Sinclair, J. P. Ouellet, L. B. Keith, S. D. Albon, J. M. Fryxell, B. R. Thomas et deux évaluateurs anonymes pour leurs commentaires utiles sur les premières versions du manuscrit. R. E. Page m'a gentiment montré des données inédites de l'île Royale. Ce travail a été soutenu par un Natural Sciences and Engineering Research Council Operating Grant.

## Terminologie et approche

Keith (1974 :24) a fourni les lignes directrices suivantes pour évaluer l'importance relative d'un facteur susceptible d'affecter les populations : identifier son (ses) effet(s) démographique(s) immédiat(s) et comparer son impact avec d'autres facteurs ; décrire son interaction avec d'autres facteurs en termes d'effets additifs, compensatoires ou modificateurs ; et caractériser son action par rapport à la densité de la population. La prédation inflige évidemment des pertes à une population. Son impact peut être quantifié par le degré d'altération de la croissance de la population, qui peut être comparé à d'autres facteurs. La plupart des études ne mesurent pas les changements dans la croissance de la population mais plutôt les pertes dues à la prédation. Cependant, comme le souligne Keith (1974), il est important de déterminer comment les facteurs interagissent entre eux car ils peuvent être **compensatoires** (un changement dans l'ampleur d'un facteur produit le changement opposé dans l'ampleur d'un autre facteur, de sorte que leur effet combiné sur la population reste inchangé) ou **additifs** (les effets de deux facteurs s'additionnent). Nous devons savoir si les prédateurs tuent des animaux qui, sans eux, se seraient ajoutés à la population et si, ce faisant, ils ont diminué la croissance de la population. Il est difficile de détecter les effets interactifs en l'absence de manipulation expérimentale. Enfin, nous souhaitons savoir si les taux de prédation varient en fonction des densités d'originaux et s'ils sont limitatifs et/ou régulateurs.

Sinclair (1989 : 199 ; voir aussi Messier 1991) définit les facteurs limitants et régulateurs comme suit. Un **facteur limitant** est un facteur qui provoque un changement dans la production ou la perte de population. La prédation doit être un facteur limitant selon cette définition, et ce seul facteur n'est pas très instructif. Il est plus utile de quantifier ces pertes en fonction de la réduction de la croissance de la population. En raison d'effets compensatoires potentiels, les pertes dues à la prédation peuvent ne pas se traduire directement par des réductions de la croissance de la population, et nous devons quantifier l'effet de la prédation en termes de changements réels dans la **croissance de la population**. Historiquement, la notion de **facteurs limitants** provient de la chimie et de la

physique, où un seul facteur limite le taux d'une réaction, mais en écologie des populations, il est probable qu'un certain nombre de facteurs peuvent être limitants en même temps (Watson et Moss 1970).

**Un facteur de régulation** est un facteur qui a le potentiel de ramener une population à l'équilibre après qu'elle ait été perturbée. Ces facteurs dépendent de la densité et tendent à maintenir les populations dans des fourchettes de densité normales (Messier 1991). L'ampleur d'un facteur de régulation est une fonction directe de la densité de la population. Ce n'est pas nécessairement le cas pour les facteurs limitants. La prédation dépend de la densité si la proportion de la population de proies qui est tuée augmente avec l'augmentation de la densité des proies.

On peut évaluer le degré de limitation imposé par un facteur en étudiant une population à une densité unique et en respectant les critères énoncés par Keith (1974), ou en supprimant expérimentalement le facteur en question et en observant les changements subséquents dans la densité de la population par rapport aux zones de contrôle. Cependant, des populations de densité variable sont nécessaires pour déterminer si un facteur est régulateur, et si nous voulons prédire comment les populations changeront dans de nouvelles conditions, nous devons savoir comment l'impact des facteurs limitants et régulateurs est affecté par la densité de la population.

Cette étude est organisée comme suit : une évaluation des données empiriques à l'aide des lignes directrices de Keith (1974), un bref examen des hypothèses actuelles qui intègrent la prédation comme un facteur important dans la dynamique des populations d'originaux, un énoncé explicite des prédictions de ces hypothèses et une dernière section sur les tests des prédictions à l'aide des données empiriques. J'ai divisé les études de terrain en quatre types : estimation des pertes dues à la prédation par des méthodes indirectes, suivi de la mortalité par radio-télémetrie, élimination des prédateurs et études d'observation à long terme des prédateurs et des proies. Aucun type d'étude ne dispose d'informations suffisantes pour tester toutes les hypothèses concurrentes. Il est donc plus utile d'examiner chaque groupe quant à l'importance de la prédation par rapport à d'autres facteurs dans la dynamique de la population d'originaux, puis d'utiliser les informations provenant de toutes les études pour tester les hypothèses concurrentes.

## **Études empiriques de la prédation sur l'original**

---

### **Estimations indirectes des pertes dues à la prédation**

Dans ces études, les pertes dues à la prédation ont été déterminées en estimant le taux annuel de mortalité par les prédateurs (les loups dans tous les cas) et en le comparant à d'autres pertes et gains dans les populations d'originaux. Dans tous les cas, les taux de reproduction ont été considérés comme adéquats pour produire une augmentation de la population. Les pertes d'originaux au profit des loups ont été estimées en calculant les besoins énergétiques des populations de loups et en les convertissant en équivalents originaux. Les besoins énergétiques ont été calculés à partir des taux de prédation en hiver ou par extrapolation à partir d'études en captivité, et la proportion d'originaux dans le régime alimentaire des loups a été déterminée par l'analyse des excréments.

*Alberta.* Fuller et Keith (1980) ont estimé que les loups tuaient 15% d'une population d'orignaux adultes et ont soutenu que c'était la principale limitation de cette population parce qu'elle correspondait étroitement au taux de recrutement potentiel (19%). **Cependant, ils ont exagéré l'importance de la prédation par les loups.** Dix pour cent de la population adulte a été perdue à cause de la chasse, ce qui n'est pas inférieur à la perte de 15% due à la prédation des loups. Ce dernier chiffre est probablement surestimé puisque seulement 9% des adultes munis d'un collier radio ont été tués par des loups. Bien qu'ils aient suggéré que la prédation et d'autres sources de mortalité étaient **compensatoires** dans une certaine mesure (certains des orignaux tués par les loups étaient affaiblis de diverses manières), ils n'ont pas révisé l'impact de la prédation à la baisse en conséquence. De plus, Hauge et Keith (1981) ont estimé que les loups ont éliminé 21% (29% de la mortalité totale) de la population estimée de faons de juin (2 356 individus). Ils ont également calculé que 1 122 ou 1 040 orignaux adultes et jeunes d'un an mouraient chaque année dans la zone d'étude et que la population était stable ou en léger déclin. Cela signifie que 31 à 35% supplémentaires de la population de faons de juin (739 à 821 individus) ont dû disparaître. Cette perte n'a pas été prise en compte, bien que les auteurs aient suggéré que les ours aient pu enlever un pourcentage inconnu. En tout état de cause, cette perte inexplicée était plus importante que la perte due à la prédation par les loups. Il semblerait donc qu'il y ait eu des facteurs de mortalité d'une ampleur égale ou supérieure à la prédation par les loups, et l'affirmation selon laquelle les loups étaient le principal facteur limitant de cette population d'orignaux ne semble pas justifiée.

*Ontario.* Bergerud et al. (1983) ont soutenu que les orignaux du parc national de Pukaskwa, en Ontario, étaient limités par la prédation des loups. Ils ont expliqué **1)** que les populations d'orignaux étaient restées stables ou avaient légèrement diminué pendant 5 ans, **2)** que les loups s'attaquaient presque exclusivement aux orignaux dans la région, **3)** que le nombre estimé d'orignaux pris par les loups était supérieur au nombre de faons présents en février, et **4)** que le faible taux de survie des faons semblait être l'explication de l'absence d'augmentation. Ils ont conclu que les loups étaient le principal facteur limitant. Leurs arguments sont largement déductibles car ils n'ont pas mesuré les taux de prédation par les loups, ni les pertes dues à tout autre facteur d'ailleurs. D'autres aspects de l'étude ont également été remis en question (Thompson et Peterson 1988), de sorte que leurs conclusions doivent être considérées comme des hypothèses.

*Québec.* Dans une étude qui constitue l'une des tentatives les plus approfondies d'évaluation de toutes les causes de mortalité et de leurs interactions, Messier et Crete (1985) ont calculé les pertes dues à diverses sources de mortalité pour trois populations d'orignaux au Québec. Dans la population soumise à une faible pression de chasse, la prédation par le loup était la principale source de mortalité (19,3% de la population totale). Dans les populations où la chasse a éliminé 22,2-23,7%, les loups n'ont éliminé que 6,1-10,7%. Les pertes dues aux ours ont été estimées à 1,5-5%. Ils ont constaté que 27% des orignaux adultes tués par les loups présentaient des niveaux de moelle osseuse indiquant une malnutrition, ce qui suggère que leur estimation des taux de prédation de 2 à 10% sur les adultes peut avoir eu une composante compensatoire. Ils ont également calculé que la population de faons devait être réduite de 20 à 25% en plus des pertes calculées dues aux loups pour atteindre les ratios faons/femelles de janvier. Ils ont estimé la prédation par les ours à 5-15%, bien qu'il n'y ait

que des traces de faons d'originaux trouvés dans les excréments d'ours collectés dans la région. Quoiqu'il en soit, 5 à 20% des pertes de faons sont restées inexplicables.

*Alaska.* Ballard et al. (1987) ont calculé des pertes dues aux loups de 4 et 6% au cours de 2 années différentes pour la population d'originaux de Nelchina (centre-sud de l'Alaska), bien en dessous des taux de recrutement estimés à 19 et 24%. Les populations de loups avaient été fortement exploitées avant leur étude. Dans les populations de l'intérieur de l'Alaska qui avaient subi des déclinés importants, Gasaway et al. (1983) ont calculé que les loups avaient prélevé 13-34% de la population d'originaux pendant l'hiver 1973-75 et la plupart des faons produits au cours des étés précédents. Ils ont utilisé les taux de prédation minimum et maximum par meute obtenus dans la littérature et les ont multipliés par le nombre de meutes dans la zone d'étude pour estimer le taux d'abattage total. Les taux de prédation des loups étaient bien supérieurs au taux de recrutement potentiel de la population, qui est de 9 à 14%.

En **résumé**, les études ci-dessus ont calculé des pertes annuelles dues aux loups de 4 à 34% de la population d'originaux adultes et de 14 à 38% de la production annuelle de faons. La prédation par les loups était le facteur limitant majeur (ayant la plus grande magnitude) dans 2 des 7 populations (Gasaway et al. 1983, zone H de Messier et Crete 1985). Dans toutes les autres populations, elle était soit relativement mineure (Ballard et al. 1987), soit égale à d'autres facteurs (Fuller et Keith 1980, Messier et Crete 1985), soit non mesurée (Bergerud et al. 1983). Seuls Messier et Crete (1985) ont pu répondre à la question de savoir si la prédation des loups variait avec la densité et ils ont conclu qu'elle dépendait de la densité.

En général, ces études souffrent des **limitations** suivantes. La **réponse fonctionnelle** (animaux tués/prédateur) a été calculée sur la base des besoins énergétiques et la proportion d'originaux dans le régime alimentaire a été déterminée par l'analyse des excréments en été ou par l'observation directe des animaux tués en hiver. Dans tous les cas, pour calculer le nombre d'originaux tués, la proportion d'originaux dans le régime alimentaire en été a été présentée comme une valeur unique. Il est évident que cette valeur a dû varier dans les excréments et qu'une estimation de cette variance aurait dû être présentée. Il en va de même pour les estimations de la densité des prédateurs (**réponse numérique**). Sans une certaine mesure de la variance, il n'est pas possible d'utiliser des méthodes statistiques objectives pour comparer la précision des estimations dans chaque étude, ou pour déterminer si des changements sont intervenus dans les estimations. Messier et Crete (1985) ont abordé ce problème en utilisant trois indices différents pour mesurer la densité des prédateurs, mais ils ont tout de même conclu que l'erreur dans les estimations des taux de prédation pouvait être de 15 à 30%. Bien que toutes les études aient abordé la question des interactions potentielles entre les facteurs de mortalité, seuls Gasaway et al. (1983) et Messier et Crete (1985) ont fourni des estimations plus basses des taux de prédation en tenant compte de la compensation. Enfin, à l'exception de Ballard et al. (1987), la prédation par les ours n'a pas été mesurée, mais a été estimée comme étant inférieure aux pertes dues aux loups. Il s'agit peut-être d'une sous-estimation (voir b-faible).

## Estimations radio-téléométriques des pertes dues à la prédation

Le suivi des proies par radio-téléométrie est une méthode plus directe pour mesurer les pertes avant la mise bas. Les ours ont pris 34 à 52% et les loups 1 à 18% des faons marqués par radio dans les populations de l'Alaska et du Yukon (Franzmann et al. 1980, Ballard et al. 1981, Larsen et al. 1989, Ballard et al. 1990, Schwartz et Franzmann 1990). Dans tous les cas, la prédation par l'ours était la principale source de mortalité des jeunes, et Larsen et al. (1989) ont conclu que la prédation par l'ours était le principal facteur limitant la croissance de la population d'originaux qu'ils ont étudiée. Malheureusement, aucune de ces études n'a abordé la question des effets d'interaction entre la prédation et les autres causes de mortalité des faons. Aucune, par exemple, n'a examiné les masses corporelles des faons à la naissance comme indice de viabilité (Clutton-Brock et al. 1987), ni comparé les masses corporelles des faons qui ont survécu à celles des faons tués par les prédateurs pour déterminer si les pertes ont pu être compensées.

La prédation sur les adultes munis d'un collier émetteur était inférieure aux chiffres ci-dessus pour les faons munis d'un collier émetteur. Dans deux études, les loups et les ours ont pris <4% des femelles adultes (Larsen et al. 1989, Bangs et al. 1989). Hauge et Keith (1981) ont enregistré des pertes de 9% au profit des loups, et Gasaway et al. (1983) ont mesuré des pertes de 20% sur 3 ans. A l'exception de Gasaway et al. (1983), ces pertes étaient égales ou inférieures aux pertes dues à d'autres facteurs (tels que la chasse) ; et les pertes d'adultes munis de colliers par les loups étaient toujours inférieures aux pertes calculées par des méthodes indirectes (Fuller et Keith 1980, Hauge et Keith 1981, Larsen et al. 1989, Bangs et al. 1989).

**Tableau 1.** Résumé des études qui ont estimé ou mesuré les pertes d'élan dues à divers facteurs de mortalité

| Locations <sup>b</sup> | Population killed (%) <sup>a</sup> |        |              |                 |              |       |
|------------------------|------------------------------------|--------|--------------|-----------------|--------------|-------|
|                        | Adults                             |        |              | Calves          |              |       |
|                        | Bears                              | Wolves | Other        | Bears           | Wolves       | Other |
| Alberta                |                                    | 9–15   | 10           |                 | 21           |       |
| Quebec (area H)        | 5 <sup>c</sup>                     | 10     | 3            | 15 <sup>c</sup> | 38           | 25    |
| (area M)               | 2 <sup>c</sup>                     | 5      | 22           | 5 <sup>c</sup>  | 22           | 37    |
| (area L)               | 1 <sup>c</sup>                     | 2      | 24           | 5 <sup>c</sup>  | 14           | 21    |
| Yukon                  | 10                                 | 2–9    | 14           | 44              | 18           | 6     |
| Southcentral Alaska    |                                    | 4–6    | <sup>d</sup> | 45              | 2            | 8     |
| Interior Alaska        |                                    |        |              |                 |              |       |
| before wolf removal    | 13–34                              | 10–19  |              |                 | <sup>e</sup> |       |
| during wolf removal    | 6                                  | 2      |              |                 | <sup>f</sup> |       |
| Kenai Peninsula        |                                    |        |              | 40              | 6            | 8     |
| Kenai Peninsula        |                                    | 8–10   |              |                 |              |       |
| Kenai Peninsula        | 1                                  | 1      | 1            |                 |              |       |

<sup>a</sup> Les valeurs en blanc indiquent qu'aucune information n'est disponible.

<sup>b</sup> Correspond chronologiquement aux études suivantes : Hauge et Keith 1981, Messier et Crete 1985, Larsen et al. 1989, Ballard et al. 1981 et Ballard et al. 1990, Gasaway et al. 1983, Franzmann et al. 1980, Van Ballenberghe 1987, Bangs et al. 1989.

<sup>c</sup> Estimations brutes faites par les auteurs.

<sup>d</sup> Les pertes réelles en pourcentage de la population n'ont pas été calculées, mais le taux de survie des femelles était élevé (92%), sauf les années où les hivers étaient rigoureux ; 8 des 11 mortalités pour lesquels la cause de la mort a pu être déterminée étaient dus à des prédateurs, 10 sont morts de causes inconnues. La chasse est responsable de la plupart (14 cas sur 16) de la mortalité des mâles adultes et des mâles d'un an.

<sup>e</sup> On pense que les loups ont éliminé la plupart des faons.

<sup>f</sup> Le taux de survie a été multiplié par 2,4.

Dans l'ensemble, les études empiriques examinées jusqu'à présent suggèrent que la prédation par les loups est un facteur limitant dont l'ampleur n'est pas supérieure à celle d'autres facteurs (Tableau 1). Les pertes dues aux loups étaient égales ou inférieures aux autres sources de mortalité dans tous les cas sauf 2. La chasse a éliminé une grande partie de

la population adulte dans un certain nombre de cas, et la prédation par les ours a été le principal facteur limitant la survie des faons dans les 3 cas où elle a été mesurée. Les études de radio-télémetrie ont donné le résultat intéressant que les pertes de faons par les ours étaient très élevées. Cette dernière source de mortalité a reçu peu d'attention dans les études précédentes et peut avoir été sous-estimée. Si la prédation par l'ours est une mortalité **additive**, elle pourrait constituer le facteur limitant le plus important pour les populations d'originaux concernées, mais l'évaluation des effets interactifs des facteurs de mortalité sur la survie des faons est difficile et pourrait n'être possible que par l'élimination expérimentale des prédateurs.

### Réduction expérimentale de loups et d'ours

J'ai trouvé 5 études dans lesquelles des loups et/ou des ours ont été retirés et des changements dans la survie des jeunes originaux, mesurée par les ratios faons/femelles, ont été suivis (Tableau 2). Trois de ces études ont rapporté des augmentations dans les ratios faons/femelles qui ont augmenté de 1,6 à 2,4 fois après la réduction des prédateurs. Sur les 4 études qui ont mesuré les changements dans la densité des originaux, une seule a enregistré une augmentation. Gasaway et al. (1983) apportent la preuve que les loups peuvent limiter les densités d'originaux. Les ratios faon/femelle ont été multipliés par 2,4 et la population d'originaux a doublé dans les zones où les loups ont été retirés, alors qu'il n'y a pas eu de changement dans les zones de contrôle. Gasaway et al. (1983) soulignent que la réponse qu'ils ont observée était probablement maximale parce que le retrait des loups a été effectué pendant les années où les hivers étaient doux et où les ours n'étaient pas des prédateurs importants dans le système. Dans une autre étude en Alaska, les ratios faons/femelles n'ont pas changé après la réduction du nombre de loups (Ballard et al. 1987), mais ils ont augmenté lorsque les ours ont également été retirés (Ballard et Miller 1990). Cependant, ces résultats étaient équivoques dans la mesure où les données de recensement et de composition par sexe et âge indiquaient une augmentation de la survie des faons, alors que ce n'était pas le cas dans un échantillon de faons munis de colliers émetteurs (voir Ballard et al. 1990 : 20).

**Tableau 2.** Réponses démographiques des originaux au retrait des prédateurs

| Study                     | Predator removed <sup>a</sup> | Initial prey density (no. km <sup>2</sup> ) | Relative changes in |                 |
|---------------------------|-------------------------------|---|---------------------|-----------------|
|                           |                               |   | Calf/cow ratios     | Population size |
| Gasaway et al. (1983)     | W (3)                         | 0.2   | 2.4 fold            | 1,306–3,233     |
| Stewart et al. (1985)     | B (2)                         | 0.7   | 2.0 fold            |                 |
| Crete and Jolicœur (1987) | W (4)                         | 0.5   | 0                   | no change       |
|                           | B (3)                         |   | 0                   | no change       |
| Ballard et al. (1987)     | W (3)                         | 0.7   | 0                   | no change       |
|                           | W&B (1)                       |   | 1.6 fold            |                 |
| Larsen et al. (1989)      | W (4)                         | 0.2   | 0                   | no change       |

<sup>a</sup> W = loup,

<sup>b</sup> = ours ; les chiffres entre parenthèses représentent le nombre d'années pendant lesquelles les prédateurs ont été éliminés.

Les résultats des études de prélèvement sont cohérents avec l'hypothèse selon laquelle la prédation limite l'augmentation de la population et que la prédation sur les faons est **additive**. Lorsque les ours et les loups sont présents, le retrait des loups a peu d'effet sur la survie des faons. Des informations anecdotiques indiquent que les populations d'orignaux en Alaska ont augmenté pendant les périodes d'empoisonnement et de piégeage des loups, mais des changements dans d'autres facteurs peuvent également avoir été impliqués (voir Ballard et Larsen 1987, Van Ballenberghe 1987, Ballard et al. 1990 pour des analyses). Il n'y avait pas de zones de contrôle dans lesquelles les loups n'avaient pas été retirés.

### Études d'observation à long terme des orignaux et des loups

L'étude à long terme des orignaux et des loups sur l'île Royale est unique en Amérique du Nord car la population n'a pas subi d'intervention humaine (Peterson 1977, Peterson et Page 1983, Peterson et al. 1984a, Peterson et Page 1988). Les orignaux et les loups ont connu d'importantes fluctuations au cours de l'étude. Actuellement, on suppose que les loups et les orignaux coexistent dans un **cycle limite stable** (les densités de population oscillent avec une période de 30-40 ans) ; le rôle des loups est **secondaire** par rapport aux interactions orignaux-végétation ou orignaux-météo (Mech et al. 1987, mais voir Messier 1991 pour un point de vue alternatif). Le taux de prédation serait lié à la condition de l'original, de sorte que les orignaux nés dans des conditions de pénurie alimentaire ou d'hivers rigoureux seraient plus vulnérables aux loups que les adultes. Ce phénomène est censé créer un décalage dans le temps qui pourrait générer des cycles de limitation. Les informations disponibles indiquent que les fortes densités de loups ne conduisent pas à des proportions plus élevées de la population d'orignaux tués, et que le début des déclin n'est pas dû aux prédateurs (Peterson et Page 1988).

L'une des plus grandes questions concernant l'étude de l'Isle Royale est sa généralité. Les principales différences entre cette étude et les autres sont qu'elle est menée sur une île, qu'il n'y a pas d'ours et qu'il n'y a pas de chasse. Il est clair que les densités de loups, les densités d'orignaux et les taux de prédation sont beaucoup plus élevés sur l'Isle Royale (voir Fig. 2). Peterson et Page (1988) ont rejeté l'idée que les fortes densités d'orignaux et de loups étaient dues à une réduction de la dispersion. Les prélèvements importants de loups et d'orignaux par l'homme dans la plupart des régions continentales peuvent être une autre explication (voir Bergerud et Snider, 1988 et Thompson et Peterson 1988 pour d'autres) des différences entre l'île Royale et les régions continentales.

## Quatre hypothèses

### Hypothèse de la limitation des prédateurs

Cette hypothèse stipule que les changements de densité des orignaux sont le résultat d'une variété de facteurs (prédation, sévérité de l'hiver, chasse) mais, dans la plupart des cas, la prédation est le facteur principal qui limite la densité des orignaux (Keith 1974, Gasaway et al. 1983). Selon **l'hypothèse de la limitation des prédateurs**, les dynamiques des populations d'orignaux sont mieux expliquées par un modèle de non-équilibre (le modèle de fluctuation récurrente décrit par Van Ballenberghe 1987). En d'autres termes, les densités d'orignaux ne reviennent pas à un certain niveau après une perturbation. Tout mécanisme de rétroaction dépendant de la densité entre les prédateurs et les proies est considéré comme faible au mieux (Gasaway et al. 1983). Van Ballenberghe (1987) a suggéré que cette hypothèse s'applique aux systèmes où les loups et les orignaux représentent un **système 1 proie-1**



**prédateur.** Le modèle a également été proposé pour expliquer des situations où les populations de loups et d'originaux ont été fortement manipulées (Gasaway et al. 1983).

### **Hypothèse de régulation des prédateurs**

Cette hypothèse stipule que la prédation agit pour **réguler** les densités d'originaux autour d'un équilibre de faible densité. Van Ballenberghe (1987) a suggéré que ce phénomène est le plus probable là où les loups et les ours sont présents. Les éléments clés de cette hypothèse sont que les dynamiques de la population d'originaux correspondent à un modèle d'équilibre (après une perturbation, la population revient aux niveaux antérieurs à la perturbation), **et que la prédation est régulatrice (dépendante de la densité).**

### **Hypothèse de la fosse à prédateurs**

Messier et Crete (1985) et d'autres (Bergerud et al. 1983) supposent que la dynamique de la population d'originaux peut correspondre à **l'hypothèse de la fosse à prédateurs** ou des équilibres multiples, proposée par Haber (1977). La prédation est censée réguler les densités d'originaux autour d'un équilibre stable de faible densité, mais les populations échappent parfois à cette régulation lorsque les densités dépassent un seuil. Le système atteint alors un équilibre supérieur où les densités sont régulées par la compétition pour la nourriture. Le point important de cette hypothèse est que les pertes de prédateurs dépendent de la densité lorsque les densités d'originaux sont faibles ou intermédiaires, mais qu'elles dépendent inversement de la densité lorsque les densités d'originaux sont élevées.

### **Hypothèse du cycle limite stable**

Peterson et Page (1983) ont émis l'hypothèse que les originaux et les loups présentent des cycles limites stables d'une durée de 30 à 40 ans. **La vulnérabilité des cohortes d'originaux à la prédation est supposée dépendre des conditions nutritionnelles ou d'enneigement hivernal passées** (Mech et al. 1987), produisant des décalages temporels qui génèrent des cycles (Peterson et al. 1984b). **On suppose que les cohortes nées après des hivers de neige épaisse ou au cours d'années de forte densité (faibles ressources/individu) restent vulnérables à la prédation tout au long de leur vie adulte, alors que les cohortes nées dans de bonnes conditions sont moins vulnérables.** À l'exception de l'hypothèse du cycle limite stable, ces hypothèses considèrent que la plupart des densités d'originaux sont bien inférieures au niveau où la disponibilité de la nourriture influe sur la densité. Les preuves utilisées pour soutenir cet argument sont que les taux de reproduction sont élevés (Fuller et Keith 1980, Bergerud et al. 1983, Van Ballenberghe 1987), qu'il n'y a pas de preuve de famine (Messier et Crete 1984), et que les densités peuvent atteindre des niveaux beaucoup plus élevés dans certaines zones (Crete 1987, Bergerud et al. 1983). Cependant, si **l'hypothèse du cycle limite stable** est correcte, les effets de l'approvisionnement en nourriture devraient être plus subtils qu'une famine pure et simple. **Des hivers relativement rigoureux pourraient avoir des effets à long terme en modifiant la croissance, la production et la vulnérabilité de certaines cohortes.** Lorsque ces cohortes arrivent à maturité, elles peuvent avoir des effets démographiques importants (Albon et al. 1987, Mech et al. 1987). Si ce phénomène se produit, l'interaction entre la condition animale et la vulnérabilité à la prédation doit être examinée avec soin.

## Prédiction

Trois expériences sont nécessaires pour tester les prédictions qui découlent de chacune des quatre hypothèses (Tableau 3). La **première** consisterait à surveiller la densité et les pertes dues aux facteurs de mortalité des populations d'originaux avec des densités différentes de prédateurs et de **proies alternatives**. L'hypothèse de la limitation des prédateurs prédit que les pertes dues à la prédation seront suffisamment importantes pour stopper l'augmentation de la population, et que ces taux seront inversement dépendants ou indépendants de la densité. Les hypothèses Predator Regulation et Predator-Pit prédisent que les taux de prédation devraient dépendre de la densité dépendance pour des densités d'originaux faibles à intermédiaires et inversement dépendre de la densité dépendance pour des densités élevées. **L'hypothèse du cycle limite stable prédit que les taux de prédation devraient être indépendants de la densité.** Elle prédit également qu'une certaine mesure de la condition actuelle de l'animal, ou des conditions environnementales au début de la vie, devrait montrer des relations plus fortes avec les taux de prédation que la densité en soi.

**Tableau 3.** Prédications des hypothèses pour expliquer la dynamique de la population d'originaux

|  | Hypotheses <sup>a</sup>     |                             |                                  |  |
|--|-----------------------------|-----------------------------|----------------------------------|--|
|  | PLH                         | PRH                         | PPH                              | SLCH   |
| <b>Experiment 1</b>  |                             |                             |                                  |  |
| Under variable ecological conditions   |                             |                             |                                  |  |
| A. At low to intermediate moose densities the proportion killed by predators will be | inversely density dependent | density dependent           | density dependent                | dependent on condition; not density              |
| B. At high densities the proportion killed will be                                   | inversely density dependent | inversely density dependent | inversely density dependent      | inversely density dependent                      |
| C. Densities will show   | fluctuations                | a low density equilibrium   | 2 equilibria (high and low)      | cycles   |
| <b>Experiment 2</b>  |                             |                             |                                  |  |
| Following experimental reduction of moose  |                             |                             |                                  |  |
| A. Proportion killed by predators will   | increase                    | decrease                    | decrease                         | depend on cohort removed <sup>b</sup>            |
| B. Moose density will  | decline                     | increase                    | decline                          | follow initial trajectory <sup>c</sup>           |
| <b>Experiment 3</b>  |                             |                             |                                  |  |
| During a sequence of predator reductions followed by predator recovery, moose will   | increase and then decline   | increase and then decline   | increase to an upper equilibrium | populations will drift out of phase <sup>d</sup> |

<sup>a</sup> PLH-Hypothèse de limitation des prédateurs, PRH-Hypothèse de régulation des prédateurs, PPH-Hypothèse prédateur-fosse, SLCH-Hypothèse de cycle limite stable.

<sup>b</sup> L'élimination des **cohortes fortes** (nées dans de bonnes conditions) augmenterait la proportion perdue au profit des prédateurs, car davantage d'individus des cohortes faibles restantes pourraient être la proie des prédateurs. L'élimination des cohortes faibles produirait l'effet inverse.

<sup>c</sup> Si les densités d'originaux sont réduites alors que la population est en augmentation, la population continuera à augmenter et vice versa si la réduction est effectuée alors que la population est en déclin.

<sup>d</sup> L'élimination à long terme d'un prédateur devrait modifier la période d'oscillation et, par conséquent, entraîner une dérive de la population expérimentale d'élangs par rapport à la population témoin.

Une **deuxième** expérience devrait consister à réduire artificiellement les populations d'originaux à des densités intermédiaires et à expérimenter des populations de prédateurs qui n'ont pas été manipulées. **L'hypothèse de la limitation des prédateurs** prédit que la proportion de la population éliminée par les prédateurs augmente à des densités de population plus faibles, et que la population de proies devrait continuer à décliner. Les

hypothèses de **régulation des prédateurs** et de **fosse à prédateurs** prévoient une réduction de la proportion de la population éliminée par les prédateurs et un retour aux densités antérieures à la réduction (c'est-à-dire à une densité d'équilibre). L'hypothèse du cycle limite stable prédit que la réaction de la population d'originaux après une réduction devrait dépendre des individus prélevés. **Le retrait des cohortes fortes devrait entraîner un nouveau déclin de la population, les prédateurs s'emparant d'une plus grande proportion des cohortes faibles restantes.** Le retrait des **cohortes faibles** devrait produire une augmentation de la population car les cohortes fortes devraient subir relativement peu de prédation.

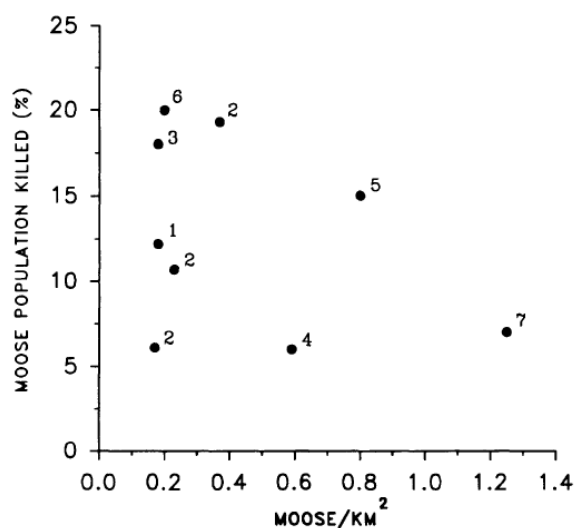
Une **troisième** expérience devrait impliquer la réduction des prédateurs, ours et loups, pendant une période suffisamment longue pour permettre à la population d'originaux d'atteindre des densités élevées. Les populations d'originaux et de prédateurs devraient ensuite suivre leur propre trajectoire. Toutes les hypothèses prévoient une augmentation de la densité des proies lorsque la réduction des prédateurs est effectuée à de faibles densités d'originaux. Cette réponse établit que la prédation est un facteur limitant, mais ce n'est pas une prédiction propre à l'une ou l'autre des hypothèses. De même, toutes les hypothèses prévoient peu ou pas de changement dans la densité d'originaux par rapport aux zones de contrôle si l'élimination est effectuée à des densités élevées d'originaux (la prédation est compensatoire à ce stade). Les seuls résultats qui permettent de départager les hypothèses se produisent lorsque l'élimination des prédateurs cesse et que les densités d'originaux atteignent des niveaux relativement élevés. **L'hypothèse de la limitation des prédateurs prédit que l'original finira par décliner en raison d'hivers rigoureux ou d'un autre facteur (Gasaway et al. 1983) et que la prédation accentuera alors ce déclin.** L'hypothèse de la régulation par les prédateurs prédit que d'original sera ramené à un niveau d'équilibre inférieur par la prédation dépendante de la densité au fur et à mesure que les populations de prédateurs se rétablissent. Ce niveau d'équilibre devrait être similaire aux niveaux antérieurs à l'expérience d'élimination. L'hypothèse de la fosse à prédateurs prédit que les densités d'originaux devraient continuer à augmenter jusqu'à un équilibre supérieur, même si les prédateurs se rétablissent (Messier et Crete 1985, Van Ballenberghe 1987). La régulation autour de cet équilibre devrait se faire par la compétition pour la nourriture en fonction de la densité, l'effet de la prédation n'étant pas important. Cette prédiction, avec une prédation dépendante de la densité à des densités d'originaux faibles à intermédiaires, est unique à l'hypothèse de la fosse à prédateurs. **L'hypothèse du cycle limite stable** prédit que l'élimination des prédateurs devrait avoir relativement peu d'effet sur les trajectoires des populations d'originaux, à moins que les éliminations ne soient effectuées pendant des périodes plus longues au cours desquelles les fluctuations des populations expérimentales et des populations de contrôle devraient se déphaser.

## Tests des prédictions

### Pertes par prédation en fonction de la densité d'orignaux

Seuls Messier et Crete (1985) ont mesuré la proportion des populations d'orignaux perdue à cause des prédateurs à différentes densités d'orignaux. Ils l'ont fait pour trois densités différentes et ont constaté que la prédation par les loups augmentait en fonction de la densité (Fig. 1). Cependant, lorsque tous les cas sont pris en compte, la relation globale entre la densité d'orignaux et le pourcentage d'orignaux tués par les prédateurs est indépendante de la densité ( $r^2 = 0,128$  ;  $P = 0,34$ ), plutôt que dépendante de la densité. Le pourcentage de la population éliminée par les loups varie considérablement (6-20%) à des densités d'orignaux d'environ 0,2 orignal/km<sup>2</sup>. Il n'y a que 3 études dans lesquelles les densités d'orignaux étaient supérieures à 0,4/km<sup>2</sup>, et dans chaque cas, les densités de loups ont été réduites par des programmes de gestion pendant ou juste avant l'étude.

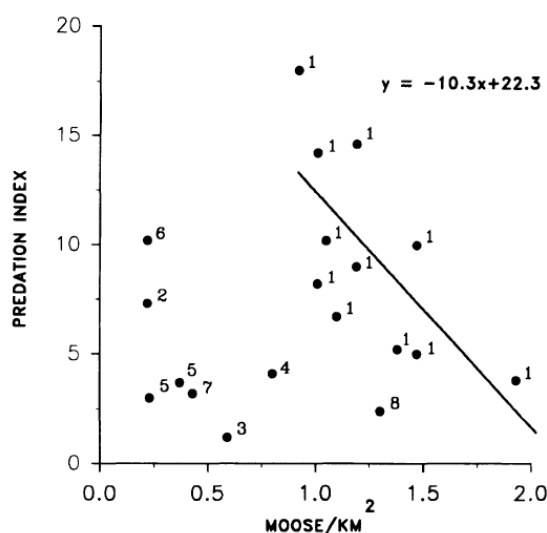
On pourrait dire que la Figure 1 soutient l'hypothèse prédateur-fosse, en ce sens qu'il existe une forte dépendance à la densité jusqu'à des densités de 0,4 orignal/km<sup>2</sup>, suivie d'une dépendance inverse à des densités plus élevées. Cependant, dans l'ensemble, les données sont inadéquates pour tester les hypothèses concurrentes, car il n'y a pas suffisamment de mesures des pertes dues à la prédation à différentes densités d'orignaux ou à partir des mêmes populations, en particulier dans des conditions de populations de prédateurs inexploitées et de fortes densités d'orignaux. En outre, la Figure 1 ne montre que les pertes dues aux loups, et il s'agit pour la plupart d'orignaux adultes. Peu de données sont disponibles pour évaluer la relation entre la prédation par les ours et la densité des orignaux, mais, à l'heure actuelle, il ne semble pas que la prédation des ours sur les jeunes orignaux soit dépendante de la densité (Franzmann et Schwartz 1986, Ballard et Larsen 1987, Boertje et al. 1988, Larsen et al. 1989, Schwartz et Franzmann 1990).



**Fig. 1.** Proportion de la population d'orignaux tués par les loups à différentes densités d'orignaux. Les chiffres indiqués correspondent aux références suivantes : (1) Larsen et al. 1989, (2) Messiera et Crete 1985, (3) Hauge et Keith 1981, (4) Ballard et al. 1987, (5) Peterson et al. 1984b, (6) Gasaway et al. 1983, (7) Bjorge et Gunson 1989

Les informations de la Figure 1 proviennent d'études qui ont utilisé différentes méthodes pour mesurer la densité des orignaux et les pertes dues à la prédation. Cela tendrait à

augmenter la variance et à réduire les chances de détecter une dépendance à la densité. Pour réduire les variations méthodologiques, j'ai examiné toutes les études qui ont utilisé le suivi aérien pour mesurer les taux de prédation sur les orignaux pendant l'hiver. Pour mesurer la proportion de la population tuée par les loups, j'ai calculé un taux de prédation en divisant le nombre moyen d'orignaux tués par jour en hiver par le nombre disponible dans le territoire moyen d'une meute de loups. Cela m'a permis d'inclure les données de l'île Royale (calculées à partir des **Figures 1 et 4** de Peterson et Page 1988). Le résultat le plus frappant est l'absence totale de chevauchement entre les données de l'île Royale et celles d'autres études (**Figure 2**). La densité d'orignaux et la proportion de proies tuées étaient beaucoup plus élevées sur l'île Royale que dans les autres études, et la proportion de proies capturées diminuait avec l'augmentation de la densité des proies ( $r^2 = 0,454$  ;  $P = 0,02$ ). La relation avec le continent est indépendante de la densité ( $r^2 = 0,293$ ,  $P = 0,16$ ). A l'exception de 2 cas (Fuller et Keith 1980, Hayes et Baer 1986), le taux de prédation était remarquablement constant sur une large gamme de densités d'orignaux (0,2 à 1,25 orignaux/km<sup>2</sup>).



**Fig. 2.** Indice de la proportion de la population d'orignaux tués par les loups à différentes densités d'orignaux. L'indice est calculé comme suit : (Les mortalités d'orignaux par jour ont été déterminées en localisant les meutes de loups à partir de l'air tous les jours en hiver)  $\times$  10 000. Le nombre d'orignaux tués par jour a été déterminé en localisant les meutes de loups depuis les airs tous les jours en hiver. La taille de la population d'orignaux a été calculée en multipliant le nombre d'orignaux/km<sup>2</sup> par la taille moyenne du territoire d'une meute de loups. La régression montrée pour les données de l'île Royale était significative ( $r^2 = 0,454$  ;  $P = 0,02$ ). Les chiffres indiqués correspondent aux références suivantes : (1) Peterson et Page 1988, (2) Fuller et Keith 1980 (3) Ballard et al. 1987, (4) Peterson et al. 1984b, (5) Messier et Crete 1985, Messier 1985, (6) Larsen et al. 1989, (7) Hayes et Baer 1986, (8) Borge et Gunson 1989

### Expériences d'élimination des prédateurs

Les études sur le retrait des prédateurs énumérées dans le **Tableau 2** ont fourni quelques preuves que la prédation peut limiter la survie des faons, et l'étude de Gasaway et al. (1983) montre que le retrait des loups peut conduire à une augmentation de la population. Cependant, ces études ne fournissent pas d'informations pertinentes pour tester les hypothèses concurrentes. Des informations sont nécessaires sur les densités d'orignaux et les pertes dues à la prédation pendant et après l'arrêt de l'élimination des prédateurs.

## Manipulation des densités d'originaux

Les populations d'originaux en Alaska ont été réduites à des niveaux très bas au milieu des années 1970 (Gasaway et al. 1983, Van Ballenberghe 1987). Si ces populations avaient été régulées, elles auraient dû revenir à une densité d'équilibre. Cela n'a pas été le cas pour la plupart (Gasaway et al. 1983), mais les interprétations sont troublées par le fait que les populations et leurs prédateurs ont continué à être manipulés. Ainsi, nous ne disposons pas d'un seul cas où les densités d'originaux ont été réduites puis laissées en l'état.

## RÉSUMÉ

### La prédation comme facteur limitant majeur

**Contrairement** aux études de Ballard et Larsen (1987) et de Van Ballenberghe (1987), cette critique suggère que les preuves que la prédation agit comme un facteur limitant majeur dans la plupart des populations d'originaux sont peu convaincantes. Il ne fait guère de doute que la prédation est un facteur limitant, mais dans les cas où son ampleur a été mesurée, elle n'est pas plus importante que d'autres facteurs tels que la chasse. Cependant, l'impact total de la prédation a rarement été mesuré parce que les chercheurs se sont concentrés sur la mesure des pertes dues aux loups uniquement. Récemment, on a constaté que la prédation des ours sur les faons était importante, mais il n'existe que trois études à ce sujet, toutes réalisées dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord. Ballard et Larsen (1987) ont peut-être raison d'affirmer que la prédation par les ours a été sous-estimée, mais il faut davantage d'études dans lesquelles la prédation par les ours est réellement mesurée.

Les études de télémétrie sur les faons nouveau-nés indiquent que les ours sont capables d'éliminer une partie substantielle de la population de faons. **Pour que cette mortalité représente le principal facteur limitant, elle doit être largement additive.** Il n'y a pas assez de preuves empiriques pour déterminer si c'est le cas. En dehors de la masse à la naissance (que les chercheurs n'ont pas rapportée), il n'existe pas d'indices permettant d'évaluer l'état des faons nouveau-nés. Une partie de la mortalité des faons attribuée aux ours pourrait être compensée. **Même avec un contrôle poussé des loups, une prédation mineure des ours et des hivers doux, Gasaway et al. (1983) ont constaté qu'environ la moitié des faons produits disparaissaient toujours dans les 6 mois.** Quel a été le sort de ces individus ? La meilleure façon d'étudier l'interaction entre la prédation de l'ours et d'autres facteurs est de réaliser des expériences d'élimination de l'ours. Celles qui ont été menées jusqu'à présent ont permis de mettre en évidence une mortalité additive (Tableau 2 et commentaires de Ballard et al. 1990 : 20) et il est crucial de multiplier les expériences de ce type.

**L'expérience de prélèvement de loups par Gasaway et al. (1983) a indiqué que la prédation par les loups peut être une source additive de mortalité suffisante pour empêcher l'augmentation de la population.** Cependant, Gasaway et al. (1983) ont également souligné que les conditions de leur expérience (hivers favorables, influences mineures des ours) étaient susceptibles d'avoir des effets maximaux. On ne sait toujours pas dans quelle mesure ces conditions pourraient être générales. D'autres expériences de prélèvement de loups ont produit des résultats beaucoup moins frappants (Tableau 2) et les pertes subies par les ours peuvent en être la raison (Larsen et al. 1989, Crete et Jolicoeur 1987), mais d'autres expériences de prélèvement sont nécessaires.

Quant à la question de la prédation comme facteur de régulation, les Figures 1 et 2 ne confirment pas l'affirmation de Ballard et al. (1990) selon laquelle la prédation régule souvent la croissance de la population d'orignaux. Cependant, mon analyse est un test relativement faible, puisqu'elle ne concerne que les loups et que, dans un certain nombre de cas, les populations de loups ont été réduites par l'exploitation. Nous avons besoin d'autres études similaires à celle de Messier et Crete (1985), en particulier à des densités d'orignaux à forte densité, pour déterminer si la prédation peut avoir un effet régulateur.

## Implications pour la recherche et la gestion

---

### La recherche doit tester les hypothèses

Les principales hypothèses concernant le rôle de la prédation dans la dynamique des populations d'orignaux restent largement à vérifier. J'ai tenté de garder les hypothèses générales et je n'ai pas prévu d'hypothèses différentes qui pourraient s'appliquer à des écosystèmes fortement manipulés par rapport à des écosystèmes moins altérés, ou à des systèmes loup-ours-orignal par rapport à des systèmes loup-orignal, comme l'a suggéré Van Ballenberghe (1987). Il se peut que cette approche soit correcte, mais le point important est que les chercheurs devraient commencer par envisager a priori toutes les hypothèses alternatives et les prédictions qui les accompagnent. Ce faisant, le risque d'une interprétation biaisée est réduit. Les explications post hoc des résultats expérimentaux permettent de tester faiblement les hypothèses.

L'étude de l'Isle Royale continue à produire autant de questions que de réponses. Les populations d'orignaux y ont subi une seule fluctuation et nous devons attendre pour voir s'il s'agit d'un véritable cycle. Cependant, si la vulnérabilité actuelle à la prédation dépend largement des conditions subies par les individus dans le passé, comme le suggèrent les données de l'Isle Royale (Peterson et al. 1984a, Mech et al. 1987), les chercheurs doivent redoubler d'efforts pour examiner cette interaction. Cela vaut aussi bien pour la prédation des ours sur les faons que pour celle des loups sur les adultes.

### Les agences de gestion doivent mener des expériences sonores

L'élimination des prédateurs a reçu un large soutien de la part des agences de gestion comme moyen d'augmenter les faibles densités d'ongulés (Gasaway et al. 1983, Ballard et Larsen 1987). En raison des résultats obtenus et du fait que les prélèvements de loups n'ont eu qu'un succès limité, l'accent n'est plus mis exclusivement sur les prélèvements de loups, mais plutôt sur les prélèvements d'ours et de loups. À l'heure actuelle, les gestionnaires peuvent prédire avec une confiance raisonnable que l'élimination des prédateurs à de faibles densités d'orignaux améliorera le taux de survie des faons, mais n'augmentera qu'éventuellement les populations. Ils ne peuvent pas prédire ce qui se passera une fois que l'élimination des prédateurs cessera. Ce n'est que lorsque nous comprendrons la relation entre les taux de prédation et la densité des orignaux que les gestionnaires seront en mesure de prévoir les populations de prédateurs et de proies au-delà des manipulations immédiates. Les agences de gestion peuvent jouer un rôle essentiel dans l'amélioration de notre compréhension des systèmes prédateurs-universels en effectuant les manipulations à grande échelle nécessaires pour tester les hypothèses communes. Toutefois, ces manipulations ne sont utiles que si des contrôles expérimentaux appropriés sont également effectués. Les agences gouvernementales ont du mal à justifier les coûts et la main-d'œuvre nécessaires pour

surveiller les zones de contrôle, car les résultats sont considérés comme quelque peu « ésotériques ».

La tentation est grande de consacrer tous les efforts au suivi de la manipulation expérimentale et d'évaluer ses effets en effectuant des comparaisons « avant/après ». Il s'agit là d'une mauvaise conception de l'expérience (Hurlbert 1984) qui risque davantage de produire des résultats peu clairs que l'utilisation de contrôles contemporains. L'étude de Gasaway et al. (1983) est un exemple important de l'utilité des zones de contrôle. C'est en comprenant les interactions entre les prédateurs, les proies et les humains que les agences de protection de la faune pourront le mieux atteindre leur objectif de gestion prudente de la faune. Cette compréhension passe par une formulation claire des hypothèses, des prédictions a priori et des expériences bien planifiées.

#### LITERATURE CITED

- ALBON, S. D., T. H. CLUTTON-BROCK, AND F. E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-dependent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56:69-81.
- BALLARD, W. B., AND D. G. LARSEN. 1987. Implications of predator-prey relationships to moose management. *Swedish Wildl. Res., Suppl.* 1:581-602.
- , AND S. D. MILLER. 1990. Effects of reducing brown bear density on moose calf survival in south-central Alaska. *Alces* 26:9-13.
- , T. H. SPRAKER, AND K. P. TAYLOR. 1981. Causes of neonatal moose calf mortality in south central Alaska. *J. Wildl. Manage.* 45:335-342.
- , J. S. WHITMAN, AND C. L. GARDNER. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildl. Monogr.* 98. 54pp.
- , ———, AND D. J. REED. 1990. Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildl. Monogr.* 114. 49pp.
- BANGS, E. E., T. N. BAILEY, AND M. F. PORTNER. 1989. Survival rates of adult female moose on the Kenai Peninsula, Alaska. *J. Wildl. Manage.* 53:557-563.
- BERGERUD, A. T. 1988. Caribou, wolves, and man. *Trends in Ecol. and Evol.* 3:68-72.
- , AND J. B. SNIDER. 1988. Predation in the dynamics of moose populations: a reply. *J. Wildl. Manage.* 52:559-564.
- , W. WYETT, AND J. B. SNIDER. 1983. The role of wolf predation in limiting a moose population. *J. Wildl. Manage.* 47:977-988.
- BJORGE, R. R., AND J. R. GUNSON. 1989. Wolf, *Canis lupus*, population characteristics and prey relationships near Simonette River, Alberta. *Can. Field-Nat.* 183:327-334.
- BOERTJE, R. D., W. C. GASAWAY, D. V. GRANGAARD, AND D. G. KELLYHOUSE. 1988. Predation on moose and caribou by radio collared grizzly bears in east-central Alaska. *Can. J. Zool.* 66:2492-2499.
- CLUTTON-BROCK, T. H., M. MAJOR, S. D. ALBON, AND F. E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics of red deer. I. Density-



- dependent effects on juvenile survival. *J. Anim. Ecol.* 56:53–67.
- CRETE, M. 1987. The impact of sport hunting on North American moose. *Swedish Wildl. Res. Suppl.* 1:553–563.
- , AND H. JOLICOEUR. 1987. Impact of wolf and black bear removal on cow : calf ratio and moose density in southwestern Quebec. *Alces* 23: 61–87.
- FRANZMANN, A. W., AND C. C. SCHWARTZ. 1986. Black bear predation on moose calves in highly productive versus marginal moose habitats on the Kenai Peninsula. *Alces* 22:139–153.
- , C. C. SCHWARTZ, AND R. O. PETERSON. 1980. Moose calf mortality in summer on the Kenai Peninsula, Alaska. *J. Wildl. Manage.* 44: 764–768.
- FULLER, T. K., AND L. B. KEITH. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in north eastern Alberta. *J. Wildl. Manage.* 44:583–602.
- 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.
- HABER, G. C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. Ph.D. Thesis, Univ. British Columbia, Vancouver. 786pp.
- HAUGE, T. M., AND L. B. KEITH. 1981. Dynamics of moose populations in north eastern Alberta. *J. Wildl. Manage.* 45:573–597.
- HAYES, R., AND A. BAER. 1986. Wolf population research and management studies in the Yukon Territory. *Yukon Renewable Resour.*, 1984 Progress Rep. 76 pp.
- HURLBERT, S. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54:187–211.
- KEITH, L. B. 1974. Some features of population dynamics in mammals. *Int. Congr. Game Biol.* 11:17–58.
- LARSEN, D. G., D. A. GAUTHIER, AND R. L. MARKEL. 1989. Causes and rate of moose mortality in the southwest Yukon. *J. Wildl. Manage.* 53:548–557.
- MECH, L. D., 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. 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Can. J. Zool.* 63:1068–1083.
- . 1991. The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. *J. Anim. Ecol.* 60:377–393.
- , AND M. CRETE. 1984. Body condition and population regulation by food resources in moose. *Oecologia* 65:44–50.
- , AND ———. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65:503–512.
- PETERSON, R. O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. *U.S. Natl. Park. Serv. Sci. Monogr. Ser.* 11:1–210.
- , AND R. E. PAGE. 1983. Wolf-moose fluctuations at Isle Royale National Park, Michigan, USA. *Acta. Zool. Fennica.* 174:251–253.
- , AND ———. 1988. The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975–1986. *J. Mammal.* 69:89–99.
- , ———, AND K. M. DODGE. 1984a. Wolves, moose, and the allometry of population cycles. *Science* 224:1350–1352.
- , J. D. WOOLINGTON, AND T. N. BAILEY. 1984b. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildl. Monogr.* 88. 52pp.
- SCHWARTZ, C. C., AND A. W. FRANZMANN. 1990. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildl. Monogr.* 113. 58pp.
- SINCLAIR, A. R. E. 1989. Population regulation in animals. Pages 197–241 in J. M. Cherrett, ed. *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- STEWART, R. R., E. H. KOWAL, R. BEAULIEU, AND T. W. ROCK. 1985. The impact of black bear removal on moose calf survival in east-central Saskatchewan. *Alces* 21:403–418.
- THOMPSON, I. D., AND R. O. PETERSON. 1988. Does wolf predation limit the moose population in Pukaskwa Park?: a comment. *J. Wildl. Manage.* 52: 556–559.
- VAN BALLEMBERGHE, V. 1987. Effects of predation on moose numbers: a review of recent North American studies. *Swedish Wildl. Res. Suppl.* 1: 431–460.
- WATSON, A., AND R. MOSS. 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. Pages 167–220 in A. Watson, ed. *Animal populations in relation to their food supply.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.

*Received 6 July 1990.*

*Accepted 15 August 1991.*

*Associate Editor: Nudds.*