

Taux de prédation des loups sur la harde de caribous de la Porcupine

The Eight North American Caribou Workshop,
Whitehorse, Yukon, Canada,
20–24 April, 1998.

Predation rate by wolves on the Porcupine caribou herd

Robert D. Hayes¹ & Donald E. Russell²

¹ Yukon Department of Renewable Resources, Box 5429, Haines Junction, Yukon Y0B 1L0, Canada (bob.hayes@gov.yk.ca).

² Canadian Wildlife Service, 91782 Alaska Highway, Whitehorse, Yukon Y1A 5B7, Canada (Don.Russell@ec.gc.ca).

Résumé

Les grands troupeaux migrateurs de caribous (*Rangifer tarandus*) de l'Arctique ont tendance à être cycliques, et les tendances de la population sont principalement déterminées par les changements dans le fourrage ou les événements météorologiques, et non par la prédation. Nous avons estimé le taux de prédation quotidien des loups sur les caribous adultes en hiver, puis nous avons construit un modèle dépendant du temps et de l'espace pour estimer le taux de prédation annuel des loups (*Canis lupus*) (Pannuel) sur les caribous adultes de la Porcupine. Notre modèle ajuste la prédation de façon saisonnière en fonction de la distribution des caribous : $P_{annuel} = \sum K_{daly} * W * A_p(2) * D_p$.

Dans notre modèle, nous avons supposé que les loups tuaient les caribous adultes à un taux constant (K_{daly} , 0,08 caribou/jour) selon nos études et d'autres sources ; que la densité des loups (W) doublait à 6 loups pour 1000 km² dans toutes les aires de répartition saisonnières ; et que la superficie moyenne occupée par la harde de caribous de la Porcupine (PCH) au cours des huit périodes du cycle de vie saisonnier (D_p) était deux fois plus grande que la superficie décrite par les limites extérieures des données télémétriques ($A_p/1000$ km²). Les résultats de notre modèle prévoient que les loups tuent environ 7600 caribous adultes chaque année, quelle que soit la taille du troupeau. Le modèle estime que les loups ont prélevé de 5,8 à 7,4% des caribous adultes lors du déclin du troupeau dans les années 1990. Notre modèle de taux de prédation soutient l'hypothèse de Bergerud selon laquelle l'éloignement des caribous est une stratégie anti-prédatrice efficace qui réduit considérablement la prédation des loups sur les caribous adultes au printemps et à l'été.

Mots clés : *Canis lupus*, taux de prédation, *Rangifer tarandus*, Yukon

INTRODUCTION

Les troupeaux de caribous migrateurs de la toundra (*Rangifer tarandus*) présentent d'importantes fluctuations de population qui ont été expliquées par des changements dans le fourrage, le climat, la prédation et la récolte (voir Klein, 1991). Différents chercheurs ont souligné la difficulté de séparer les interactions fourrage-climat-prédation lorsqu'il s'agit de déterminer la cause d'un changement dans l'abondance du caribou (Gauthier & Theberge, 1986 ; Thomas, 1995 ; Adams et al., 1995 ; Bergerud, 1996 ; National Research Council, 1997). Les effets de la prédation du loup (*Canis lupus*) sur le caribou migrateur de la toundra

ont été mal compris dans le passé, principalement parce que les loups arctiques étaient migrateurs et difficiles à suivre (Kuyt, 1972 ; Stephenson & James, 1982). Des études récentes en Alaska arctique (Dale et al, 1994 ; Ballard et al, 1997) et au Canada (P. Clarkson, Government of the Northwest Territories, unpubl. ; R. Hayes, unpubl.) fournissent de nouvelles données sur les mouvements des loups arctiques, l'utilisation de leur territoire et leur taux de prédation des caribous. Ces données étaient nécessaires pour développer des modèles quantitatifs permettant d'estimer les taux de prédation sur les troupeaux de caribous migrateurs.

Dans cet article, nous présentons des données sur le taux de prédation hivernale des loups sur les caribous adultes lorsque la population de Porcupine était élevée. Nous construisons un modèle simple de taux de prédation qui comprend des constantes pour la densité des loups et le taux de prédation qui sont appliquées à l'utilisation saisonnière changeante de l'aire de répartition et aux densités de caribous. **Nous expliquons pourquoi la prédation par les loups n'est pas la principale force qui a limité la taille de la harde de Porcupine dans les années 1990.**

Zone d'étude

Nous avons mené nos recherches sur le taux de prédation en 1989 dans une zone d'étude de 14 450 km² dans les montagnes de Northern Richardson. Les études de prédation réalisées cet hiver-là faisaient partie d'une étude plus large de l'écologie des loups menée entre 1987 et 1993 dans le nord du Yukon (R. Hayes, non publié).

Notre zone d'étude chevauchait la frontière nord du Yukon et des Territoires du Nord-Ouest (TNO). La zone d'étude principale comprenait les montagnes Richardson du Nord et la partie orientale de la plaine côtière du Yukon. Elle est délimitée par les rivières Blow et Bell à l'ouest, le delta du MacKenzie à l'est, la rivière Rat au sud et la côte arctique au nord. La zone d'étude comprenait deux communautés des TNO, Aklavik (801 habitants) et Fort MacPherson (878 habitants, Statistique Canada 1996).

Nous avons étudié le taux de prédation hivernale dans trois écorégions (Oswald et Senyk, 1977) : les montagnes du Nord, la plaine côtière et le ruisseau Berry. Nous avons paraphrasé les descriptions de la physiographie et de la végétation d'Oswald et Senyk (1977). La majeure partie du nord du Yukon était un refuge glaciaire qui se trouve maintenant dans la zone de pergélisol continu. L'écorégion des montagnes du Nord comprend les monts Richardson, dont l'altitude dépasse généralement 1 500 m au-dessus du niveau de la mer (asl). La majeure partie de l'écorégion de la plaine côtière se situe en dessous de 150 m d'altitude. La partie orientale de la plaine côtière du Yukon comprend quatre bassins versants : les rivières Peel, Big Fish et Blow, ainsi que le ruisseau Rapid. Les montagnes Richardson sont drainées par les rivières Willow, Rat, Fish et Bell.

L'écorégion de Berry Creek forme le flanc sud-ouest de la zone d'étude et présente un relief plat à légèrement vallonné, avec des hautes terres à moins de 600 m d'altitude et des vallées à moins de 300 m. L'écorégion est drainée par le bassin versant de Berry Creek. La zone est drainée par les rivières Bell, Porcupine, Eagle et Drift wood.

La majeure partie de la zone d'étude est constituée d'une toundra ouverte dépourvue d'arbres, sauf le long des vallées protégées où l'on trouve des peuplements isolés d'épicéa noir (*Picea mariana*), d'épicéa blanc (*Picea glauca*) et de peuplier baumier (*Populus balsamifera*). La végétation principale est la toundra de carex (*Carex* sp.) et de linaigrettes (*Eriophorum* sp.). Le bouleau nain (*Betula* sp.), le saule (*Salix* sp.) et l'aulne (*Alnus* sp.) sont présents sur les sites les plus chauds. Les sites plus frais abritent des arbustes éricoïdes, des saules et diverses plantes herbacées. Les forêts riveraines d'épicéas et de peupliers baumiers se trouvent sur les rivières Bell, Driftwood et Porcupine. Le bouleau arbustif et le saule dominent la plupart des ouvertures et le sous-étage de la forêt. Les touffes de carex et de linaigrettes dominent la plupart des zones ouvertes mal drainées.

Quatre espèces d'ongulés habitent la zone d'étude : le caribou, l'orignal (*Alces alces*), le mouflon de Dall (*Ovis dalli*) et le bœuf musqué (*Ovibus moschatus*). Le PCH est passé de 135 000 caribous en 1983 à 178 000 en 1989, soit un taux d'accroissement annuel fini de 1,048 (λ). Entre 1989 et 1992, le troupeau a diminué jusqu'à environ 160 000 caribous ($\lambda = 0,965$, Fancy et al, 1994). Le PCH met traditionnellement bas dans ou près de l'Arctic National Wildlife Refuge au nord-est de l'Alaska, puis passe la période post-mise bas et l'été le long de la plaine côtière du Yukon. Le troupeau migre ensuite vers diverses zones d'hivernage traditionnelles dans les montagnes Richardson, les plaines Eagle, Ogilvie Mountains et le sud de la chaîne de Brooks en Alaska. Au cours de l'hiver 1988-89, un grand nombre de caribous de la Porcupine ont hiverné dans notre zone d'étude.

La densité des orignaux est faible et la plupart d'entre eux hivernent dans les forêts riveraines limitées le long de la rivière Bell (Smits, 1991). Peu d'orignaux ont hiverné dans les bassins versants du versant nord, où nous avons effectué la plupart des études de prédation. Dans la même région, Barichello et al. (1987) ont dénombré environ 900 mouflons en 1986. C. Smits (Yukon Fish and Wildl. Br., unpubl.) a dénombré 157 bœufs musqués sur la plaine côtière du Yukon en 1993, principalement à l'ouest de notre zone d'étude.

Les autres grands prédateurs de la zone d'étude sont l'ours brun (*Ursus arctos*) (Nagy, 1990), l'ours noir (*Ursus americanus*) dans la taïga, le lynx (*Lynx canadensis*) et le glouton (*Gulo gulo*). Le renard polaire (*Alopex lagopus innuitus*) est limité aux zones côtières (Youngman, 1975). Les corbeaux (*Corvus corax*) sont les principaux charognards qui concurrencent les loups lors des kills.

MATERIEL ET METHODE

Nous avons utilisé des techniques de radio-télémetrie (Mech, 1974) pour étudier le comportement de prédation des loups. Après avoir localisé une meute de loups à l'aide d'un avion, nous avons envoyé un hélicoptère (Bell 206B) et immobilisé les membres de la meute à l'aide d'un équipement Capchur (Palmer Chemical and Equip. Co., Douglasville, Ga.). La plupart des loups ont reçu une dose de Zoletil (A. H. Robins) de 8 mg/kg, basée sur un poids moyen estimé à 40 kg. Nous avons fixé des colliers radio VHF conventionnels sur les loups (Telonics, Mesa, Arizona).

Nous avons étudié les taux de prédation en surveillant les activités quotidiennes de sept meutes munies de colliers radio entre le 23 mars et le 16 avril 1989 à partir d'un avion Maule

LR7. Nous avons défini la taille de la meute comme le nombre moyen de loups observés pendant la période (Messier, 1994 ; Dale et al, 1994 ; 1995 ; Hayes et al, 2000). Nous avons défini le taux de prédation comme le nombre de caribous tués/loup/jour. La biomasse totale (kg) des caribous tués a été utilisée pour mesurer le taux de consommation des loups. À partir des données de Skoog (1968), nous avons estimé le poids vif des caribous adultes : 107 kg pour les mâles, 79 kg pour les femelles et 86 kg pour les caribous inconnus. Nous avons supposé que la biomasse consommable représentait 75% du poids vif du caribou (Ballard et al, 1987 ; 1997).

Chaque jour, nous avons localisé six meutes de loups (2-6 loups) une fois le matin (9:00-12:00h). Nous avons localisé la meute de Blow River, composée de 12 membres, deux fois par jour, le matin et le soir (18:00 à 22:00 h). Nous avons comparé le taux de prédation pour les observations des loups de Blow River le matin seulement et pour les observations combinées du matin et du soir, afin de tester les biais temporels dans notre capacité à détecter les kills de caribous en localisant d'autres meutes une fois par jour.

La plupart des meutes se sont déplacées dans les bassins versants du versant nord où la neige a été fortement soufflée par le vent en 1989. Les loups et les carcasses de leurs proies étaient difficiles à voir en raison de la mosaïque contrastée de terrains découverts et de champs de neige. La neige était généralement trop tassée par le vent pour que l'on puisse retrouver les loups afin de déterminer leurs activités entre les points de localisation. Nous avons localisé les loups munis de colliers radio, puis nous avons recherché systématiquement les animaux tués dans une zone de 2 à 3 km², jusqu'à ce que nous ayons trouvé des animaux tués ou que nous soyons sûrs que les loups n'ont pas tué d'animaux à proximité.

Nous avons estimé le taux de prédation annuel comme étant la proportion de caribous adultes de la Porcupine tués par les loups. Pour déterminer le taux de prédation des loups sur la harde de la Porcupine, nous avons besoin d'un modèle basé sur des hypothèses écologiques raisonnables concernant les loups et les caribous. À partir d'études sur les loups dans le nord du Yukon (R. Hayes et al, unpubl.) et dans d'autres parties de l'aire de répartition du PCH (Stephenson, 1994 ; Carrol, 1994), nous avons estimé une densité moyenne d'environ 3 loups/1000 km², ce qui donne une population de 725 loups dans l'ensemble de l'aire de répartition de la harde. Tous les loups n'ont pas des caribous à leur disposition chaque année et le nombre doit varier selon la zone occupée par les caribous durant les différentes phases de leur cycle de vie annuel (ex. migration printanière, mise bas, hiver). Cela signifie que nous ne pouvons pas estimer le taux de prédation en appliquant simplement un taux quotidien de prédation fixe à l'ensemble de la population de loups. Pour tenir compte de l'évolution de la répartition des caribous et des loups dans l'espace et dans le temps, nous avons construit le modèle d'estimation de la prédation annuelle (*Pannual*) :

$$P_{annual} = \sum K_{daily} * W * A_p(2) * D_p$$

Nous avons supposé que les loups tuaient les caribous adultes à un taux constant (*Kdaily*) ; que la densité des loups (*W*) doublait pour atteindre 6 loups par 1000 km² dans toutes les aires de répartition saisonnières ; et que la zone moyenne occupée par le PCH chaque année au cours des huit périodes saisonnières du cycle de vie (*Dp*, voir **Tableau 2**) était deux fois

plus grande que la zone moyenne décrite par les limites extérieures des données de télémétrie par satellite ($Ap/1000 \text{ km}^2$; Int. Porcupine Caribou Board 1993).

RESULTATS

Kill rate

Nous avons suivi les activités quotidiennes de sept meutes de loups pendant $17,1 \pm 3,1$ (erreur standard de la moyenne) jours (Tableau 1). La taille des meutes en déplacement était de $4,4 \pm 1,4$, allant de 2 à 12 loups par meute. Nous avons trouvé 23 caribous tués par des loups et nous avons examiné 13 carcasses in situ. Tous étaient des adultes (8M, 5F). L'âge moyen des caribous tués était de $6,1 \pm 0,7$ ans. Le kill rate le plus bas a été enregistré chez les loups de la meute de Rat River II (Tableau 1) qui se sont débarrassés de nombreux caribous tués par les chasseurs dans la région. Après avoir exclu cette meute, nous avons estimé que le kill rate des loups était de $0,08 \pm 0,03$ caribou par jour et par loup, soit $7,5 \pm 2,7$ kg de caribou tué/loup/jour. Les loups ont consommé $5,6 \pm 2,0$ kg de caribou par jour en hiver.

Nous n'avons pas trouvé de différence dans le nombre de caribous tués pour les observations du matin seulement des loups de la rivière Blow par rapport aux observations combinées du matin et du soir ($n = 9$ caribous tués, 0,36 caribou par meute par jour). Nous concluons que les localisations biquotidiennes n'ont pas amélioré notre capacité à détecter les animaux tués par les meutes étudiées.

Tableau 1. Taux de prédation de caribous par les loups dans notre étude, mars et avril 1989

Pack name	Pack size	Period (days)	No. wolf days	No. of caribou killed	Total kg. killed	No. caribou killed/wolf/day	Kg. caribou killed/wolf/day	Kg. caribou consumed/wolf/day
Blow River	12	25	300	9	776	0.03	2.59	1.94
Bell River	2	7	14	3	274	0.21	19.57	14.68
Blow R. 450	3	6	18	2	195	0.11	10.83	8.13
Rat River	6	25	150	4	406	0.03	2.71	2.03
Rat River II	3	24	72	1	109	0.01	1.51	1.14
Trail River	3	14	42	2	195	0.05	4.64	3.48
Two Ocean	2	19	38	2	172	0.05	4.53	3.39

Taux de prédation par les loups

En se basant sur un taux de prédation quotidien de 0,08 caribou adulte (K_{daily}), notre modèle prévoyait que les loups tuaient 7600 caribous adultes de la harde de la Porcupine chaque année. Environ 84% des adultes ont été tués durant l'automne et l'hiver (Tableau 2, Fig. 1) lorsque les caribous utilisent les plus grandes superficies, ce qui permet à un plus grand nombre de loups de se concentrer sur les aires d'automne et d'hiver. Les 16% d'adultes restants ont été pris au printemps et à l'automne, lorsque l'aire de répartition du troupeau est considérablement comprimée et que leur disponibilité pour les loups est la plus faible (Tableau 2, Fig. 1).

Comme notre modèle de prédation ne dépend pas de la taille de la harde, nous l'avons appliqué aux données de recensement de la Porcupine en 1992, 1994 et 1998. Chaque année, le troupeau a été recensé avec des comptages photographiques en juillet (D. Russell, non publié). Le pourcentage de faon a été estimé chaque année en mars (D. Cooley, Yukon Fish

and Wildl. Br., unpubl.). Notre modèle estime que les loups ont prélevé 5,8% des adultes en 1992 lorsque la taille du troupeau était de 160 000, 6,3% en 1994 lorsque la taille du troupeau était de 152 000 et 7,4% lorsque la taille du troupeau est tombée à 129 000 en 1998.

Tableau 2. Variables et valeurs utilisées dans la modélisation de la prédation annuelle rare du loup sur la harde de caribous de la Porcupine. Les valeurs de D_p et A_p ont été fournies par l'Inr. Porcupine Caribou Board (1993).

Caribou life cycle Period	D_p No. of Days	Mean Area ¹	A_p Area of Available Caribou ¹	W Wolf Density ²	K_{daily} Daily Kill Rate by Wolves on Caribou
1. Late Winter	120	25.9	51.8	6	0.08
2. Spring	62	27.4	54.8	6	0.08
3. Calving	11	8.8	17.6	6	0.08
4. Post Calving	22	7.5	15	6	0.08
5. Early Summer	16	3.4	6.8	6	0.08
6. Mid Summer	22	5.99	11.98	6	0.08
7. Late Summer and Fall Migration	62	12.8	25.6	6	0.08
8. Rut and Late Fall	50	37.1	74.2	6	0.08

¹ in 1000 km² units.

² number of wolves per 1000 km².

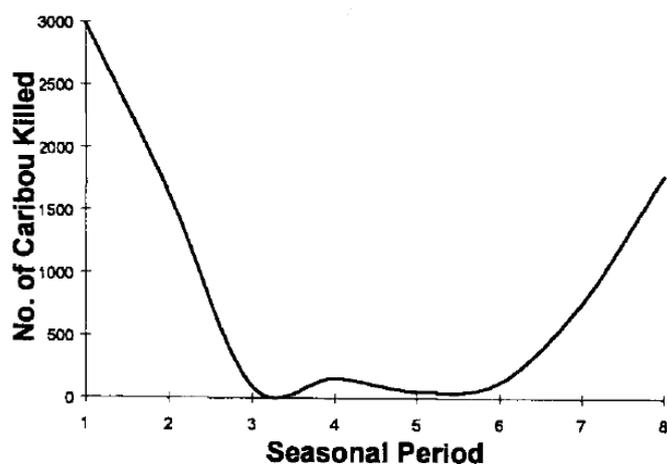


Fig. 1. Taux de prédation saisonnier des loups sur le PCH d'après le modèle. Les périodes saisonnières correspondent aux nombres indiqués dans le Tableau 2

DISCUSSION

Taux de prédation par les loups

Le taux de prédation quotidien des loups de notre étude était similaire à celui des loups tuant des caribous en Alaska (0,08 caribou/loup/par jour, Dale et al., 1994) et dans les Territoires du Nord-Ouest (0,05 caribou, P. Clarkson, unpubl.), bien que les taux de prédation de nos meutes aient été plus variables. Nous avons étudié le taux de prédation des loups principalement dans de petites meutes de 2-3 loups (Tableau 1). Hayes et al. (2000) ont trouvé que les loups dans les petites meutes avaient une variation beaucoup plus grande dans le taux de prédation des orignaux par rapport aux meutes plus grandes, ce qui pourrait également expliquer nos données sur la prédation des caribous.

Le taux moyen de consommation quotidienne était de 4,9 kg de caribou par loup, ce qui est supérieur à la fourchette de 1,7 à 4,0 kg nécessaire à la survie (Mech, 1977 ; Thurber & Peterson, 1993) et supérieur aux 3,2 kg nécessaires à la reproduction (Mech, 1977). Des taux de consommation similaires ont été enregistrés pour les loups arctiques dans le nord-ouest de l'Alaska (5,3 kg d'originaux et de caribous, Ballard et al, 1997) et dans les TNO (4,4 kg, P. Clarkson, unpubl.).

Les estimations précédentes du taux de consommation des loups sont probablement plus élevées que la réalité, car les biologistes supposent généralement que les loups mangent toute la biomasse disponible de leurs prises (Carbyn, 1983 ; Messier & Crete, 1985 ; Ballard et al, 1987 ; Fuller, 1989 ; Hayes et al, 1991 ; Thurber & Peterson, 1993 ; Dale et al, 1995). Hayes et al. (2000) ont ajusté les taux de prédation pour tenir compte du charognage des corbeaux, estimant que les corbeaux peuvent enlever jusqu'à la moitié de la biomasse consommable des originaux aux petites meutes de loups (2-3 loups). Cinq des meutes étudiées étaient de petite taille et nous avons souvent vu des corbeaux sur les caribous tués. Cependant, nous sommes d'accord avec Ballard et al. (1997) qui ont estimé que les loups perdaient moins de caribous tués par les corbeaux parce que les loups peuvent consommer les carcasses de caribous plus rapidement qu'ils ne peuvent consommer les originaux - laissant moins de biomasse de caribous pour les charognards.

En remontant les pistes des loups, Dale et al. (1994) ont augmenté leur estimation du taux de prédation parce que les loups tuaient puis laissaient les carcasses de caribous avant la prochaine localisation radio. Hayes et al. (2000) ont sous-estimé le taux de prédation des loups sur les caribous des bois en localisant les meutes une fois par jour et ont recommandé de revenir en arrière chaque fois que cela était possible. Clarkson et Liepens (données inédites) pensent que les loups arctiques restent à proximité de leurs animaux tués pour les protéger des autres meutes migratrices, le back-tracking n'est donc pas utile dans les zones de toundra. Sans backtracking, nous avons enregistré un taux de mortalité similaire à celui de Dale et al. (1994) avec backtracking. Nous avons eu l'avantage d'étudier de petites meutes migratrices qui se déplaçaient dans des zones ouvertes de la toundra et qui restaient probablement près des animaux tués pour se défendre (P. Clarkson, unpubl. data). L'augmentation de notre taux d'observation à chaque matin et soir n'a pas augmenté notre capacité à détecter les caribous tués par une meute de 12 loups. Malgré le vent, nous avons raisonnablement estimé le taux de prédation des meutes étudiées sur le territoire hivernal du caribou de la Porcupine.

Modèle de taux de prédation

Nous avons vérifié les hypothèses de notre modèle en examinant les études sur le caribou et le loup réalisées ailleurs. Notre étude, Dale et al. (1994) et P. Clarkson (non publié) ont rapporté des taux de prédation de 0,05-0,08 caribou-loup/jour. Nous croyons donc que des changements substantiels à la valeur de la variable *Kdaily*, ne sont pas justifiés. Notre étude, Parker (1973), Kuyt (1972), Thomas (1995) et Clarkson & Liepins (unpubl.) ont tous trouvé une augmentation de deux fois la densité des loups sur les aires d'hivernage. Nous disposions de données télémétriques substantielles pour évaluer la distribution saisonnière de la PCH pendant plus de vingt ans. Nous n'avons donc pas pu déterminer si l'augmentation des zones de caribous disponibles était plus de deux fois supérieure. Notre modèle n'intègre pas l'évolution de la vulnérabilité à la prédation, dont Mech et al. (1998) ont constaté qu'elle était

une fonction importante du taux de prédation des loups sur le troupeau de caribous de Denali.

Nous avons ensuite examiné comment notre taux de prédation correspondait aux connaissances actuelles de l'écologie du caribou de la Porcupine. Fancy et al. (1994) ont trouvé que le taux moyen de prédation adulte pour les caribous de ≥ 3 ans était de 15% pour les femelles et de 17% pour les mâles. Compte tenu de l'estimation du taux de prédation des loups en 1992 (5,8%), notre modèle prévoit que les loups ont été responsables d'environ un tiers de la mortalité des adultes au début des années 1990.

Selon Fancy et al. (1994) et Walsh et al. (1995), la croissance du PCH est la plus sensible aux taux de survie des femelles de trois ans et plus, suivie par la production et les taux de survie des faons. Fancy et al. (1994) ont émis l'hypothèse que le déclin de la PCH après 1989 était lié à la combinaison d'un faible taux de parturition des femelles de plus de trois ans en 1991 et d'une baisse du taux de survie des faons en mars 1992. En utilisant une **modélisation stochastique**, Walsh et al. (1995) ont montré qu'une baisse du taux de survie d'environ 3% chez les femelles adultes ou de 4% chez les faons pourrait suffire à entraîner le déclin de la harde de la Porcupine. Notre modèle prévoit que les loups devraient presque doubler leur taux de prédation pour expliquer une baisse supplémentaire de 3% du taux de survie des femelles adultes.

En utilisant différents modèles de taux de prédation, Dale et al. (1994) et Ballard et al. (1997) ont également déterminé que la prédation par les loups n'était pas le principal facteur limitant le caribou dans le nord-ouest de l'Alaska. Ballard et al. (1997) ont estimé que les loups prélevaient chaque année environ 6 à 7% du troupeau de caribous de l'ouest de l'Arctique.

La prédation par les loups est un facteur important qui **limite** les petits troupeaux de caribous au Canada et en Alaska (Gasaway et al, 1983 ; Bergerud & Elliot, 1986 ; Edmonds, 1988 ; Seip, 1992 ; Hayes & Gunson, 1995 ; Mech et al, 1998). Les connaissances actuelles suggèrent que la prédation des loups agit de manière dépensatoire (c'est-à-dire qu'elle augmente à mesure que la taille des troupeaux diminue) où les caribous sont des **proies secondaires** pour les loups qui se nourrissent principalement d'originaux. La prédation par le loup ne semble pas être la principale cause de changement de population pour les grands troupeaux de caribous migrants dans l'Arctique (Messier, 1995 ; Crete & Huot, 1993 ; Thomas, 1995). Les grands troupeaux de caribous migrants ont tendance à être **cycliques** et les tendances antérieures de la population ont été liées à des changements de fourrage ou à des événements météorologiques (Crete et Huot, 1993 ; Fancy et al, 1994 ; Messier, 1995).

Le faible effet de la prédation par les loups est soutenu par l'hypothèse de Bergerud (1974), qui a soutenu que le comportement migratoire des caribous a évolué comme une stratégie d'évitement des prédateurs. Bergerud (1992) pense que les caribous migrants mettent bas sur de petites zones isolées pour « s'éloigner » des prédateurs. Ce faisant, il peut inonder un grand nombre de jeunes dans une petite zone où le risque par habitant d'être tué par un prédateur est le plus faible.

Notre **modèle** n'estime pas le taux de prédation sur les faons, mais il soutient que l'éloignement est aussi une stratégie anti-prédatrice efficace pour les caribous adultes

(Bergerud, 1794 ; 1992 ; Thomas, 1995). A la fin du printemps et en été, le caribou de la Porcupine se concentre sur la plaine côtière de l'Alaska et du Yukon, où il occupe la plus petite aire de répartition saisonnière, réduisant ainsi son exposition aux prédateurs (Tableau 2). Les loups adultes sont limités dans leur capacité à se déplacer à cet endroit en raison de leur besoin de nourrir les petits dans leurs tanières (Thomas, 1995 ; R. Hayes, données inédites).

Fryxell et al. (1988) ont développé un modèle similaire dépendant de l'espace-temps pour estimer le taux de prédation du lion africain (*Panthera leo*) sur le gnou migrateur (*Connochaetes taurinus*) qui soutient l'avantage de l'éloignement. Ils ont conclu que les grands troupeaux de gnous migrants ne pouvaient pas être régulés par les lions, principalement parce que les lions ne pouvaient pas rester en contact avec les troupeaux tout au long de l'année, ce qui réduisait le taux de prédation annuel.

Nous pensons que les variables de notre modèle sont utiles pour différentes tailles de troupeaux de caribous de la Porcupine parce que : **1)** la zone que les caribous utilisent de façon saisonnière était similaire dans les années 1970 lorsque la harde comptait environ 100 000 caribous (Le Resche, 1975) ; et **2)** au fur et à mesure que la harde diminue, nous ne devrions pas nous attendre à un changement important dépendant de la densité dans la réponse fonctionnelle des loups (Dale et al, 1994). Ainsi, le taux de prédation des loups devrait rester constant. De plus, les loups de la taïga peuvent facilement passer à des proies comme l'original de faible densité pour survivre (Ballard et al, 1997), ce qui réduit l'effet négatif du déclin de l'abondance des caribous sur la réponse numérique des loups.

Qualité des données

Bien que notre estimation du taux de prédation quotidien moyen soit similaire à celle d'autres études, elle est limitée par une large **erreur standard**. Cela peut s'expliquer par le fait que la taille de l'échantillon de meutes était faible ou que le taux de prédation n'a pas été estimé pour certaines meutes en raison du terrain ou de contraintes météorologiques. Nous reconnaissons certaines lacunes de notre modèle de taux de prédation. Bien que le modèle corresponde aux indices actuels de la PCH, certains de ses éléments doivent encore être validés. Tout d'abord, nous avons supposé que *Kdaily* en été était le même qu'en hiver. On rapporte que les loups tuent en surplus les caribous nouveau-nés et adultes (Miller et al, 1983 ; 1988 ; C. Gardner, Alaska Dep. Fish and Game, pers. comm.). L'effet du taux de prédation des loups sur l'évolution des taux de recrutement des faons de la harde de la Porcupine reste inconnu, et nous n'avons pas inclus cet important processus démographique dans notre modèle.

Deuxièmement, les estimations de la zone que les caribous occupent de façon saisonnière sont basées sur les emplacements de radio-télémesure. Il y a un gradient décroissant vers l'extérieur à partir de ces zones où les caribous de faible densité seront encore disponibles pour les loups. Nous avons estimé que les zones disponibles pour le caribou étaient deux fois plus grandes que les zones décrites par la télémétrie du caribou, mais la zone pourrait être encore plus grande. Cependant, nous avons dû multiplier par cinq la zone disponible pour le caribou dans notre modèle avant que les loups ne prennent 10% ou plus des adultes. **Troisièmement**, les loups de l'Arctique montrent une forte préférence pour le caribou, et les loups continuent probablement à chercher des caribous même lorsque ceux-ci semblent

absents (P. Clarkson, comm. pers.). Si les loups de la PCH se comportent de la sorte, nos estimations des taux de prédation saisonniers pourraient également être faibles.

Néanmoins, nos résultats sont cohérents avec d'autres études sur les loups arctiques qui ont trouvé un comportement migratoire unique parmi les loups associés aux caribous de la toundra, des densités de loups naturellement faibles, une préférence pour les proies caribous, et des taux quotidiens modérés de prédation par les loups. Le modèle que nous présentons est basé sur une connaissance détaillée d'un **modèle dynamique** d'utilisation saisonnière de l'aire de répartition par les caribous de la Porcupine, qui n'a été disponible qu'après des décennies d'études radio-téléométriques. De futures recherches sur la prédation devraient être menées afin de déterminer si les hypothèses de notre modèle sont valables en cette période de diminution de la taille des troupeaux.

References

- Adams, L. G., Dale B. W., & Mech L. D. 1995. Predation by wolves on caribou calves in Denali National Park, Alaska. – In: Carbyn, L. N., Fritts, S. H. & Seip, D. R. (eds.). *Wolves in a changing world: proceedings of the Second North American Wolf Symposium*. Canadian Circumpolar Institute, Univ. of Alberta, Edmonton, Alberta, pp. 245–260.
- Ballard, W.B., Whitman, J. S. & Gardiner, C. L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. – *Wildl. Monogr.* 98: 54pp.
- Ballard, W. B., Ayres, L. A., Krausman, P. R., Reed, D. J. & Fancy S. G. 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. – *Wildl. Monogr.* 135: 47pp.
- Barichello, N., Carey, J. & Jingfors, K. 1987. *Population ecology, range use, and movement patterns of dall sheep (Ovis dalli dalli) in the northern Richardson mountains*. Yukon Fish and Wildl. Br. Rep. 125pp.
- Bergerud, A. T. 1974. The role of the environment in the aggregation, movement, and disturbance behavior of caribou. – In: Geist, V. & Walther, F. (eds.). *The behavior of ungulates and its relations to management*. I.C.U.N., Morges, Switzerland. (2): pp. 552–584.
- Bergerud, A. T. 1992. Rareness as an antipredator strategy to reduce predation risk for moose and caribou. – In: D.R. McCullough & R.H. Barrett (eds.). *Wildlife 2001: Populations*. Elsevier Applied Science, New York, pp. 1008–1021.
- Bergerud, A. T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? – *Rangifer*, Special Issue No. 9: 95–115.
- Bergerud, A. T., & Elliot, P. P. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. – *Can. J. Zool.* 64: 1515–1529.
- Carbyn, L. N. 1983. Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. – *J. Wildl. Manage.* 47: 963–976.
- Carrol, G. 1994. Wolf survey-inventory progress report. – In: Hicks, M. (ed.). *Wolf*. Alaska Dep. Fish and Game Fed. Aid in Wildl. Rest. Progr. Rep. Proj. W- Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. – *Wildl. Monogr.* 84: 50pp.
- Gauthier, D. A., & Theberge, J. B. 1986. Wolf predation in the Burwash caribou herd, southwest Yukon. – *Rangifer*, Special Issue No. 1: 137–144.
- Hayes, R. D., Baer, A. M., Wotoschikowsky, U. & Harestad, A. S. 2000. Kill rate by wolves on moose in the Yukon. – *Can. J. Zool.* 78: 49–59.
- Hayes, R. D., Baer, A. M. & Larsen, D. G. 1991. *Population dynamics and prey relationships of an exploited and recovering wolf population in the southern Yukon*. Yukon Fish and Wildl. Br. Rep. TR 91-1. 67pp.
- Hayes, R. D., & Gunson, J. R. 1995. Status and management of wolves in Canada. – In: Carbyn, L. N., Fritts, S. H. & Seip, D. R. (eds.). *Ecology and conservation of wolves in a changing world: proceedings of the Second North American Wolf Symposium*. Canadian Circumpolar Insritute, Univ. of Alberta, Edmonton, Alberta, pp. 21–23.
- International Porcupine Caribou Board. 1993. *Sensitive habitats of the Porcupine caribou herd*. Porcupine Caribou Management Board, Whitehorse, Yukon. 28 pp.
- Klein, D. R. 1991. Limiting factors in caribou population theory. – *Rangifer* Special Issue No. 7: 30–35.

- 24–2.
- Crête, M. & Huot, J. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou, summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. – *Can. J. Zool.* 71: 2291–2296.
- Dale, B., Adams L. G., & Boyer, R. T. 1994. Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple prey ecosystem. – *J. Anim. Ecol.* 63: 644–652.
- Dale, B. W., Adams, L. G., & Bowyer, R. T. 1995. Winter wolf predation in a multiple ungulate prey system, Gates of the Arctic National Park, Alaska. – In: Carbyn, L. N., Fritts, S. H. & Seip, D. R. *Ecology and conservation of wolves in a changing world: proceedings of the Second North American Wolf Symposium*. Canadian Circumpolar Institute, Univ. of Alberta, Edmonton, Alberta, pp. 223–230.
- Edmonds, E. J. 1988. Population status, distribution and movements of woodland caribou in west central Alberta. – *Can. J. Zool.* 66: 817–826.
- Fancy, S. G., Whitten, K. R. & Russell, D. E. 1994. Demography of the Porcupine caribou herd, 1983–1992. – *Can. J. Zool.* 72: 840–846
- Fryxell, J. M., Grever, J. & Sinclair, A. R. E. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? – *American Naturalist*. 131: 781–798.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 105: 41pp.
- Gasaway, W.C., Stephenson, R.O., Davis, J. L., Shepherd, P. E. K. & Burris, O. E. 1983. Miller, F. L., Broughton, E. & Gunn, A. 1983. *Mortality of migratory barren-ground caribou on the calving grounds of the Beverly herd, Northwest Territories, 1981–83*. Can. Wildl. Ser. Occas. pap. 66. 23pp.
- Nagy, J. A. 1990. *Biology and management of grizzly bear on the Yukon north slope*. Yukon Fish & Wildl. Br. Rep. 67pp.
- National Research Council. 1997. *Wolves, bears, and their prey in Alaska: biological and social challenges in wildlife management*. National Academy Press, Washington. 207pp.
- Oswald, E. T., & Senyk, J. P. 1977. *Ecoregions of Yukon Territory*. Fish. and Environ. Canada. 115pp.
- Parker, G. R. 1973. Distribution and densities of wolves within barren ground caribou range in northern mainland Canada. – *J. Mammal.* 54 (2): 341–348.
- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. – *Can. J. Zool.* 70: 1494–1503.
- Skoog, R. O. 1968. *Ecology of caribou (Rangifer tarandus granti) in Alaska*. Ph. D. Thesis. University of California, Berkeley. 699 pp.
- Smits, C. M. M. 1991. *Status and seasonal distribution of moose in the northern Richardson mountains*. Yukon Fish & Wildl. Br. Rep. TR-91-2. 63pp.
- Kuyt, E. 1972. Food habits and ecology of wolves on barren-ground caribou range in the Northwest Territories. – *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser.* 21: 36pp.
- Le Resche, R. E. 1975. *Porcupine caribou herd studies, Alaska Dep. Fish and Game, Fed Aid in Wildl. Rest. Project W-17-5*. Juneau. 21 pp.
- Mech, L. D. 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. – *Int. Congr. Game Biol.* 11: 315–322.
- Mech, L. D. 1977. Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack. Pages 55–83 – In: Phillips, R. L. & Jonkel, C. (eds.). *1975 Predator Symposium*. Montana Forest and Conservation Experiment Station, Univ. of Montana, Missoula, Montana.
- Mech, L. D., Adams, L. G., Meier, T. J., Burch, J. W., & Dale, B. W. 1998. *Wolves of Denali*. University of Minnesota Press, Minneapolis. 227 pp.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with North American moose. – *Ecology* 75: 478–488.
- Messier, F. 1995. Trophic interactions in two northern wolf-ungulate systems. – *Wildlife Research* 22: 131–146.
- Messier, F., & Crete, M. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. – *Oecologia* 65:503–512.
- Miller, F. L., Gunn, A. Broughton, E. 1988. Surplus killing as exemplified by wolf predation on newborn caribou. – *Can. J. Zool.* 63: 295–300
- Stephenson, R. O. 1994. Wolf survey-inventory progress report. – In: Hicks, M. (ed.). *Wolf*. Alaska Dep. Fish and Game Fed. Aid in Wildl. Rest. Progr. Rep. Proj. W-24-2, pp. 187–195.
- Stephenson, R. O., & James, D. D. 1982. Wolf movements and food habits in northwest Alaska. – In: Harrington, F. H. & Paquet, P. C. *Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation*. Noyes, Park Ridge, N.J., pp. 434–440.
- Thomas, D. C. 1995. A review of wolf-caribou relationships and conservation implications in Canada. – In: Carbyn, L. N., Fritts, S. H. & Seip, D. R. (eds.). *Ecology and conservation of wolves in a changing world: proceedings of the Second North American Wolf Symposium*. Canadian Circumpolar Institute, Univ. of Alberta, Edmonton, Alberta, pp. 261–273.
- Thurber, J. M. & Peterson, R. O. 1993. Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. – *J. Mammal.* 74: 879–889.
- Walsh, N. E., Griffith, B. & McCabe, T. R. 1995. Evaluating growth of the Porcupine caribou herd using a stochastic model. – *J. Wildl. Manage.* 59: 262–272.
- Youngman, P. M. 1975. *Mammals of the Yukon Territory*. Publications of Zool. No. 10. National Museums of Canada, Ottawa. 192pp.