

Taux de mortalité des orignaux causé par les loups au Yukon

Kill rate by wolves on moose in the Yukon

R.D. Hayes, A.M. Baer, U. Wotschikowsky, and A.S. Harestad

Received February 1, 1999. Accepted August 31, 1999.

R.D. Hayes.¹ Yukon Fish and Wildlife Branch, Haines Junction, Box 5429, Haines Junction, YT Y0B 1L0, Canada.

A.M. Baer. Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 2C6, Canada.

U. Wotschikowsky. Munich Wildlife Society, Linderhof 2, D-82488 Ettal, Germany.

A.S. Harestad. Department of Biological Sciences, Simon Fraser University, Burnaby, BC V5A 1S6, Canada.

¹Author to whom all correspondence should be addressed.

Can. J. Zool. 78: 49–59 (2000)

Résumé

Nous avons étudié la prédation par le Loup gris (*Canis lupus*) dans un système d'où une proportion importante des loups ont été retirés à un moment où les populations de loups, d'Orignaux (*Alces alces*) et de Caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) étaient en plein essor. Nous avons suivi 21 meutes de loups pendant quatre hivers au cours desquels nous avons mesuré la sélection des proies, la proportion de proies tuées et les facteurs écologiques qui peuvent influencer le comportement d'attaque mortelle. La prédation par les loups s'est avérée **additive** au sein des populations d'orignaux et de caribous. Les taux d'attaques mortelles par des individus étaient fonction inverse de la taille de la meute et indépendants de la densité des proies ou de l'épaisseur de la neige. Le comportement détritivore du Grand Corbeau (*Corvus corax*) a eu pour effet de diminuer la quantité de viande d'ongulé que pouvaient consommer les loups, particulièrement au sein des meutes plus petites. Le taux d'attaques mortelles de jeunes orignaux par les loups n'était pas relié au nombre de jeunes orignaux disponibles chaque hiver. Les loups n'ont pas transféré leurs efforts de prédation vers d'autres proies lorsque le rapport caribous : orignaux a augmenté en hiver. Les taux de prédation exercée par les loups sur les orignaux correspondent particulièrement bien au modèle basé sur le nombre et la taille des meutes que forment les loups chaque hiver.

[Traduit par la Rédaction]

INTRODUCTION

La prédation par les loups (*Canis lupus*) est l'un des principaux facteurs limitant les populations d'orignaux (*Alces alces*) (Peterson 1977 ; Gasaway et al. 1983, 1992 ; Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987 ; Ballard et Van Ballenberghe 1997) et de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) (Gasaway et al. 1983 ; Gauthier et Theberge 1985 ; Edmonds 1988 ; Seip 1991a, 1992). Déterminer comment les loups se comportent face à la variation de la disponibilité des proies peut fournir des informations sur la nature de leur **réponse fonctionnelle** (Theberge 1990 ; Messier 1991, 1994 ; Seip 1991b ; Dale et al. 1994 ; Hayes et Harestad 2000b). Pour mieux comprendre la **réponse fonctionnelle**, il est nécessaire de mesurer les

taux de mortalité infligés par les loups pour différentes densités de proies, tout en contrôlant les autres variables écologiques susceptibles d'influencer ces taux (Boutin 1992).

L'approvisionnement en proies des prédateurs dépend à la fois du nombre d'individus et de leur vulnérabilité face à la prédation (Solomon 1949). La vulnérabilité des ongulés à la prédation par les loups dépend (*i*) de la densité des proies (Messier et Crête 1985 ; Messier 1991, 1994) ; (*ii*) de l'âge, de la taille et de la condition physique des proies (Peterson et Page 1983 ; Ballard et al. 1987) ; (*iii*) de la disponibilité d'autres proies (Peterson et Page 1983) ; (*iv*) de la faible plasticité des loups face au changement de proie (Mech et Karns 1977) ; et (*v*) de l'épaisseur de la neige (Peterson 1977 ; Huggard 1993 ; Mech et al. 1998). Le taux de mise à mort a été mis en relation avec la taille de la meute de loups (Hayes et al. 1991 ; Thurber et Peterson 1993).

Nous décrivons le comportement de prédation des loups au cours d'une période où les populations de loups, d'orignaux et de caribous étaient toutes en augmentation. Nous examinons si la prédation hivernale constituait une mortalité additive ou compensatoire pour les ongulés. Nous examinons également l'influence de la densité des loups, de la taille des meutes, de la densité des orignaux, de la disponibilité des caribous comme proies, de l'abondance des petits mammifères et de l'épaisseur de la neige sur la sélection des proies et le taux de mortalité par les loups. Nous estimons la proportion d'orignaux tués par les loups en hiver et évaluons l'importance de la prédation par les loups sur la survie des orignaux adultes et des petits.

Nous avons testé quatre hypothèses concernant la prédation par les loups :

H₀1 : La prédation par les loups constitue une mortalité additive pour les populations de proies ;

H₀2 : Le taux de mortalité par les loups dépend de la densité des proies ;

H_a2 : Le taux de mortalité par les loups est indépendant de la densité des proies et lié à la taille de la meute ;

H₀3 : Le taux de mortalité des faons par les loups dépend de la proportion de faons vivants en hiver ;

H₀4 : Le taux de mortalité des orignaux par les loups diminue lorsque la disponibilité des caribous dépasse celle des orignaux.

METHODES

Nous avons étudié les taux de prédation des loups en hiver dans la zone d'étude du lac Finlavson (FSA), d'une superficie de 23 000 km², située dans le centre-est du Yukon (62° N, 128° O), entre février 1990 et mars 1994. Hayes et Harestad (2000a) décrivent cette zone d'étude. Le nombre de loups a diminué dans la région au cours des années 1980 (R. Farnell, Direction de la pêche et de la faune du Yukon, C.P. 2703, Whitehorse, YT Y1A 2C6, Canada, données non publiées), et la population de loups a augmenté rapidement pendant notre étude (Hayes et Harestad 2000a).

D'autres biologistes ont estimé l'abondance des orignaux dans deux régions de la FSA avant (Jingfors 1988) et pendant notre étude (Larsen et Ward 1995). Dans la région de North Cano, l'effectif d'orignaux a augmenté chaque année à un taux fini de 1,16 entre novembre 1987 et 1991, pour une densité de 339 ± 61 (moyenne \pm intervalle de confiance à 90% (IC))

d'originaux/1 000 km² (Larsen et Ward 1995). **De même**, dans la région du lac Frances, la population d'originaux a augmenté à un taux fini de 1,18, pour une densité de 381 ± 80 (moyenne \pm IC à 90%) d'originaux/1 000 km² durant l'hiver 1992 (Larsen et Ward 1995). Nous avons calculé la densité moyenne d'originaux pour les deux régions durant les hivers 1990 et 1991 en interpolant entre ces relevés, en supposant un taux de croissance constant (Annexe, Tableau A1).

Nous avons extrapolé le taux de croissance entre 1992 et 1993 à partir des données de Larsen et Ward (1995). De 1993 à 1994, nous avons projeté l'évolution de la population sur la base des taux de mortalité des adultes et de recrutement des faons, selon la formule de Hatter et Bergerud (1991) : $\lambda = (1 - M) / (1 - R)$, où M est le taux de mortalité des adultes et R la proportion de faons observés en mars 1994 (Annexe, Tableau A1). Nous avons estimé que la densité globale d'originaux dans la FSA était passée de 263/1 000 km² en 1990 à 443/1 000 km² en 1994 (Annexe, Tableau A1). **Après 1994, les taux de survie des faons et la densité d'originaux ont apparemment diminué dans la région.** En 1996, R. Ward (Direction de la pêche et de la faune du Yukon, C.P. 2703, Whitehorse, YT Y1A 2C6, Canada, données non publiées) a estimé les densités d'originaux à $278 \pm 53/1\ 000\ km^2$ (moyenne + IC à 90%) dans la région de North Canol et à $337 \pm 71/1\ 000\ km^2$ (moyenne + IC à 90%) dans la région de Frances Lake. Ces densités ne différaient pas de manière significative des estimations de 1991, mais semblaient avoir diminué par rapport à notre estimation prévisionnelle de 1994 (Annexe, Tableau A1).

Les **caribous** ont été dénombrés à l'aide d'enquêtes par blocs aléatoires stratifiés en 1987 (Farnell et MacDonald 1988), 1991 et 1996 (R. Farnell, données non publiées). Le troupeau a augmenté à un taux fini moyen de 1,18, atteignant $5\ 950 \pm 18\%$ (moyenne \pm IC à 90%) d'animaux à l'hiver 1991 (R. Farnell, données non publiées). **Après 1991, la croissance du troupeau a ralenti et a peut-être diminué d'ici 1996, à mesure que le recrutement baissait.** La taille du troupeau en 1996 était de $4\ 536 \pm 12\%$ (moyenne \pm IC à 90%) d'animaux, mais a été ajustée à environ 5 000 en raison de mâles manquants dans les recensements.

Hayes et Harestad (2000a) décrivent des méthodes d'estimation de la densité des loups et des techniques de radiotélémetrie. Nous avons défini le taux de prédation comme le nombre d'originaux tués par jour par chaque loup (pour étudier la dynamique de la population d'originaux) ou la biomasse totale (kg) de proies ongulées tuées par jour par chaque loup (pour étudier les taux de consommation des loups). La superficie parcourue quotidiennement par chaque meute a été estimée à partir de polygones convexes couvrant 100% de la zone (Ackerman et al. 1990).

Nous avons estimé les taux de prédation en localisant les meutes de loups équipés de colliers émetteurs à intervalles réguliers en février et mars 1990 et 1992, ainsi qu'en mars 1991 et 1994. Nous avons défini chaque série de relocalisations quotidiennes ou biquotidiennes consécutives comme une période de prédation. Nous avons défini la taille d'une meute de loups comme le nombre moyen de loups observés au cours de chaque période de prédation (Messier 1994 ; Dale et al. 1995). Les équipages d'avion ont observé le comportement des loups en utilisant les méthodes de Mech (1974). Lorsque les observateurs localisaient un signal radio, ils comptaient les loups et fouillaient la zone à la recherche de carcasses

d'ongulés. Si la plupart des membres de la meute n'étaient pas observés, les équipages d'avion suivaient les pistes de loups pour retrouver les individus manquants et localiser les proies tuées. Depuis les airs, nous avons classé tous les orignaux morts en deux catégories : les faons et les non-faons (jeunes d'un an et adultes confondus), en fonction des différences de taille et de morphologie (Peterson 1977).

L'intervalle entre les localisations variait en fonction de la composition des espèces d'ongulés dans les territoires de la meute. Les loups passent généralement plus de 48 heures à s'occuper d'une carcasse d'orignal (Peterson et al. 1984 ; Messier et Crête 1985 ; Ballard et al. 1987 ; Hayes et al. 1991). Par conséquent, nous localisions une meute toutes les 24 à 48 h si seules des proies de type orignal étaient disponibles, et deux fois par jour, généralement entre 9 h et 11 h et entre 16 h et 19 h, si des caribous étaient également disponibles. Nous avons comparé les taux de mise à mort aux intervalles de localisation afin de vérifier l'existence d'un éventuel biais temporel. Si une meute n'était pas observée pendant plus de 3 jours consécutifs, nous mettions fin à l'observation, car un orignal pouvait être tué et consommé au cours de cette période (Peterson et al. 1984 ; Hayes et al. 1991).

Nous avons classé les causes de mortalité des ongulés en trois catégories : la prédation par les loups, les autres causes naturelles et les causes humaines. Nous avons supposé que les loups avaient tué un animal lorsqu'il y avait des traces de sang frais, ou lorsque des traces dans la neige indiquaient que l'animal avait été récemment attaqué par des loups.

Nous avons supposé que les loups se nourrissaient de charognes si une carcasse était trouvée couchée sur son sternum (Stephenson et Sexton 1974 ; Ballard et al. 1987 ; Hayes et al. 1991) ou s'il y avait des signes indiquant que d'autres animaux s'étaient nourris de la carcasse avant les loups. Les causes humaines comprenaient la mise à mort par des chasseurs ou des trappeurs, ou le fait d'avoir été percuté par un véhicule.

Nous avons examiné un échantillon de carcasses de proies in situ chaque hiver afin de déterminer leur sexe, leur âge et leur état physique. Le sexe des orignaux a été déterminé à partir des pédicules des bois et de la morphologie de l'iléon, et celui des caribous à partir de la taille et de la forme des bois. Nous avons prélevé des barres incisives sur les orignaux tués afin de déterminer leur âge (Sergent et Pimlott 1959).

Nous avons également prélevé des os longs sur les orignaux et les caribous abattus afin d'évaluer leur état nutritionnel (Neiland 1970). Nous avons conservé les os congelés afin de minimiser les pertes par déshydratation (Peterson et al. 1982). Même lorsque les carcasses d'orignaux étaient en grande partie consommées, il était souvent possible de déterminer s'il s'agissait d'un jeune ou d'un adulte grâce à la taille et à la forme des bouses d'orignal présentes sur place.

Nous avons estimé la masse vivante des femelles adultes à la fin de l'hiver à 375 kg (Franzmann et al. 1978) et celle des mâles adultes à 413 kg (Schwartz et al. 1987). Nous avons attribué une masse de 400 kg aux animaux de sexe inconnu, 250 kg aux jeunes d'un an, 150 kg aux faons (Ballard et al. 1987), 152 kg aux caribous adultes (R. Florkiewiez, Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 2C6, Canada, données non publiées),

55 kg aux faons de caribou (Skoog 1968) et 75 kg aux mouflons de Dall (*Ovis dalli dalli*) (Sumanik 1987 ; Haves et al. 1991).

La biomasse consommable du caribou représentait 75% de la masse vivante (Ballard et al. 1987). Nous avons estimé que la biomasse consommable de l'original était de 65% après avoir pesé 7 carcasses d'original le jour où les meutes de loups les avaient abandonnées. Les corbeaux (*Corvus corax*) étaient d'importants charognards dans notre zone d'étude pendant l'hiver (Promberger 1992). Nous avons utilisé les données de Promberger (1992) pour ajuster la consommation des loups en tenant compte de la charogne consommée par les corbeaux, en fonction de la taille de la meute de loups.

Nous avons défini le taux de prédation comme la proportion de proies tuées quotidiennement (Messier 1994). Nous avons estimé le taux de prédation hivernal en multipliant les taux de mise à mort quotidiens par 182 jours, puis en divisant le résultat par la densité moyenne d'originaux.

Les données annuelles sur la neige ont été recueillies début mars dans 7 stations de notre zone d'étude (G. Ford, Ressources en eau du gouvernement du Canada, Whitehorse, Yukon, données non publiées). Nous avons comparé les taux de mise à mort à la profondeur de neige en mars obtenue à partir de la station la plus proche du territoire de chaque meute. Nous avons utilisé une analyse de régression linéaire pour examiner les relations entre le taux de mise à mort et plusieurs variables indépendantes.

RESULTATS

Types d'ongulés tués par les loups

Au cours de tous ces hivers, nous avons trouvé 326 carcasses d'ongulés, dont 291 originaux (89%), 30 caribous, 1 mouflon de Dall et 4 proies non identifiables. Nous avons déterminé que 286 originaux avaient été tués par des loups (Tableau 1). Nous avons inspecté 51 sites de prédation in situ. Au cours des périodes d'étude du taux de prédation, nous avons recensé 179 originaux et 25 caribous tués (Annexe, Tableau A2).

Tableau 1. Proportion de petits d'originaux tués par les loups et résultats des recensements de composition en fin d'hiver

Year	Wolf-killed moose		Moose in March population		$H_0: P_k = P_p$	
	No.	Proportion of calves (P_k)	No.	Proportion of calves (P_p)	χ^2	P
1990	55	0.55	156	0.36	13.8	<0.01
1991	16	0.25	265	0.37	1.0	<0.01
1992	135	0.26	215	0.26	1.2	0.28
1993	33	0.12	101	0.22	0.6	0.44
1994	47	0.32	332	0.11	14.3	<0.01

Note: The χ^2 values show the differences between the proportion of calves in the kill sample (observed) and the proportion of live calves in winter (expected). Yates' corrected χ^2 was used for 1991 and 1993 because of small sample sizes of calves in the kill sample.

Les loups s'attaquaient plus souvent aux **faons** qu'aux autres classes d'âge. Les faons représentaient 31% ($n = 88$) des originaux tués (Tableau 1). Nous n'avons constaté aucune

relation cohérente entre la proportion de faons dans le régime alimentaire des loups et la proportion de faons disponibles chaque hiver (Tableau 1).

L'âge des 27 orignaux adultes tués dont l'âge a été déterminé était de $8,9 \pm 0,9$ (moyenne + SE) ans, allant de 2 à 15 ans (Fig. 1). Les loups ont tué 28 femelles et 18 mâles (âgés de plus d'un an). L'âge moyen ne différait pas entre les sexes. Nous avons trouvé 30 carcasses de caribous, mais nous n'avons pas pu distinguer le sexe ou l'âge depuis l'avion. De grandes meutes de loups ont entièrement consommé les caribous en quelques heures, ne laissant que peu de restes pour l'identification.

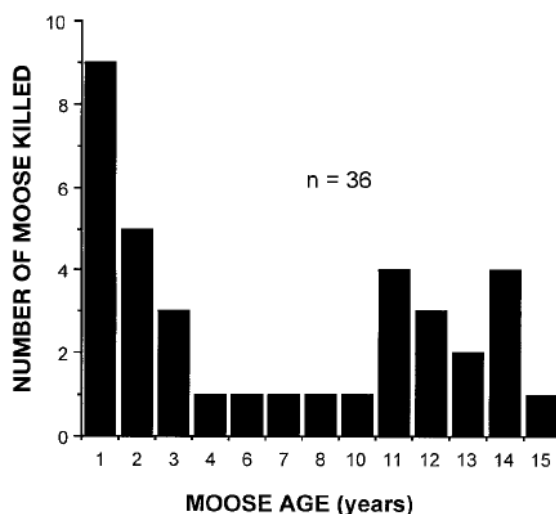


Fig. 1. Fréquence des orignaux appartenant à des classes d'âge supérieures à celle des faons qui ont été tués par des loups pendant l'hiver dans la zone d'étude

Presque toutes les proies tuées ne semblaient pas en état de famine au moment de leur mort. Les seuils de famine sont <10% de graisse médullaire pour les faons d'orignaux et <20% pour les adultes (Peterson et al. 1984). La teneur en graisse médullaire des faons tués par les loups ($n = 23$) était de $34 \pm 4\%$ (moyenne \pm SE ; intervalle 11-78 %) et celle des adultes ($n = 26$) de $77 \pm 3\%$ (moyenne \pm SE ; intervalle 52-95 %) (Fig. 2). Aucun orignal ne se trouvait en état de famine, mais 35% des faons en étaient proches. Sept caribous adultes présentaient une teneur en graisse médullaire de $66 \pm 14\%$ (moyenne \pm SE) (fourchette de 8 à 95%).

Taux de mise à mort et de consommation par les loups

Nous avons étudié les taux de mise à mort dans 21 meutes de loups différentes au cours de 4 hivers (Annexe, Tableau A2). La taille des meutes en déplacement variait de 2 à 20 loups. La période de prédation était de $20 \pm 1,3$ (moyenne \pm SE) jours, allant de 6 à 39 jours (Annexe, Tableau A1). Nous avons mesuré les taux de mise à mort des petites meutes (2 ou 3 loups) pendant 18 périodes de prédation, des meutes moyennes (4 à 9 loups) pendant 13 périodes et des grandes meutes (210 loups) pendant 14 périodes. Au total, nous avons échantillonné les taux de mise à mort de 283 loups pendant 6 153 jours-loups (982 jours-meute). Nous avons observé des meutes pendant $71 \pm 0,9\%$ (moyenne \pm SE) de tous les jours au cours des périodes de prédation (Annexe, Tableau A2).

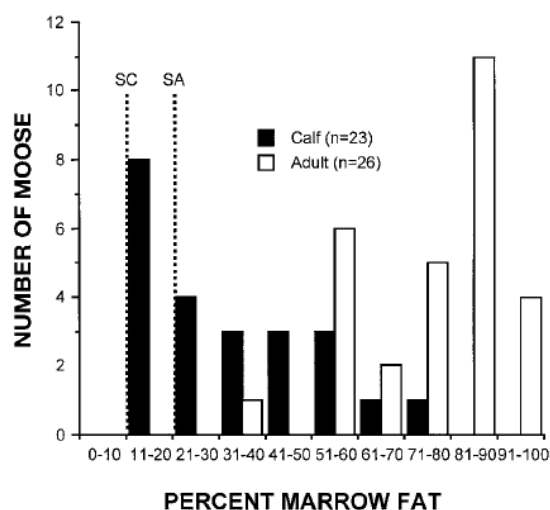


Fig. 2. Indices de graisse médullaire (%) chez les orignaux adultes et les petits tués par des loups pendant l'hiver. « SA » correspond au niveau de famine chez les orignaux adultes et « SC » au niveau de famine chez les petits (Gasaway et al. 1992)

Les orignaux représentaient 94% (57 764 kg) de la biomasse des ongulés tués. Les taux de chasse étaient de $0,045 \pm 0,004$ (moyenne \pm ET ; intervalle 0,013-0,123) orignal/jour/loup et de $0,193 \pm 0,085$ orignal/jour/loup. D'autres études ont montré que la taille de la meute influençait fortement les taux de chasse (Hayes et al. 1991 ; Thurber et Peterson 1993 ; Dale et al. 1994). Le modèle log-transformé $y = \log_{10}$ de la taille de la meute minimisait l'hétéroscédasticité tant pour les kilogrammes (masse) de proies tuées par loup chaque jour (KGWD) que pour le nombre d'orignaux tués par loup chaque jour (MWD). $Y = \log_{10}$ de la taille de la meute constituait le meilleur modèle linéaire pour la période entre deux chasses à l'orignal (jours par chasse à l'orignal, DMK). Thurber et Peterson (1993) ont utilisé les mêmes modèles log-transformés dans une analyse similaire des taux de prédation des loups.

Comme nous avons mesuré les taux de prédation de certaines meutes à plusieurs reprises, nous avons examiné les données pour détecter d'éventuels problèmes de dépendance. Nous avons examiné une équation de régression pour KGWD et la taille de la meute en utilisant les données de la dernière (ou unique) période de prédation pour les 21 meutes différentes étudiées ($y = -17,4 - 5,35 \log_{10}$ taille de la meute). Les paramètres différaient peu de l'équation pour les données de prédation regroupées ($y = -16,8 - 5,4 \log_{10}$ taille de la meute). Nous avons donc utilisé les taux regroupés dans nos analyses de régression. Nous avons également cherché à déterminer s'il existait un lien entre le taux de mise à mort et les intervalles entre les relocalisations, exprimés en pourcentage de jours où des loups ont été observés. Nous n'avons trouvé aucune corrélation (Tableau 2), ce qui indique que nous avons échantillonné les activités quotidiennes suffisamment souvent pour détecter la plupart des mises à mort.

Le taux de mise à mort n'était significativement corrélé qu'avec la taille de la meute de loups (Tableau 2). Il n'était pas lié (i) à la superficie quotidienne (km²) parcourue par les meutes de loups, (ii) au pourcentage de jours où les loups ont été suivis, (iii) au rapport annuel entre le nombre de loups et le nombre d'orignaux, (iv) au nombre de meutes de loups, (v) à l'épaisseur de la neige, ni (vi) à la densité d'orignaux (Tableau 2). Le taux de mise à mort des faons par les loups (nombre de jours de suivi par faon tué) n'était lié à aucune variable, y compris la proportion de faons vivants en hiver (Tableau 2).

Tableau 2. Résultats de l'analyse de régression linéaire des taux de prédation des loups sur les ongulés (kg/loup/jour), les orignaux (orignaux/loup/jour) et les intervalles entre les prises d'orignaux (\log_{10} jours/prise d'original) et de veaux d'original (\log_{10} jours/prise de veau d'original) en fonction de diverses variables indépendantes

Dependent variable	Independent variable	r^2	df	P
kg/wolf/day	km ² /day	0.01	44	0.49
	Moose density	0.03	44	0.28
	Moose/wolf	0.002	44	0.78
	Number of packs	0.001	44	0.97
	Percentage of days seen	0.03	44	0.28
	\log_{10} pack size	0.40	44	<0.001
Moose/wolf/day	\log_{10} pack size	0.57	43	<0.001
\log_{10} days/kill	km ² /day	0.001	43	0.87
	Moose density	0.02	43	0.93
	Moose/wolf	0.006	43	0.98
	Percentage of days seen	0.10	43	0.52
	Snow depth	0.003	41	0.75
	Pack size	0.37	43	<0.001
\log_{10} days/calf kill	Moose density	0.001	31	0.90
	Percentage of moose calves alive in late winter	0.001	31	0.84
	Pack size	0.004	44	0.74
	Snow depth	0.008	41	0.58

Note: Values in boldface type indicate that the independent variable is significantly related.

Le KGWD ($r^2 = 0,40$, $df = 44$, $P < 0,001$) et le MWD (Fig. 3 ; $r^2 = 0,57$, $df = 43$, $P < 0,001$) étaient tous deux inversement proportionnels à la taille de la meute. Le DMK du logo était inversement proportionnel à la taille de la meute de loups (Fig. 4 ; $r^2 = 0,37$, $df = 43$, $P < 0,001$). Nous avons exclu les petites meutes afin de vérifier si les taux de mise à mort restaient significativement corrélés à la taille des meutes plus importantes (4 à 20 loups). Le KGWD est resté inversement proportionnel à la taille de la meute ($r^2 = 0,37$, $df = 26$, $P = 0,001$). L'exclusion des petites meutes n'a pas amélioré la relation entre \log_{10} DMK et la densité d'orignaux ($r^2 = 0,007$, $df = 25$, $P = 0,69$). L'exclusion des couples de loups a amélioré la relation entre le \log_{10} nombre de jours/meute et le nombre de faons tués et le rapport entre le nombre de faons vivants et le nombre d'orignaux adultes ($r^2 = 0,11$, $df = 24$, $P = 0,11$), mais cette amélioration n'était pas significative.

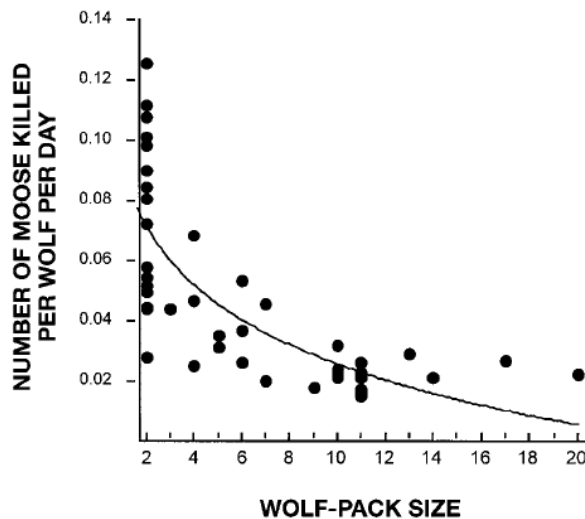


Fig. 3. Taux de proies tuées en hiver par des meutes de loups de différentes tailles dans la FSA ($\log_{10} y = 0,93 - 0,03x$)

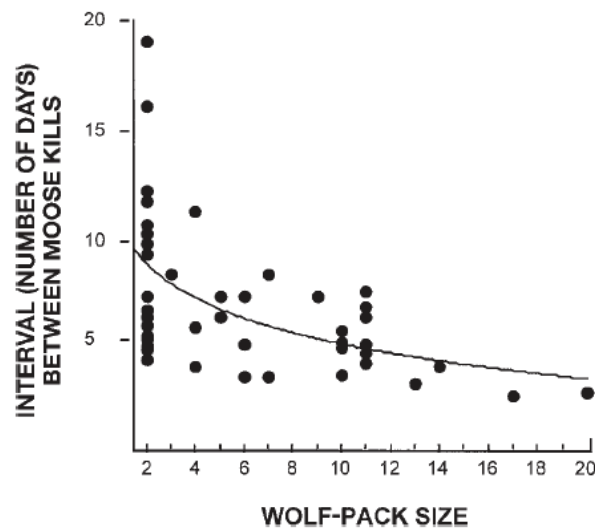


Fig. 4. Intervalles entre les proies d'élan capturées pendant l'hiver par des meutes de loups de différentes tailles dans la FSA ($\log_{10} y = 0,93 - 0,03x$)

Il n'y avait aucune corrélation entre la superficie quotidienne (km^2) parcourue par les loups (c'est-à-dire le taux de recherche de proies) et la taille de la meute \log_{10} ($r^2 = 0,02$, $df = 44$, $P = 0,33$). Les petites meutes parcouraient 23 ± 5 (moyenne \pm SE) km/jour , les meutes moyennes $18 \pm 5 \text{ km}/\text{jour}$ et les grandes meutes $28 \pm 4 \text{ km}/\text{jour}$. La superficie quotidienne parcourue n'était liée ni à la densité d'orignaux ($r^2 = 0,04$, $df = 44$, $P = 0,18$) ni au rapport entre le nombre d'élan et le nombre de loups ($r^2 = 0,04$, $df = 44$, $P = 0,17$). Ces relations non significatives indiquent que la concurrence pour les ressources en proies n'a pas influencé le taux de recherche de proies des loups.

Nous n'avons constaté aucune différence dans les durées de traitement (nombre de jours passés par les meutes sur les proies) entre les orignaux adultes ($n = 65$, $2,9 \pm 0,17$ (moyenne \pm SE) jours) et les orignaux nouveau-nés ($n = 35$, $2,6 \pm 0,22$ jours). Les durées de gestion des orignaux adultes ne différaient pas (test de Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 5,4$, $n = 65$, $P = 0,07$) entre les petites meutes ($n = 17$ proies, $3,3 \pm 0,19$ jours), les meutes moyennes ($n = 19$, $3,1 \pm 0,5$ jours) et les grandes meutes ($n = 29$ proies, $2,6 \pm 0,16$ jours).

Le **temps de manipulation** des faons différait selon la taille de la meute (analyse de variance (ANOVA), $F_{[37]} = 3,9$, $P = 0,03$). Les petites meutes ont mis en moyenne $3,3 \pm 0,3$ jours (moyenne \pm ET, $n = 16$ proies), les meutes moyennes $2,5 \pm 0,3$ jours ($n = 8$ proies) et les grandes meutes $2,0 \pm 0,3$ jours ($n = 29$). Les caribous tués ($n = 13$) ont été traités pendant $1,3 \pm 0,1$ jour en moyenne. Nous avons observé que certaines grandes meutes consommait les caribous en **quelques heures**, ce qui rendait difficile l'estimation précise du temps de traitement des caribous.

Un grand nombre de caribous hivernants étaient disponibles pour 4 meutes au cours de 11 périodes de prédation. Bien que les caribous aient largement surpassé les orignaux en nombre, les meutes ont tout de même tué plus d'orignaux ($n = 40$) que de caribous ($n = 20$). La **biomasse** des orignaux tués par chacun de ces loups par jour était de $7,9 \pm 0,7$ (moyenne \pm SE) kg , contre $2,5 \pm 0,6$ kg pour les caribous.

La disponibilité des lièvres d'Amérique n'a pas influencé le taux de mise à mort des orignaux par les loups. Les lièvres étaient abondants en 1990 et 1991, mais leur population s'est effondrée pendant l'hiver (Krebs et al. 1995). Nous avons testé les effets de la disponibilité des lièvres en comparant le KGWD à la taille de la meute \log_{10} , imbriquée dans les périodes de présence et d'absence de lièvres d'Amérique. Le taux de mortalité n'était pas corrélé à la disponibilité des lièvres (modèle ANOVA imbriqué, $F_{[1]} = 0,12$, $P = 0,91$).

Tableau 3. Proportion d'orignaux (toutes catégories confondues) et faons non-petits tués par les loups chaque hiver, de 1990 à 1994

Winter	Total no. of moose ^a	No. killed ^b	% of total killed	Total no. of non-calves ^c	No. of non-calves killed ^d	% of non-calves killed
1990	4537	436	0.10	2904	196	0.07
1991	5313	736	0.14	3347	552	0.16
1992	6227	912	0.15	4608	675	0.15
1993	6952	991	0.14	5422	872	0.16
1994	7642	1037	0.14	6801	705	0.10

^aBased on mean moose density (Appendix, Table A1), a total area of 23 000 km², and 75% habitable moose range (our calculations).

^bBased on the pack kill rate for the winter period.

^cFrom Table 1 (proportion of non-calf moose seen in March obtained by subtraction).

^dFrom Table 1 (proportion of non-calf moose killed by wolves obtained by subtraction).

Ni le DMK ni le nombre de jours/faon tué par la meute de Logo n'étaient corrélés à l'épaisseur de la neige en mars (Tableau 2). La hauteur de neige ne différait pas d'une année à l'autre (ANOVA, $F_{[33]} = 0,66$, $P = 0,63$), variant de 79 à 94 cm. La vulnérabilité de l'orignal à la prédation par les loups augmente lorsque la hauteur de neige dépasse 90 cm (Peterson 1977 ; Peterson et al. 1984). Cette hauteur de neige n'a pas été dépassée la plupart des hivers. Nous avons estimé la consommation en tenant compte (RA) et sans tenir compte (NRA) de la prédation par les corbeaux. Sur la base des résultats d'essais simulés dans notre zone d'étude, Promberger (1992) a estimé que les corbeaux pouvaient éliminer 50% de la biomasse d'ongulés d'un couple de loups, 33% d'une meute de 6 loups et 10% d'une meute de 10 loups ou plus. Le taux NRA était de $8,7 \pm 0,9$ (moyenne \pm SE) kg/loup par jour, et présentait une corrélation négative avec \log_{10} de la taille de la meute ($r^2 = 0,40$, $df = 44$, $P < 0,0001$). Les loups des petites meutes consommaient apparemment $12,7 \pm 1,5$ kg/loup/jour, ceux des meutes moyennes $7,6 \pm 1$ kg, et ceux des grandes meutes $4,6 \pm 0,3$ kg.

Le taux de RA restait corrélé au logarithme de la taille de la meute, mais les différences de taille entre les meutes étaient réduites ($r^2 = 0,13$, $df = 44$, $P = 0,014$). La consommation des charognes par les corbeaux a réduit la biomasse disponible à $6,4 \pm 0,8$ (moyenne \pm SE) kg/loup par jour pour les petites meutes, à $5,7 \pm 0,9$ kg pour les meutes de taille moyenne et à $4,1 \pm 0,9$ kg pour les grandes meutes. Le taux de RA différait entre les trois classes de taille de meute (test de Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 6,1$, $df = 2$, $P = 0,04$).

Taux de prédation des loups sur les orignaux

Les petites meutes ($n = 17$ périodes) ont tué $27 \pm 2,4$ (moyenne \pm ET) orignaux chaque hiver, les meutes moyennes ($n = 12$) $35 \pm 3,8$ orignaux, et les grandes meutes ($n = 14$) $46 \pm 3,5$ orignaux. Nous avons modélisé la prédation hivernale sur les orignaux en appliquant ces taux à des meutes dont la composition était connue chaque hiver. À mesure que le nombre de meutes de loups dans la région augmentait, passant de 14 en 1990 à 24 en 1994 (voir le Tableau 2 dans Hayes et Harestad 2000a), les loups ont augmenté leurs prises d'orignaux de

437 à 1 037 (Tableau 3). À titre de comparaison, nous avons modélisé la prédation sur les orignaux en appliquant le taux de mortalité moyen global attribué aux loups (0,045 orignal/jour/loup) et le nombre de loups vivants chaque hiver (voir le Tableau 2 dans Hayes et Harestad 2000a). La méthode de la moyenne globale a donné un taux de mortalité estimé des orignaux en 1994 qui était près de deux fois supérieur au taux de mortalité par meute (Fig. 5).

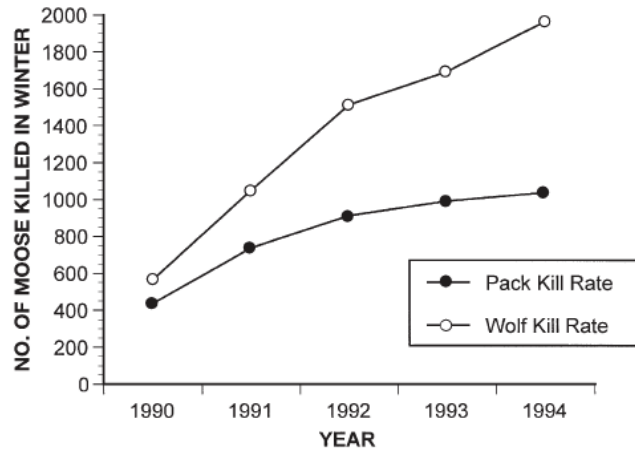


Fig. 5. Deux modèles illustrant les taux de prédation des loups sur les orignaux, basés sur la moyenne générale des taux de prédation par les loups et sur les taux de prédation par meute pour chaque année de l'étude

Nous avons estimé que les loups éliminaient 10 à 15% de l'ensemble des orignaux et 7 à 16% des orignaux plus âgés que les petits pendant l'hiver (Tableau 3). Nous avons constaté une forte relation négative entre la densité annuelle de loups (Tableau 2 dans Hayes et Harestad 2000a) et le pourcentage de faons vivants en mars (Fig. 6 ; $r^2 = 0,86$, $df = 4$, $P = 0,02$). Nous avons constaté une relation similaire pour les petits de caribou (Fig. 6 ; $r^2 = 0,80$, $df = 4$, $P = 0,04$).

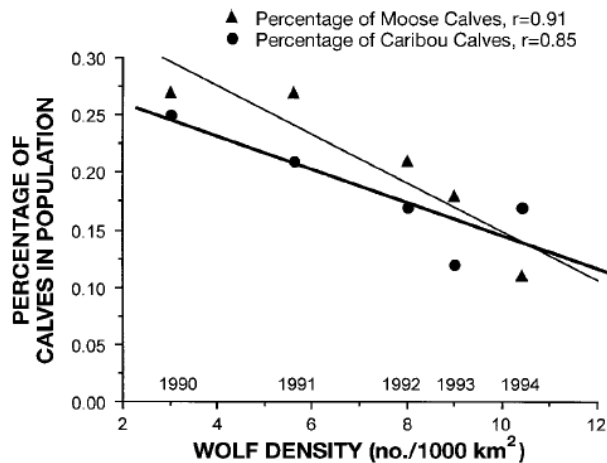


Fig. 6. Relations entre les taux de survie des orignaux et des petits de caribou et la densité de loups dans la FSA au cours de chaque hiver. Le pourcentage de faon d'orignaux a été estimé à partir des recensements effectués en mars et celui des petits de caribou à partir des recensements effectués en octobre (R. Farnell, données non publiées). La ligne épaisse représente la relation pour les petits de caribou et la ligne fine celle pour les petits orignaux

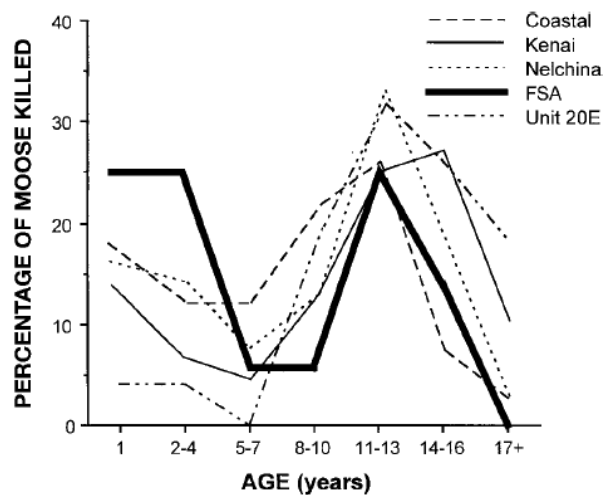


Fig. 7. Âges des orignaux (à l'exception des petits) tués par des loups au cours de la présente étude (FSA) et de quatre autres études menées en Alaska et au Yukon. Les autres sources de données étaient les suivantes : péninsule de Kenai, en Alaska, d'après Peterson et al. (1984) ; Nelchina, en Alaska, d'après Ballard et al. (1987) ; montagnes côtières, au Yukon, d'après Hayes et al. (1991) ; et unité de gestion du gibier 20E, en Alaska, d'après Gasaway et al. (1992)

DISCUSSION

Vérification des hypothèses

H₀₁ : la prédation par les loups constitue une **mortalité additive** pour les populations de proies. Nous avons trouvé des éléments qui viennent étayer notre hypothèse selon laquelle la prédation par les loups constituait une mortalité additive tant pour les orignaux que pour les caribous. **La prédation par les loups est généralement additive lorsque les proies se situent en dessous du « plafond nutritif et climatique »** (Theberge 1990 ; Gasaway et al. 1992). Au cours de notre étude, les densités d'orignaux et de caribous sont restées faibles à modérées. **Les loups de notre étude ont tué proportionnellement plus de faons, de jeunes d'un an et de vieux orignaux, et moins d'animaux en âge de reproduction.** Ce **profil d'âge** était similaire à celui d'autres études menées en Alaska et au Yukon, où les orignaux se situaient également en dessous du plafond nutritif-climatique (Fig. 7) (voir Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987 ; Hayes et al. 1991 ; Gasaway et al. 1992).

Gasaway et al. (1992) ont estimé la mortalité additive et compensatoire des orignaux sur la base d'indices de graisse médullaire. À partir de ces valeurs, nous avons constaté que 21 des 27 adultes (77%) se situaient dans la classe d'âge à mortalité largement additive (âge mûr). Les six autres étaient des adultes très âgés (> 12 ans) que nous avons considérés comme des pertes compensatoires. **Les faons se situaient également dans la classe de mortalité additive,** mais ils présentaient des indices de graisse médullaire inférieurs à ceux des adultes. Ces indices plus faibles s'expliquent par les besoins énergétiques plus élevés des faons pour leur croissance (Peterson et al. 1984). **Les données nutritionnelles et d'âge concordent avec l'hypothèse selon laquelle la prédation des loups sur les orignaux était principalement additive.** Nous disposons de trop peu d'échantillons pour estimer l'état des caribous.

H₀₂ : le taux de mortalité par les loups dépend de la densité des proies ; **H_{a2}** : le taux de mortalité par les loups est indépendant de la densité des proies et lié à la taille de la meute. Nous avons trouvé des preuves permettant de rejeter **H₀₂** et d'accepter **H_{a2}**. **Le taux de mortalité par les loups était indépendant de la densité des orignaux (Tableau 2) et la taille de la meute était la seule variable parmi les six testées qui était liée au taux de mortalité.** En moyenne, les grandes meutes tuaient des orignaux plus souvent que les petites meutes, ce qui

est similaire aux résultats d'autres études (Ballard et al. 1987 ; Hayes et al. 1991 ; Thurber et Peterson 1993 ; Dale et al. 1994). **Néanmoins**, bon nombre de nos petites meutes tuaient des orignaux aussi souvent que les grandes meutes, ce qui est similaire aux conclusions de Hayes et al. (1991) et de Thurber et Peterson (1993).

Tableau 4. Trois modèles hypothétiques des taux de prédation de 100 loups sur les orignaux en hiver, en fonction des différences dans la répartition de la taille des meutes

	Pack size	No. of wolves	No. of packs	Mean no. of moose killed in winter per pack	Total no. of moose killed in winter
Model 1	2	34	17	27	459
	6	36	6	35	210
	10	30	3	46	138
Total			26		807
Model 2	2	10	5	27	135
	6	30	5	35	175
	10	60	6	46	276
Total			16		586
Model 3	2	20	10	27	270
	6	30	5	35	175
	10	50	5	46	230
Total			20		675

H₀₃ : le taux de mortalité des orignaux nouveau-nés causé par les loups dépend de la proportion de nouveau-nés dans les populations hivernales. **Nous avons obtenu des preuves permettant de rejeter H₀₃**. Le taux de mortalité des faons n'était pas lié au nombre de faons disponibles en hiver, contrairement aux conclusions d'autres études (Peterson 1977 ; Peterson et al. 1984). La plupart des hivers, les faons étaient abondants, mais de nombreux caribous d'un an vulnérables étaient également à la disposition des loups (Larsen et Ward 1995), ce qui réduisait apparemment l'importance des faons dans le régime alimentaire des loups.

H₀₄ : le taux de mortalité des orignaux causé par les loups est réduit lorsque la disponibilité des caribous dépasse celle des orignaux. **Nous disposions de preuves permettant de rejeter l'hypothèse H₀₄**. **Les loups ne chassaient pas intensivement les caribous qui migraient temporairement vers les territoires de leur meute, contrairement aux loups d'Alaska** (Dale et al. 1994, 1995). Les loups ont continué à chasser principalement l'orignal, même si les caribous étaient plus nombreux que les orignaux et représentaient probablement un risque moindre à chasser (Haugen 1987). Nous pensons que la chasse au caribou présentait peu d'intérêt, car de nombreux faons et orignaux d'un an étaient disponibles la plupart des hivers et constituaient également des proies très rentables et à faible risque.

Épaisseur de la neige, disponibilité des lièvres d'Amérique et taux de recherche des loups

L'épaisseur de la neige n'a pas influencé le taux de chasse de l'orignal par les loups. Huggard (1993) et Mech et al. (1998) ont montré que les chutes de neige peuvent ajouter une variation substantielle, indépendante de la densité des proies, aux taux de prédation des loups. Les faibles taux de charognage des loups durant tous les hivers de notre étude indiquaient que l'épaisseur de la neige n'avait probablement pas réduit les taux de survie des ongulés (Fuller 1991 ; Jedrzejewski et al. 1992 ; Huggard 1993). **Nous concluons que les hivers n'étaient pas**

assez rigoureux pour entraîner un changement mesurable dans les taux de mise à mort des loups.

L'abondance des lièvres d'Amérique n'a eu aucune influence détectable sur le taux de chasse de l'original par les loups. Les lièvres d'Amérique étaient abondants en 1990 et 1991, alors que les populations d'originaux et de caribous augmentaient rapidement, que la concurrence pour les ongulés était à son plus bas et que de nombreux jeunes originaux et caribous vulnérables étaient disponibles. Dans ce contexte écologique, nous pensons que les loups avaient peu de raisons de chasser les lièvres d'Amérique. Bien que les loups puissent survivre en se nourrissant de lièvres d'Amérique au pic du cycle, ils risquent de ne pas maintenir le comportement nécessaire pour défendre de vastes territoires en hiver.

Nos données concordaient avec celles de Messier et Crête (1985) et de Dale et al. (1995), qui ont constaté que les taux de recherche des loups étaient **indépendants** de la densité des proies. Les différences de densité des proies dans notre étude n'étaient peut-être pas suffisamment importantes pour être détectables par les méthodes que nous avons utilisées pour mesurer les taux de recherche.

Taux de consommation des loups

Le taux de consommation des loups était de 8,7 kg/loup/jour, ce qui est supérieur aux taux estimés dans des études précédentes (Thurber et Peterson 1993 et références citées). Les taux de consommation apparents des loups de notre étude étaient excessifs. Par exemple, les loups des petites meutes auraient dû consommer en moyenne 30% (12,7 kg) de leur masse corporelle chaque jour de l'hiver s'ils avaient consommé toutes les parties comestibles. **La prise en compte de la biomasse perdue au profit des corbeaux (RA) a ramené notre estimation de la consommation entre 4,1 et 6,4 kg/loup/jour pour les meutes de toutes tailles.**

Toutes les meutes ont traité les carcasses d'originaux en 2,6 à 3,3 jours. Promberger (1992) a constaté que de grands groupes de corbeaux retiraient jusqu'à 37 kg de nourriture par jour des carcasses d'ongulés et il a estimé que les corbeaux retiraient proportionnellement plus de proies comestibles aux petites meutes. Les jeunes corbeaux forment de grandes volées coopératives en hiver (Heinrich 1991). Ces groupes de subadultes entrent en concurrence avec les petites meutes de loups, car celles-ci ne peuvent pas traiter les proies tuées aussi rapidement que les meutes plus importantes. D'autres études ont montré que la concurrence des charognards peut influencer les taux de chasse d'autres carnivores (Harrison 1990 ; Cooper 1991). Nous pensons que là où les corbeaux sont communs, ils peuvent avoir un impact significatif sur les taux de chasse et de consommation des loups.

Taille optimale du groupe de chasse

La taille optimale du groupe de chasse était de 2 loups, ce qui correspond aux conclusions d'autres études sur les loups (Hayes et al. 1991 ; Thurber et Peterson 1993). Les avantages pour les carnivores vivant en groupe comprennent une plus grande efficacité de chasse (Bertram 1978 ; Nudds 1978), la *fitness* inclusive (Bertram 1978 ; Rodman 1981), la défense des petits (Packer et Ruttan 1988) et la protection des proies (Packer et al. 1990 ; Cooper 1991). Rodman (1981) a fait valoir que pour les meutes de loups plus importantes, la baisse de l'efficacité de la recherche de nourriture est compensée par l'amélioration de la *fitness*

inclusive des membres grâce à l'ajout de proches parents à la population (Rodman 1981). Schmidt et Mech (1997) ont avancé que les loups vivent en meutes principalement pour partager leurs proies avec leurs petits pour des raisons de sélection par la parenté, jusqu'à ce que les jeunes loups acquièrent une expérience de la chasse et de la mise à mort qui améliore leur *fitness* après leur dispersion.

Taux de prédation des loups sur les orignaux

Nous avons estimé que les loups ont tué 7% des orignaux plus âgés que les faons durant l'hiver 1990 et 10 à 16% ou plus après 1991. Ces taux sont **supérieurs** aux taux de mortalité annuels des adultes, qui se situent entre 5 et 9% dans les populations d'orignaux stables ou en augmentation en Alaska et au Yukon (Gasaway et al. 1983 ; Ballard et al. 1987 ; Larsen et al. 1989 ; Gasaway et al. 1992). Dans notre zone d'étude, Larsen et Ward (1995) ont estimé un taux de mortalité de 5% jusqu'à l'hiver 1992. Notre modélisation des taux de prédation a prédit que les loups réduiraient les taux de survie des orignaux adultes à des niveaux qui ne pourraient pas être maintenus par le recrutement.

Nos résultats corroborent le modèle de Walters et al. (1981), qui ont constaté que le nombre de meutes de loups était le meilleur déterminant des taux de prédation des loups. Des taux de mise à mort plus élevés chez les loups vivant en petites meutes leur permettent d'éliminer une proportion plus importante que prévu d'orignaux d'une population. **Le taux de prédation relativement élevé des loups au cours des premières années de notre étude était lié à l'organisation des loups en de nombreuses petites meutes dont les taux de mise à mort étaient presque équivalents à ceux des meutes plus importantes.** Nos résultats montrent que pour modéliser les taux de prédation des loups, les chercheurs doivent connaître le nombre et la taille des meutes de loups qui tuent des proies. Le **Tableau 4** présente trois modèles hypothétiques de taux de prédation par 100 loups sur les orignaux en hiver, en fonction de différentes fréquences de taille de meute.

Le modèle 1 présente la plus forte proportion de couples (34%), et les loups ont éliminé 27% d'orignaux de plus que dans le modèle 3, qui compte 10% de couples, et 16% de plus que dans le modèle 2, qui compte 20% de couples. **Dans une population de loups stable, on pourrait s'attendre à ce que la densité des meutes ne change pas, mais que la taille moyenne des meutes passe à environ 10 loups** (Zimen 1976 ; Hayes et Harestad 2000a). Ainsi, en utilisant les mêmes paramètres de modèle, 200 loups organisés en 20 meutes dans la même zone hypothétique devraient tuer environ 920 orignaux pendant l'hiver, soit seulement un peu plus que dans le modèle 1 avec la moitié du nombre de loups.

Bien que nous n'ayons trouvé aucun autre déterminant écologique du taux de mortalité en dehors de la taille de la meute de loups, les taux de mortalité pourraient varier si un événement (par exemple, une neige extrêmement profonde ou peu profonde) modifie la vulnérabilité des orignaux ou des caribous face à la prédation (Mech et al. 1998), ou si la structure d'âge ou de sexe d'une population d'orignaux change avec le temps, affectant la fécondité ou la vulnérabilité à la prédation (Van Ballenberghe et Ballard 1997). Une réponse indépendante de la densité peut fortement influencer la sélection des proies et les **réponses fonctionnelles** des loups (Huggard 1993 ; Mech et al. 1995), et d'autres facteurs que la densité des proies devraient être mesurés lors de l'évaluation des taux de prédation des loups.

Qualité des données

Plusieurs facteurs ont pu fausser nos estimations du taux de mise à mort. Les caribous sont disponibles pour plus de la moitié des meutes en été et en automne, mais pour moins de meutes à la fin de l'hiver. En étudiant les loups à la fin de l'hiver, nous avons probablement sous-estimé la prédation sur les caribous et surestimé celle sur les orignaux. Nous avons étudié les taux de mise à mort alors que la densité des orignaux passait de faible à modérée (0,26-0,44/km²). On ne peut pas s'attendre à ce que les taux de mortalité restent les mêmes lorsque la densité d'orignaux est plus faible (Messier 1994 ; Hayes et Harestad 2000*b*) dans les zones où les densités relatives d'orignaux et de caribous diffèrent (Dale et al. 1995) ou où d'autres facteurs, tels que l'épaisseur de la neige, influencent la vulnérabilité des proies (Mech et al. 1995). Notre méthode de détermination des taux de prédation hivernale ne tenait pas compte des différences spatiales de répartition des orignaux à la fin de l'hiver, dont nous savions qu'elles existaient entre les territoires des meutes de loups (R. Florkiewiez, Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 2C6, Canada, données non publiées).

References

- Ackerman, B.B., Leban, F.A., Garton, E.O., and Samuel, M.D. 1990. User's manual for program HOME RANGE. 2nd ed. Tech. Rep. No. 15, Forest, Wildlife, and Range Experiment Station, University of Idaho, Moscow.
- Ballard, W.B., and Van Ballenberghe, V. 1997. Predator/prey relationships. *In Ecology and management of the North American moose. Edited by A.W. Franzmann and C.C. Schwartz.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 247–273.
- Ballard, W.B., Whitman, J.S., and Gardner, C.L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildl. Monogr.* No. 98.
- Bertram, B.C.R. 1978. Living in groups: predators and prey. *In Behavioural ecology: an evolutionary approach. Edited by J.R. Krebs and N.B. Davies.* Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass. pp. 64–96.
- Boutin, S. 1992. Predation and moose population dynamics: a critique. *J. Wildl. Manage.* 56: 116–117.
- Cooper, S.M. 1991. Optimal hunting group size: the need for lions to defend their kills against loss to spotted hyenas. *Afr. J. Ecol.* 29: 130–136.
- Dale, B., Adams, L.G., and 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., Boyer, R.T. 1995. Winter wolf predation in a multiple ungulate prey system, Gates of the Arctic National Park, Alaska. *In Ecology and conservation of wolves in a changing world. Edited by L.N. Carbyn, S.H. Fritts, and D.R. Seip.*

- Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton. pp. 223–230.
- Farnell, R., and MacDonald, J. 1988. The demography of Yukon's Finlayson caribou herd, 1982–1987. Yukon Fish and Wildlife Branch Rep., Whitehorse.
- Franzmann, A.W., LeResche, R.E., Rausch, R.A., and Oldemeyer, J.L. 1978. Alaska moose measurements and weights and measurement–weight relationships. *Can. J. Zool.* **56**: 298–306.
- Fuller, T.K. 1991. Effect of snow depth on wolf activity and prey selection in north central Minnesota. *Can. J. Zool.* **69**: 283–287.
- Gasaway, W.C., Stephenson, R.O., Davis, J.L., Shepherd, P.E.K., and Burris, O.E. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. *Wildl. Monogr.* No. 84.
- Gasaway, W.C., Boertje, R.D., Grangaard, D.V., Kelleyhouse, D.G., Stephenson, R.O., and Larsen, D.G. 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildl. Monogr.* No. 120.
- Gauthier, D., and Theberge, J. 1985. Wolf predation in the Burwash caribou herd, southwest Yukon. *Rangifer Spec. Issue No. 1*. pp. 137–144.
- Harrison, S. 1990. Cougar predation on bighorn sheep in the Junction wildlife management area, British Columbia. M.Sc. thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- Hatter, I.W., and Bergerud, W.A. 1991. Moose recruitment, adult mortality, and rate of change. *Alces*, **27**: 65–73.
- Haugen, H.S. 1987. Den-site behavior, summer diet, and skull injuries of wolves in Alaska. M.Sc. thesis, University of Alaska, Fairbanks.
- Hayes, R.D., and Harestad, A.S. 2000a. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Can. J. Zool.* **78**: 36–48.
- Hayes, R.D., and Harestad, A.S. 2000b. Wolf functional response and regulation of moose in the Yukon. *Can. J. Zool.* **78**: 60–66.
- Hayes, R.D., Baer, A.M., and Larsen, D.G. 1991. Population dynamics and prey relationships of an exploited and recovering wolf population in the southern Yukon. Yukon Fish and Wildlife Branch Rep. TR 91-1, Whitehorse.
- Heinrich, B. 1991. Ravens in winter. Vintage Books, New York.
- Huggard, D.J. 1993. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *J. Wildl. Manage.* **57**: 382–388.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, K., and Ruprecht, A.L. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia*, **90**: 27–36.
- Jingfors, K. 1988. Moose population characteristics in the North Canol and Frances Lake areas, November 1987. Yukon Fish and Wildlife Branch Rep., Whitehorse.
- Krebs, C.J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M., Dale, M.R.T., Martin, K., and Turkington, R. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* (Washington, D.C.), **269**: 1112–1115.
- Larsen, D.G., and Ward, R.M.P. 1995. Moose population characteristics in the Frances Lake and North Canol areas. Yukon Fish and Wildlife Branch Rep. PR 95-1, Whitehorse.
- Larsen, D.G., Gauthier, D.A., and Markel, R. 1989. Causes and rates of moose mortality in the southwest Yukon. *J. Wildl. Manage.* **53**: 548–557.
- Mech, L.D. 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. In *Proceedings of 11th Congress of the International Union of Game Biologists*, Stockholm, Sweden, 3–7 September 1973. Edited by I. Kjerner and P. Bjurholm. Swedish National Environment Protection Board, Stockholm. pp. 315–322.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* **18**: 1–35.
- Stephenson, R.O., and Sexton, J.J. 1974. Wolf report. Alaska Department of Fish and Game Federal Aid in Wildlife Restoration Program Rep., Projects W-17-5 and W-17-6, Fairbanks.
- Sumanik, R.S. 1987. Wolf ecology in the Kluane region, Yukon Territory. M.Sc. thesis, Michigan Technological University, Houghton.
- Theberge, J.B. 1990. Potentials for misinterpreting impacts of wolf predation through prey:predator ratios. *Wildl. Soc. Bull.* **18**: 188–192.
- Thurber, J.M., and Peterson, R.O. 1993. Effects of population den-
- Mech, L.D., and Kams, P.D. 1977. Role of the wolf in a deer decline in the Superior National Forest. U.S. For. Serv. Res. Rep. NC-148.
- Mech, L.D., Meier, T.J., Burch, J.W., and Adams, L.G. 1995. Patterns of prey selection by wolves in Denali National Park, Alaska. In *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Edited by L.N. Carbyn, S.H. Fritts, and D.R. Seip. Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton. pp. 231–243.
- Mech, L.D., Adams, L.G., Meier, T.J., Burch, J.W., and Dale, B.W. 1998. The wolves of Denali. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Messier, F. 1991. The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. *J. Anim. Ecol.* **60**: 377–393.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with North American moose. *Ecology*, **75**: 478–488.
- Messier, F., and Crête, M. 1985. Moose–wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia*, **65**: 503–512.
- Neiland, K.A. 1970. Weight of dried marrow as indicator of fat in caribou femurs. *J. Wildl. Manage.* **34**: 904–907.
- Nudds, T.D. 1978. Convergence of group size strategies by mammalian social carnivores. *Am. Nat.* **112**: 957–960.
- Packer, C., and Rutman, L. 1988. The evolution of cooperative hunting. *Am. Nat.* **132**: 159–198.
- Packer, C., Scheel, D., and Pusey, A.E. 1990. Why lions form groups: food is not enough. *Am. Nat.* **136**: 1–19.
- Peterson, R.O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. U.S. Natl. Park Serv. Sci. Monogr. Ser. 11.
- Peterson, R.O., and Page, R.E. 1983. Cyclic fluctuations of wolves and moose at Isle Royale National Park, U.S.A. *Acta Zool. Fenn.* **174**: 252–254.
- Peterson, R.O., Allen, D.L., and Dietz, J.M. 1982. Depletion of bone marrow fat in moose and a correction for dehydration. *J. Wildl. Manage.* **46**: 547–551.
- Peterson, R.O., Woolington, J.D., and Bailey, T.N. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula. Alaska. *Wildl. Monogr.* No. 88.
- Promberger, C. 1992. Wölfe und Scavenger. [Wolves and scavengers.] [With English abstract.] Diplomarbeit, Ludwig Maximilians Universität, München, Germany.
- Rodman, P.S. 1981. Inclusive fitness and group size with a reconsideration of group sizes in lions and wolves. *Am. Nat.* **118**: 275–283.
- Schmidt, P.A., and Mech, L.D. 1997. Wolf pack size and food acquisition. *Am. Nat.* **150**: 513–517.
- Schwartz, C.C., Regelin, W.L., and Franzmann, A.W. 1987. Seasonal weight dynamics of moose. *Swedish Wildl. Res. Suppl.* No. 1. pp. 301–310.
- Seip, D.R. 1991a. Predation and caribou populations. *Rangifer Spec. Issue No. 7*. pp. 46–52.
- Seip, D.R. 1991b. Wolf predation, wolf control and the management of ungulate populations. In *Wildlife 2001: populations*. Edited by D.R.J. McCullough and R.H. Barrett. Elsevier Applied Science, New York. pp. 331–340.
- 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.
- Sergent, D.E., and Pimlott, D.H. 1959. Age determination in moose from sectioned incisor teeth. *J. Wildl. Manage.* **23**: 315–321.
- Skoog, R.O. 1968. Ecology of the caribou (*Rangifer tarandus granti*) in Alaska. Ph.D. thesis, University of California, Berkeley.
- city and pack size on the foraging ecology of gray wolves. *J. Mammal.* **74**: 879–889.
- Van Ballenberg, V., and Ballard, W.B. 1997. Population dynamics. In *Ecology and management of the North American moose*. Edited by A.W. Franzmann and C.C. Schwartz. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 223–245.
- Walters, C.J., Stocker, M., and Haber, G.C. 1981. Simulation and optimization models for a wolf–ungulate system. In *Dynamics of large mammal populations*. Edited by C.W. Fowler and T.B. Smith. John Wiley and Sons, New York. pp. 317–337.
- Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. *Z. Tierpsychol.* **40**: 300–341.