

Élaboration et application d'un estimateur de rapport pour estimer les taux de prédation des loups et leur variance dans un système à proies multiples

Development and application of a ratio estimator to estimate wolf kill rates and variance in a multiple-prey system

Mark Hebblewhite, Paul C. Paquet, Daniel H. Pletscher, Robert B. Lessard, and Carolyn J. Callaghan

Wildlife Society Bulletin 2003, 31(4):933–946

Peer refereed

Résumé

L'estimation du nombre de proies tuées par des carnivores tels que les loups (*Canis lupus*) par unité de temps, ou taux de mortalité, revêt une importance capitale pour la conservation et la gestion des carnivores et de leurs proies. Nous avons passé en revue les méthodes publiées permettant d'estimer les taux de mortalité chez les loups et avons constaté qu'elles étaient incohérentes et ne reposaient pas sur la théorie statistique de l'échantillonnage. Nous avons développé un estimateur statistique général du taux de mortalité et de la variance en utilisant la théorie de l'échantillonnage à variable de rapport. Nous illustrons notre estimateur de rapport en estimant les taux de mortalité des loups dans un système à proies multiples au parc national de Banff, en Alberta, pour les hivers de 1986 à 2000. Nous avons utilisé le pistage dans la neige et la radio-télémetrie pour localiser 429 proies tuées au cours de 195 intervalles d'échantillonnage couvrant 1 294 jours. Le taux de mortalité moyen par meute de loups (exprimé en nombre de proies tuées par jour et par meute, $k/j/m$) était de 0,33 $k/j/m$, dont la majeure partie, soit 0,23 $k/j/m$, concernait des wapitis (*Cervus elaphus*), l'ongulé le plus abondant. Les estimations du taux de mortalité étaient variables malgré un effort d'échantillonnage intensif. Le taux de prédation moyen de 0,33 $k/j/p$ présentait un intervalle de confiance combiné à 95% compris entre 0,29 et 0,37. Un effort d'échantillonnage intensif, comprenant 26 à 8 intervalles d'échantillonnage individuels couvrant environ 25% de l'hiver, a été nécessaire pour minimiser la variation d'échantillonnage. Nous avons comparé notre méthode à trois autres méthodes publiées d'estimation des taux de prédation et avons examiné le biais et la précision de ces méthodes à l'aide de simulations. Notre approche par estimateur de rapport s'est avérée la moins biaisée et la plus précise par rapport aux autres approches. Les estimateurs de rapport fournissent une méthode standardisée pour estimer les taux de mortalité dans d'autres systèmes prédateur-proie et faciliteront la comparaison entre les études ainsi que l'examen des tendances de variation des taux de prédation.

Mots-clés : Parc national de Banff, *Canis lupus*, *Cervus elaphus*, wapiti, taux de prédation, variance du taux de prédation, prédateurs multiples, prédateur-proie, estimateur de rapport, loup

INTRODUCTION

La recolonisation des loups gris (*Canis lupus*) par dispersion (Boyd et Pletscher 1999) et leur réintroduction (Fritts et al. 1997) dans l'ouest de l'Amérique du Nord réintroduisent le loup dans des écosystèmes abritant de multiples espèces de proies, où l'ongulé dominant est souvent le wapiti (*Cervus elaphus*). La connaissance de l'impact de la prédation des loups sur les wapitis et autres ongulés aiderait les gestionnaires de la faune à garantir des prélèvements durables d'ongulés après la recolonisation des loups (Boyce 1992). L'impact des loups sur les ongulés est également important pour déterminer si les loups sont des espèces clés (Estes 1996, Terborgh et al. 1999). **La prédation par les loups peut limiter les populations d'orignaux (*Alces alces*), de caribous (*Rangifer tarandus*) et de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Messier 1991, Seip 1992, Gasaway et al. 1992, Messier 1994, Boertje et al. 1996). Cependant, les systèmes loup-wapiti comportant plusieurs espèces de proies ont fait l'objet de moins d'attention de la part des chercheurs que les systèmes à proie unique.** Malgré une forte sélection des élans par les loups dans de tels systèmes (Huggard 1993a, Weaver 1994), il sera difficile de prédire l'impact des loups sur les wapitis sans analyses quantitatives de la dynamique loup-wapitis. Les conséquences de la préférence des loups pour les wapitis sur la dynamique des populations dépendront de la manière dont les **réponses fonctionnelles** (le taux de mortalité, ou nombre de proies tuées par prédateur par unité de temps) et numériques (nombre de loups) des loups varient en fonction de la densité des wapitis (Holling 1959). La compréhension de la dynamique des taux de mortalité infligés par les loups dans les **systèmes à proies multiples** pourrait fournir une base théorique pour la gestion similaire à celle des systèmes loup-orignal (Messier 1994, Orians et al. 1997).

Le **taux de prédation** est un indicateur utilisé depuis longtemps (Cowan 1947, Schaller 1972). Les taux de prédation ont été estimés de diverses manières à l'aide d'observations au sol (Murie 1944), de suivis dans la neige (Cowan 1947, Huggard 1993b), de suivis aériens quotidiens (Peterson 1977), d'observations aériennes sporadiques (Fuller et Keith 1980, Fuller 1989) et d'une combinaison de ces différentes méthodes.

Les méthodes diffèrent d'une étude à l'autre quant à la définition des intervalles d'échantillonnage pour estimer le taux de prédation (Huggard 1993b, Dale et al. 1995, Ballard et al. 1997), et les biais n'ont pas été pris en compte pour toutes les méthodes (sensu Fuller 1989). **De plus**, les estimations de la précision associées aux taux de prédation n'ont commencé à être rapportées que récemment, mais les méthodes statistiques diffèrent d'une étude à l'autre (Hayes et al. 2000, Jedrzejewski et al. 2000). **Par conséquent, malgré une utilisation de longue date, l'estimation des taux de prédation s'est développée sans traitement statistique formel.**

Nous avons d'abord passé en revue les méthodes utilisées pour estimer les taux de prédation, puis nous avons développé un estimateur de taux de prédation basé sur la théorie de l'échantillonnage à variable de rapport, avec des estimateurs de variance pour s'adapter à différents plans d'échantillonnage. Nous considérons que le champ d'application de l'estimation des taux de prédation couvre un hiver entier, car ces taux sont généralement appliqués à l'échelle d'un hiver complet (par exemple, Messier 1994, Hebblewhite et al. 2002). Nous illustrons notre estimateur de ratio en estimant les taux de prédation hivernale et la **variance** des taux de mortalité des loups en phase de recolonisation pour 23 années-meute

dans un système à proies multiples au parc national de Banff (BNP), en Alberta, de 1986 à 2000. Nous examinons les performances statistiques (biais, précision) de notre estimateur de taux de mortalité par rapport à deux autres méthodes publiées à l'aide de simulations. Nous discutons des implications de nos taux de prédation sur la dynamique loup-proie dans le BNP et des applications potentielles de l'estimation de la variance du taux de mortalité dans les systèmes loup-proie.



Un wapiti mâle tué par des loups — repéré grâce à des traces dans la neige

Zone d'étude

Le parc national de Banff (BNP), en Alberta, s'étend sur 6 641 km² et se situe dans les Rocheuses Canadiennes, sur le versant est de la ligne de partage des eaux. Le climat se caractérisait par des étés courts et secs et des hivers longs et froids, ponctués de rares périodes de temps doux dues aux vents Chinook. La topographie des Rocheuses Canadiennes est extrême (altitude de 1 400 à 3 400 m), et environ la moitié du BNP est constituée de rochers et de glace, rendant cette zone impraticable pour les loups et leurs proies (Holroyd et Van Tighem 1983). L'épaisseur moyenne maximale de la neige variait de 50 cm dans la ville de Banff à 75 cm à Lake Louise, et était plus importante dans les vallées latérales (Holland et Coen 1983). Les populations de proies dans la zone d'étude étaient diverses, comprenant l'espèce de **proie principale**, le wapiti (Huggard 1993a), et les espèces de **proies secondaires**, le cerf mullet (*Odocoileus bémionus*), le cerf de Virginie, l'orignal et le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). La zone d'étude principale au sein du parc national de Banff était délimitée par les territoires des meutes de loups et couvrait environ 3 000 km² (voir Hebblewhite et al. 2002).

METHODES

Estimation du taux de prédation

Diverses méthodes ont été utilisées dans la littérature pour estimer les taux de prédation (Tableau 1). La télémétrie aérienne est utilisée pour estimer le taux de prédation en fonction du nombre de jours pendant lesquels les loups sont repérés depuis les airs sur une proie (Mech 1977, Fuller et Keith 1980). Les différences dans les temps de manipulation des proies influent sur la probabilité de localiser les loups sur une proie, ce qui fausse les taux de prédation. Fuller et Keith (1980) et Fuller (1989) ont mis au point des méthodes pour corriger ce biais. L'approche la plus courante (Tableau 1), celle que nous avons utilisée, combine le suivi au sol et aérien ainsi que la radio-télémétrie pour estimer le taux de prédation pendant des périodes de suivi continues (Huggard 1993a, Dale et al. 1995, Murphy 1998, Hayes et al. 2000). Fuller (1989) a soutenu que les méthodes au sol étaient plus précises ; pourtant, les biais potentiels des méthodes au sol n'ont pas encore été testés.

Tableau 1. Aperçu des méthodes courantes d'estimation du taux de prédation dans les systèmes prédateur-proie et dans certains autres systèmes prédateur-proie

Study	Prey species	Method	Notes and measure of kill rate
<i>Aerial estimators</i>			
Mech 1977, Fritts and Mech 1981	White-tailed deer	Aerial estimate	Calculated as number of relocations per kill.
Fuller and Keith 1980	Moose	Aerial estimate	Corrected for time spent at carcass and monitoring interval, kills/relocation flight.
Peterson 1977	Moose	Aerial estimate	Corrected using Fuller and Keith's (1980) correction factor, reported as days/kill.
Fuller 1989	White-tailed deer	Aerial estimate	Corrected for number of days spent on kill, reported as Days/kill/wolf.
<i>Aerial tracking</i>			
Carbyn 1983	Elk	Aerial/ground tracking	Kills/day/pack or wolf.
Messier and Crete 1985	Moose	Aerial tracking	Continuous sessions defined as relocations separated <52 hours, Kills/day/wolf.
Thurber and Peterson 1993	Moose	Aerial tracking	Kill rate determined from kill interval, days/kill.
Dale et al. 1994, 1995	Caribou, moose	Aerial tracking	30-day tracking periods, kill rate estimated day after first kill to day of last kill, kills/wolf/day.
Ballard et al. 1997	Moose, caribou	Aerial tracking	Calculated kills/day/wolf after removing first sampling day.
Hayes et al. 2000	Moose	Aerial tracking	Interval ended after 3 days of lost contact. Monitoring intensity dependent on prey availability.
<i>Ground tracking</i>			
Huggard 1993a	Elk	Snow tracking, scats ^a	Days since last kill, included probable missed kills.
Kunkel 1997	Elk	Snow tracking	Reported as wolf kills / kilometer tracking.
Jędrzejewski et al. 2000	Red deer, wild boar	Snow tracking, telemetry, scats ^a	Consecutive kills defined as <5 days apart, estimated time since last kill after 1 st kill excluded, kills/day/wolf, variance estimated.

^a Used scats to identify missed kills during periods where continuous monitoring was lost due to weather, wolf movements, etc.

Par exemple, les méthodes permettant de définir le début et la fin d'une période continue de surveillance ou de suivi au sol, appelée « période de prédation » par Hayes et al. (2000), varient d'une étude à l'autre (Tableau 1). Dans le présent document, nous appelons « période de prédation » l'intervalle d'échantillonnage, par souci de cohérence avec les traitements statistiques (Thompson 1992). Les chercheurs ont supposé que, comme la durée entre les mises à mort (intervalle de mise à mort) avant et après l'intervalle d'échantillonnage est inconnue, inclure les jours précédant et suivant la première et la dernière mise à mort d'un intervalle d'échantillonnage introduirait un biais dans les taux de prédation. Pour minimiser ce biais présumé, Ballard et al. (1997) ont supprimé le premier jour échantillonné dans un intervalle d'échantillonnage, Hayes et al. (2000) ont mis fin à un intervalle d'échantillonnage si la meute de loups n'avait pas été observée pendant ≥ 3 jours, et Dale et al. (1995) ont

tronqué un intervalle d'échantillonnage pour qu'il commence le lendemain de la première mise à mort et se termine le jour de la dernière mise à mort observée. Murphy (1998) et Jêdrzejewski et al. (2000) ont adopté la méthode de Dale et al. (1995) pour réduire ce biais supposé, mais les chercheurs antérieurs n'ont pas pris en compte ce biais potentiel et n'ont pas tronqué les intervalles d'échantillonnage (par exemple, Peterson 1977, Huggard 1993b, **Tableau 1**), ce qui rend difficile la comparaison directe entre les études. À notre connaissance, aucune évaluation quantitative de ce biais potentiel n'a été menée.

De plus, peu d'études ont déterminé la variance du taux de prédation associée aux estimations de ce taux, et celles qui l'ont fait ont utilisé des approches différentes (Jêdrzejewski et al. 2000, Hayes et al. 2000). D'autres chercheurs ont relevé un manque de rigueur dans les estimations du taux de prédation et ont développé des méthodes complémentaires pour estimer rigoureusement les taux de prédation et leur variance lorsque le suivi continu n'est pas possible (Smith et al. 2003). Ci-dessous, nous développons un estimateur statistique qui remédie à certaines de ces lacunes des méthodes courantes afin de fournir **1**) un cadre pour estimer tout type de taux de prédation (par exemple, le nombre de proies tuées ou les kilogrammes [kg] de proies tuées par jour et par meute ou par loup), et **2**) une base pour estimer la variance du taux de mortalité dans des systèmes où un suivi continu est possible selon plusieurs plans d'échantillonnage différents.

Application de l'estimateur de ratio aux taux de capture

Considérons une séquence d'événements typique pour un prédateur. Les prédateurs recherchent des proies appropriées et, lorsqu'ils en rencontrent une, ont une probabilité de la capturer. Une fois la capture effectuée, les prédateurs passent du temps à consommer ou à manipuler la proie. **Le temps des prédateurs se compose de périodes consacrées alternativement à la recherche et à la manipulation de proies.** Nous échantillonnons cette séquence répétitive d'événements pour une meute de loups et estimons le taux de prédation comme le nombre de mises à mort (y_i) par unité de temps (x_i) par meute de loups (y_i/x_i , mises à mort/jour/meute, ou $k/j/m$). **Le taux de prédation est, par définition, une variable de rapport composée de deux variables distinctes : le nombre de mises à mort effectuées par les loups et le nombre de jours qu'il a fallu aux loups pour effectuer ces mises à mort.** **Ainsi**, le taux de prédation doit être traité différemment de ce qu'il serait s'il s'agissait d'un paramètre unique, notamment en ce qui concerne la variance, car le numérateur et le dénominateur peuvent varier indépendamment d'un échantillon à l'autre (Cochran 1977, Thompson 1992). Cette propriété fondamentale des taux de prédation n'a pas été prise en compte dans la littérature (**Tableau 1**) et peut conduire à des estimations biaisées du taux de mise à mort et de sa variance (Thompson 1992).

Considérons un plan d'échantillonnage dans lequel les loups sont surveillés en continu pendant les intervalles d'échantillonnage et où toutes les proies tuées se situent au sein de chaque intervalle d'échantillonnage, que nous considérons comme l'unité d'échantillonnage. Les intervalles échantillonnés sont entrecoupés d'intervalles non échantillonnés, et en supposant que ces intervalles sont distribués de manière approximativement aléatoire, le taux de mise à mort peut être estimé à l'aide d'une variable de rapport (Thompson 1992).

Le nombre de jours dans chaque intervalle d'échantillonnage, dans la plupart des plans d'étude (à moins d'un contrôle strict), sera lui-même une variable aléatoire, correspondant à

un plan basé sur un modèle (Thompson 1992). En supposant que les loups ne réalisent aucune mise à mort en zéro jour, la relation entre le nombre de mises à mort et le nombre de jours peut être décrite par le modèle linéaire à interception nulle $y_i = \beta x_i$, où y_i = le nombre de mises à mort dans l'intervalle d'échantillonnage i (ou kg de proies tuées pendant la période d'échantillonnage i pour kg/j/s), x_i = le nombre de jours dans l'intervalle d'échantillonnage i , et β = le taux de prédation (Thompson 1992). Compte tenu de ce modèle linéaire, le taux de prédation, β , est alors estimé par

$$\hat{\beta} = \frac{\sum_{i=1}^n y_i}{\sum_{i=1}^n x_i}$$

(équation 1, Thompson 1992 : 73), où i = la période d'échantillonnage, de 1 à n , et n = le nombre total de périodes d'échantillonnage. Pour estimer le nombre total de proies tuées (Y) pendant l'ensemble des jours d'une période hivernale (X), on utilise $Y = \beta X$. Cet estimateur a été utilisé correctement par d'autres chercheurs dans le passé (par exemple, Messier et Crete 1985, Thurber et Peterson 1993) ; cependant, la variance a été ignorée ou calculée de manière incorrecte. Par exemple, Jedrzejewski et al. (2000) et Hayes et al. (2000) ont calculé la variance en supposant que tous les intervalles d'échantillonnage étaient de durée égale, ce qui équivaut à une estimation non pondérée de la variance, alors que les intervalles d'échantillonnage n'étaient pas égaux.

La théorie des variables de rapport fournit des moyens d'estimer correctement la variance du taux de prédation. Pour calculer la variance du taux de prédation, nous pourrions utiliser les formules standard de Cochran (1977) et Thompson (1992) ;

$$\widehat{\text{var}}(\hat{\beta}) = \left(1 - \frac{x}{X}\right) \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{\beta}x_i)^2}{\bar{x}^2 n(n-1)}, \quad (1)$$

où x = nombre total de jours échantillonnés, X est le nombre total de jours dans la population, et

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n},$$

ou le nombre moyen de jours par intervalle échantillonné. Cependant, cet estimateur de variance ne s'applique qu'aux intervalles échantillonnés et suppose que le nombre de captures par intervalle d'échantillonnage n'est pas aléatoire (c'est-à-dire qu'il est fixe) et que seul l'échantillonnage aléatoire des intervalles permet de sélectionner des intervalles différents. Toutefois, si l'on considère plutôt que le nombre de captures (y_i) par intervalle d'échantillonnage est lui-même une variable aléatoire, ce qui est plus probable en conditions de terrain, une approche différente pour estimer la variance est nécessaire (Thompson 1992).

Les chercheurs s'intéressent souvent au nombre total de proies capturées au cours d'une saison (ou d'une année) dans le cadre d'études écologiques (Thurber et Peterson 1993) ou d'études prédateur-proie (Messier 1994). En général, les chercheurs utilisent les intervalles échantillonnés pour prédire le taux de capture, ou le nombre de proies capturées, sur l'ensemble de l'hiver. Ces applications peuvent être prises en compte en utilisant le modèle de Thompson (1992) pour les estimateurs de rapport, si l'on considère l'hiver entier comme la population pour l'estimation de la variance. Pour estimer la variance dans ce contexte, on

utilise les informations des intervalles échantillonnés et non échantillonnés afin d'estimer la variance du taux de mise à mort sur l'ensemble de l'hiver dans une optique prédictive (Thompson 1992). D'après Thompson (1992), une estimation non biaisée de la variance du taux de prédation sur l'ensemble de l'hiver, qui intègre un ajustement pour la taille finie de la population basé sur la proportion des périodes totales échantillonnées, est donnée par

$$\widehat{\text{var}}(\hat{\beta}) = \frac{N(N-n)}{X^2 n} \left(\frac{(\bar{x}_s)(\bar{x})}{\bar{x}_s} \right) \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n \frac{(y_i - \hat{\beta}x_i)^2}{x_i}, \quad (2)$$

où N = nombre total d'intervalles d'échantillonnage (échantillonnés et non échantillonnés) dans la population (généralement pendant la période d'intérêt, par exemple l'hiver), X = nombre total de jours dans l'étude, \bar{x} = X/N ou nombre moyen de jours dans la population d'intervalles d'échantillonnage (échantillonnés et non échantillonnés), \bar{x} = durée moyenne en jours des périodes non échantillonnées, et \bar{x}_s = durée moyenne en jours des périodes échantillonnées. Pour estimer la variance de Y , multiplier l'équation 2 par le nombre de jours dans une période hivernale (X). En divisant le taux de prédation par la taille de la meute et la variance par la méthode delta (c'est-à-dire par la taille de la meute²), on obtient les taux de prédation par individu (c'est-à-dire mortalité/jour/loup).

Dans les applications où l'objectif principal est d'estimer la variance du taux de prédation à partir d'intervalles échantillonnés ou lorsque la durée des intervalles a été fixée a priori par le chercheur, nous recommandons d'utiliser l'équation 1 pour estimer la variance, ce qui équivaut à une approche basée sur le plan d'étude (Thompson 1992). **Cependant**, nous estimons que les objectifs typiques des études sur le taux de prédation consistent à faire des inférences sur l'ensemble d'un hiver ou d'une saison (par exemple Messier 1994, Thurber et Peterson 1993). **Par conséquent, nous recommandons l'équation 2, l'approche basée sur un modèle pour estimer le taux de prédation et la variance.**

Les hypothèses de la méthode du rapport sont les suivantes : **1)** toutes les mises à mort se situent dans chaque intervalle d'échantillonnage, **2)** les intervalles d'échantillonnage sont échantillonnés de manière aléatoire, **3)** toutes les valeurs y_i des intervalles d'échantillonnage séquentiels sont non corrélées, et pour l'approche basée sur un modèle de l'équation 2, **4)** la variance de y_i est proportionnelle à x_i (Cochran 1977, Thompson 1992). Smith et al. (2003) examinent les méthodes statistiques permettant de tenir compte des violations de la première hypothèse. Nous nous sommes efforcés de garantir que les intervalles étaient échantillonnés de manière aléatoire dans notre étude. **Bien que notre capacité à surveiller les loups dépendait en partie des conditions météorologiques pour la télémétrie aérienne et le suivi au sol, les loups semblaient chasser par tous les temps.** Nous avons donc estimé que l'hypothèse d'un échantillonnage aléatoire était satisfaite dans notre étude. Des recherches supplémentaires, peut-être à l'aide de colliers GPS et de données climatiques détaillées, sont nécessaires pour tester l'hypothèse selon laquelle les déplacements des loups sont aléatoires par rapport aux conditions météorologiques, ce qui influencerait l'échantillonnage. Nous avons testé la troisième hypothèse, à savoir des valeurs y_i séquentielles non corrélées, en utilisant les corrélations de Pearson entre les valeurs y_i séquentielles au sein de chaque meute-année pour tous les intervalles collectés au cours de l'étude. **Enfin**, pour l'approche basée sur un modèle, à mesure que la durée de l'intervalle d'échantillonnage augmente, la variance de y_i peut tendre vers une valeur asymptotique. **Cependant**, cela variera en fonction de la taille de la meute,

car la variance du nombre de proies tuées par les petites meutes ne semblait pas tendre vers une valeur asymptotique avec l'augmentation de la durée de l'intervalle d'échantillonnage (données non publiées).

Estimation des taux de prédation des loups dans le BNP

Nous illustrons l'application de l'estimateur de rapport à l'aide de données recueillies sur les loups dans un système à proies multiples au sein du BNP. Les loups ont été capturés à l'aide de pièges à mâchoires modifiés (Livestock Protection Co., Alpine, Texas) équipés d'émetteurs (Advanced Telemetry Systems, Isanti, Minnesota) en été, ou par tir de fléchettes ou de filets depuis un aéronef à voilure tournante en hiver. Les loups ont été immobilisés chimiquement à l'aide de kétamine-xylazine, de télazol ou d'un mélange de télazol et de xylazine sous la supervision d'un vétérinaire, puis équipés d'un collier émetteur VHF (LOTEK Wireless, Newmarket, Ont.). Parcs Canada a approuvé le protocole de capture et de manipulation. **Nous avons suivi des loups dans 5 meutes différentes pendant l'hiver** (du 1^{er} novembre au 30 avril, soit 181 jours, 182 les années bissextiles) entre 1986-1987 et 1999-2000 : les meutes de Spray, Castle, Bow Valley, Cascade et Fairholme (voir Hebblewhite et al. 2002). **Les territoires des meutes de loups s'étendaient sur environ 500 à 2 000 km²** (polygone convexe minimal à 95%, Hebblewhite 2000). Nous avons suivi les meutes de loups à l'aide de la radio-télémetrie terrestre et aérienne ainsi que du pistage dans la neige afin de localiser les proies tuées et de maintenir des enregistrements continus de l'activité des loups aussi longtemps que possible. Nous avons utilisé la taille moyenne de la meute en déplacement observée lors des vols de télémetrie aérienne (nombre moyen de loups se déplaçant et se nourrissant ensemble pendant un hiver, Messier 1985) pour calculer les taux de proies tuées par individu.

Nous avons ventilé les taux de proies tuées totaux en **taux spécifiques** pour le wapiti, le cerf mulet, le cerf de Virginie, l'orignal et le mouflon d'Amérique en utilisant le nombre (ou le poids en kg) d'individus d'une espèce de proie particulière tués par les loups par intervalle d'échantillonnage. La conversion du nombre de proies en kilogrammes de proies tuées par jour et par loup permet de comparer des études portant sur différentes espèces de proies et différentes tailles de meutes de loups. Nous n'avons pas inclus les proies récupérées par les loups dans les taux de prédation, bien que cette méthode puisse être appliquée pour estimer les **taux de récupération** (par exemple, Huggard 1993*b*). Pour estimer la masse en kilogrammes (kg) de proies consommées, nous avons ajusté le pourcentage de la carcasse comestible (estimé à 75% pour toutes les espèces de proies selon Peterson 1977) par les loups au cours de chaque intervalle d'échantillonnage en utilisant la masse moyenne pour chaque espèce, classe d'âge et classe de sexe pendant l'hiver dans le BNP (Hebblewhite 2000). Les taux de prédation ont été corrigés en fonction du pourcentage de carcasse consommé (Huggard 1993*b*) en les ajustant au pourcentage moyen de carcasses consommées dans le BNP (75%, Hebblewhite 2000) afin de refléter plus fidèlement le taux de consommation réel.

Cependant, les taux de consommation n'ont pas été ajustés pour tenir compte des pertes dues aux charognards et ne constituent donc qu'une approximation des taux de consommation réels (Creel 1997). Pour examiner les facteurs influençant les taux de prédation, nous avons utilisé le nombre de kg de proies disponibles pour calculer le nombre de kg de proies consommées par jour et par loup, afin de contrôler la variance liée à la taille des meutes et à la composition des espèces proies. Nous avons vérifié si les taux de prédation

différentes selon les espèces proies sur l'ensemble des années à l'aide d'une ANOVA (Sokal et Rohlf 1995).

Évaluation des estimateurs de taux de prédation

Nous avons comparé notre estimateur de ratio à celui de Dale et al. (1995) et de Ballard et al. (1997) (ci-après dénommés respectivement les méthodes de Dale et de Ballard) en comparant ces méthodes à notre ensemble de données BNP et en utilisant des simulations statistiques. Nous avons appliqué ces trois estimateurs à notre ensemble de données BNP et avons comparé les méthodes de Dale et de Ballard à notre estimateur de ratio à l'aide de tests *t* appariés. Nous avons également testé les biais en faisant varier la durée des intervalles d'échantillonnage. La durée consacrée au suivi des loups au cours d'un intervalle d'échantillonnage ne devrait pas influencer le taux de prédation de l'intervalle, mais uniquement la variance de l'échantillonnage (Thompson 1992). Nous avons comparé les méthodes pour ce biais avec nos données BNP en vérifiant si la durée de l'intervalle de suivi (x_i) affectait le taux de mortalité de l'intervalle (y_i/x_i) à l'aide d'une régression linéaire. Nous avons également comparé les méthodes de calcul de la variance du taux de prédation utilisant les approches basées sur la conception et le modèle des équations 1 et 2 à celle consistant à traiter les intervalles d'échantillonnage comme ayant un poids égal. **Enfin**, nous avons étudié comment le nombre d'intervalles d'échantillonnage individuels et le pourcentage total de suivi hivernal affectaient la variance du taux de mortalité (SE en $k/d/p$) à l'aide d'une régression non linéaire afin de fournir des orientations pour de futures études.

Ensuite, nous avons évalué les performances statistiques (biais, précision) de ces trois estimateurs (ratio, Dale, Ballard) à l'aide d'une modélisation par simulation aléatoire (Manly 1997). Au sein de chaque intervalle d'échantillonnage, les taux de mortalité suivaient une distribution normale (test de Kolmogorov-Smirnov sur un échantillon, Lilliefors $P = 0,09$, $n = 195$ intervalles). Nous avons donc généré de manière aléatoire 100 séquences de mortalité d'une durée de 181 jours (c'est-à-dire un hiver) à partir d'une distribution normale décrite par le taux de mortalité moyen et l'écart-type (ET) estimés dans cette étude (voir résultats, **Tableau 2**). Nous avons ensuite échantillonné ces 100 séquences aléatoires de mortalité de manière aléatoire en utilisant des intervalles échantillonnés (\bar{x}_s) et non échantillonnés (\bar{x}_s) dont la longueur moyenne et l'écart-type étaient égaux à la durée des périodes de notre étude (**Tableau 2**). Nous avons également étudié l'effet de l'intensité d'échantillonnage (à la fois le pourcentage de l'hiver suivi et la longueur de l'intervalle de suivi) dans les simulations. Nous avons fixé l'intensité minimale d'échantillonnage à 25% de l'hiver, car les estimations étaient instables en dessous de cette intensité (voir résultats). Cela a généré une série de séquences de mortalité basées sur un taux de prédation connu et un ensemble d'intervalles échantillonnés basés sur les estimations d'intensité d'échantillonnage de notre étude, avec lesquels comparer les trois estimateurs. Nous avons utilisé ces trois méthodes pour estimer les taux de prédation à partir de ces séquences d'échantillonnage aléatoires.

Nous avons comparé la précision et le biais des taux de prédation simulés au taux de prédation connu utilisé pour générer les séquences. **Enfin**, nous avons évalué ces trois méthodes sur une gamme de taux de prédation (de 0,05 à 0,4 mort/j/h) afin de nous assurer que nos simulations étaient robustes sur une gamme de taux de prédation possibles dans d'autres études. Nous avons également estimé la variance du taux de prédation à l'aide de

notre estimateur de variance basé sur un modèle (Ex. 2) pour les trois méthodes afin d'explorer comment la variance du taux de mortalité est affectée par ces trois méthodes.

Nous avons effectué des analyses statistiques à l'aide de SYSTAT 8.0 (Wilkinson 1998). Pour l'ANOVA, nous avons évalué les différences entre les classes à l'aide de procédures de comparaisons multiples post-hoc de Bonferroni qui contrôlaient le taux d'erreur global de l'expérience. Nous avons évalué la normalité à l'aide de graphiques p-p normaux, et l'homoscédasticité de la variance à l'aide du test F de Levene dans l'ANOVA et de graphiques de résidus dans les analyses de régression. Nous avons programmé les simulations statistiques dans R+ (Département de statistique, Université d'Auckland, logiciel disponible sur <http://www.r-project.org>).

RESULTATS

Nous avons suivi 18 loups équipés d'un collier émetteur au cours de l'hiver, répartis en 5 meutes, pour un total de 23 années-meute entre 1986 et 2000. Nous avons suivi les loups pendant 195 périodes d'échantillonnage et localisé 429 proies tuées par les loups sur 1 294 jours (Tableau 2). Nous avons suivi les meutes en moyenne 8,5 intervalles d'échantillonnage par an, d'une durée moyenne de 7,0 jours (Tableau 2), soit une moyenne de 59,5 jours d'échantillonnage par hiver, ou 31% (5 à 57%) de la période d'étude hivernale (Tableau 2). La taille moyenne des meutes était de 6,1 loups, allant de 2 à 18 (Tableau 2).

Taux de prédation (Kill rate)

En utilisant l'estimateur du ratio, le taux de prédation moyen par meute de loups était de 0,33 k/j/p (Tableau 2), composé d'une moyenne de 0,23 wapiti/j/p, 0,04 cerf mulet/j/p et 0,022 cerf de Virginie/j/p, 0,015 orignal/j/membre et 0,017 mouflon d'Amérique/j/membre (tableau 3). Les taux de prédation en kg/j/loup différaient entre les 5 espèces de proies (ANOVA, $F_{4,88} = 36,70$, $P < 0,0005$, Tableau 3). Le taux de prédation de wapitis était le plus élevé ($P < 0,0005$), tandis que les taux de prédation des quatre autres espèces de proies étaient similaires (Tableau 3, toutes les comparaisons $P \geq 0,50$). En utilisant les écarts-types (ET) basés sur le modèle présenté dans le Tableau 2, l'intervalle de confiance (IC) à 95% pour le taux de prédation total de la meute de loups variait entre $\pm 0,01$ et 0,12 k/j/p au cours des années. En regroupant les données sur l'ensemble des années-meutes, l'IC à 95% basé sur le modèle était de $0,33 \pm 0,04$ (0,29-0,37 k/j/p), soit 52 à 67 proies tuées au cours d'une période hivernale de 181 jours (Tableau 2). Cependant, le regroupement sur plusieurs années réduit artificiellement la variation intra-annuelle, car cela ne tient compte que de la variance de l'échantillon et ne permet pas de tirer des conclusions sur les hivers non échantillonnés.

Les meutes de loups ont tué en moyenne 41,8 wapitis (IC à 95% : 34,9-48,7), 7,1 cerfs muets (3,3-10,9), 3,9 cerfs de Virginie (0,6-7,3), 2,7 orignaux (0,5-4,9) et 3,1 mouflons d'Amérique (0,5-5,6) par hiver de 181 jours. Les taux de consommation totaux par individu, en kg de proies tuées par jour et par loup (ajustés en fonction du pourcentage de viande comestible et consommée), s'élevaient en moyenne à 5,42 kg/j/loup (Tableau 3).

Hebblewhite (2000) a rendu compte des taux de prédation spécifiques par espèce et par zone pour chaque meute-année. Enfin, les taux de prédation des intervalles d'échantillonnage séquentiels n'étaient pas corrélés ($r = 0,08$, $P = 0,23$, $n = 170$), satisfaisant ainsi la troisième hypothèse de Thompson (1992).

Tableau 2. Données de suivi des traces de neige utilisées pour estimer les taux de mortalité hivernale des loups dans le parc national de Banff, au Canada, de 1986 à 2000. Pour chaque année-meute, le nombre d'intervalles d'échantillonnage (N), la durée moyenne de suivi en jours (X_s), le nombre de jours suivis (n), le nombre total de jours (X), le pourcentage de la période hivernale suivi, le nombre de proies tuées (y_i) et la taille moyenne de la meute en déplacement sont indiqués. Les taux de proies tuées par les loups, exprimés en nombre de proies/jour/meute ($k/d/p$) et en kg de proies tuées/jour/loup ($kg/d/w$), ont été estimés à l'aide de notre modèle, un estimateur de rapport de la variance intra-hivernale du taux de mise à mort. Les taux de mise à mort ont été calculés selon les méthodes de Dale et al. (1995) et Ballard et al. (1997) ; les erreurs-types non pondérées (SE) sont présentées à titre de comparaison

Wolf pack-year ^a	# of sampling intervals (N)	Mean length in days (x_s)	# Days tracked (n)	% winter tracked	# of kills (y_i)	Wolf pack size	Ratio-estimator		Ballard et al. (1997) k/d/p	Dale et al. (1995) (k/d/p)	SE of (k/d/p)		
							kill k/d/p	rates kg/d/w ^b			Un-weighted ^c	Design-based ratio ^d	Model-based ratio ^e
SP 86/87	1	8.0	8	4.4	4	4.0	0.40	7.96	0.40	0.413	— ^f	— ^f	— ^f
SP 87/88	7	7.3	51	28.0	24	5.8	0.47	9.15	0.43	0.455	0.052	0.017	0.029
SP 88/89	10	5.2	52	28.7	14	5.0	0.28	4.15	0.32	0.333	0.041	0.007	0.014
SP 89/90	7	13.6	95	52.5	38	4.6	0.40	7.52	0.40	0.423	0.013	0.009	0.007
SP 90/91	6	7.7	46	25.4	22	6.2	0.48	7.14	0.55	0.577	0.080	0.019	0.036
SP 91/92	12	6.3	75	41.2	22	6.0	0.29	5.08	0.27	0.282	0.078	0.008	0.012
CT 90/91	7	6.6	46	25.4	22	5.6	0.48	3.73	0.48	0.500	0.051	0.014	0.023
BVP 93/94	5	6.0	30	16.6	11	5.3	0.37	6.09	0.19	0.200	0.031	0.007	0.014
BVP 94/95	11	7.4	81	44.8	19	8.4	0.23	2.10	0.32	0.333	0.035	0.008	0.010
BVP 95/96	14	6.6	93	51.1	24	5.3	0.26	4.68	0.29	0.308	0.026	0.012	0.010
BVP 96/97	15	5.5	83	45.9	20	5.9	0.24	3.21	0.47	0.438	0.022	0.006	0.007
BVP 97/98	7	9.4	66	36.5	5	2.8	0.08	2.59	0.10	0.100	0.031	0.008	0.011
BVP 98/99	12	5	60	33.1	16	2.3	0.27	8.11	0.44	0.462	0.035	0.008	0.010
BVP 99/00	8	13.0	104	57.1	12	2.1	0.11	4.89	0.16	0.166	0.013	0.005	0.005
CA 91/92	4	5.2	26	14.4	9	4.0	0.35	9.85	0.36	0.385	0.083	0.009	0.032
CA 93/94	7	3.7	26	14.4	8	4.0	0.31	8.93	0.22	0.235	0.052	0.005	0.018
CA 94/95	8	5.3	42	23.2	13	6.0	0.31	6.08	0.25	0.273	0.050	0.008	0.019
CA 95/96	14	7.4	103	56.6	42	8.9	0.41	4.34	0.48	0.508	0.019	0.013	0.007
CA 96/97	9	8.2	74	13.3	35	13.1	0.47	3.58	0.56	0.596	0.053	0.022	0.023
CA 97/98	10	6.8	68	37.6	24	15.2	0.35	2.38	0.39	0.406	0.025	0.009	0.007
CA 98/99	9	4.9	44	24.3	14	12.3	0.30	2.30	0.32	0.333	0.037	0.008	0.015
CA 99/00	4	6.3	25	13.7	7	6.3	0.28	2.22	0.31	0.333	0.033	0.008	0.020
FR 99/00	8	5.8	46	25.3	12	2.18	0.26	11.35	0.40	0.417	0.039	0.007	0.013
\bar{x}	8.5	7.0	68.8	31.0	23.7	6.1	0.328	5.431	0.346	0.363	0.041	0.010	0.016
Total ^a or pooled SE ^b	195 ^a	—	1,294 ^a	—	417 ^a	—	0.08 ^b	0.36 ^b	0.119 ^b	0.07 ^b	—	—	—

^a Abbreviations are CA – Cascade pack, SP- Spray pack, CT – Castle pack, FR- Fairholme, BVP- Bow Valley pack,

^b Kg/day/wolf corrected for 75% edible from Peterson (1977) and an average of 75% actually consumed from this study.

^c Unweighted standard error calculated from unweighted mean kill rate following Jedrejewski et al. (2000) with a finite population size adjustment accounting for % winter tracked (Thompson 1992).

^d Design-based ratio-estimator standard error for k/d/p over the entire winter using equation 1.

^e Model-based ratio-estimator standard error for k/d/p over the entire winter using equation 2.

^f Only 1 interval collected for Spray 1986/87 pack, hence no variance estimate.

^g Pack size estimated from snow tracking, no wolves were radio-collared in this pack.

Comparaison des estimateurs de taux de prédation

Les méthodes de Dale et de Ballard ont toutes deux estimé des taux de prédation plus élevés (0,36 k/j/p et 0,35 k/j/p, **Tableau 2**) que la méthode du ratio (0,33 k/j/p, test apparié, Dale vs. Ratio $t_{22}, \alpha = 0,05/2 = 2,33, P = 0,03$; Ballard vs. Ratio $t_{22}, \alpha = 0,05/2 = 2,01, P = 0,06$). Nous avons constaté que la pente du modèle ($k/d/w_i$) = $\beta_0 + \beta_1 x_i$ où x_i est la durée de la période en jours, n'était pas différente de 0 pour les méthodes du ratio et de Ballard ($P = 0,31$ et $0,11$, respectivement), ce qui suggère que le biais du taux de mortalité lié à la durée de l'intervalle d'échantillonnage était négligeable. **Cependant**, la pente a frôlé la signification statistique pour la méthode de Dale ($\beta = -0,002, SEC = 0,001, P = 0,06$), suggérant un biais négatif du taux de mortalité à mesure que la durée de l'intervalle d'échantillonnage augmentait (par exemple, $-0,04$ k/j/p pour un intervalle de surveillance de 20 jours). **En moyenne**, l'approche basée sur la conception a fourni des estimations de variance qui étaient en moyenne 30% plus faibles que les estimations de variance basées sur le modèle (SE moyenne

basée sur la conception = 0,01, SE moyenne basée sur le modèle = 0,016, **Tableau 2**). La SE non pondérée du taux de prédation s'élevait en moyenne à 0,041, soit environ 70% de plus que l'estimateur de ratio basé sur le modèle (**Tableau 2**). L'écart-type de k/d/p a diminué de manière exponentielle dans le BNP, se stabilisant lorsque le nombre d'intervalles échantillonnés était supérieur à environ 6 (**Figure 1a**) et que le pourcentage de suivi hivernal était supérieur à environ 20-25% (**Figure 1b**).

Tableau 3. Récapitulatif des taux moyens de proies tuées par les loups en hiver, tous groupes confondus, en nombre de proies tuées par jour/meute et en kg de proies tuées/jour/loup pour les 5 espèces de proies du parc national de Banff, de 1986 à 2000

Species	Kills/day/pack			Biomass in kg/day/wolf ^b		
	\bar{x}	Range	Pooled SE	\bar{x}	Range	Pooled SE
Elk ^a	0.230	0.04–0.40	0.025	4.23	0.70–8.48	0.36
Mule deer	0.039	0.01–0.12	0.010	0.17	0.06–0.66	0.11
White-tailed deer	0.022	0.01–0.12	0.007	0.19	0.02–0.48	0.14
Moose	0.015	0.01–0.08	0.004	0.64	0.13–2.54	0.31
Bighorn sheep	0.017	0.01–0.09	0.004	0.16	0.02–0.29	0.11
Total	0.330	0.11–0.48	0.080	5.42	2.22–11.35	0.36

^a Zone specific kill rates (Hebblewhite 2000) of elk do not sum to total elk kill rates because zone specific kill rates only include years where wolves used a specific zone, while the total elk kill rate is an average of all wolf-pack years in all zones.

^b Kg/day/wolf corrected for 75% edible from Peterson (1977) and an average of 75% actually consumed from this study.

Les simulations avec un taux de mortalité fixé à 0,33 k/j/p ont montré que la méthode de Dale surestimait le taux de mortalité de 0,10 k/j/w à 0,42 k/j/w en moyenne (**Figure 2a**), par rapport aux méthodes de Ballard (0,34 k/j/w) et du ratio (0,33 k/j/w) (**Figure 2b, c**). **En plus d'être biaisée, la méthode de Dale était la moins précise** (**Figure 2a, d**), suivie de la méthode de Ballard (**Figure 2b, d**) et de la méthode du ratio (**Figure 2c**), qui était la plus précise (**Figure 2d**). Parmi les trois méthodes, c'est la méthode de Dale qui a présenté la plus forte diminution de la variance à mesure que l'intensité d'échantillonnage augmentait (illustrée ici par le pourcentage de l'hiver échantillonné), tandis que les méthodes de Ballard et du ratio ont donné des estimations de variance plus stables (**Figure 2d**). Les résultats étaient similaires lorsque nous avons fait varier le nombre et la durée des intervalles d'échantillonnage (données non publiées) ; nous ne présentons donc ici que les résultats relatifs au pourcentage de l'hiver échantillonné. **De même**, nous avons constaté que faire varier le taux de prédation entre 0,05 et 0,4 n'affectait pas nos résultats, à savoir que la méthode du ratio était la plus précise et la plus exacte sur cette plage (données non publiées).

DISCUSSION

Les taux de prédation par loup et par individu dans le BNP ont considérablement varié d'une année à l'autre (moyenne globale $\bar{X} = 5,48$ kg/j/l, 0,33 kg/j/p, $\pm 0,01-0,12$, **Tableau 3**) et étaient comparables aux estimations des taux de prédation publiées (corrigées en fonction du pourcentage de chair comestible) issues d'autres études. Au Minnesota, les loups auraient tué 1,5 à 5,8 kg de cerfs de Virginie principalement par jour et par individu (Mech 1977). Thurber et Peterson (1993) ont rapporté que les loups tuaient environ 6,2 kg orignal par jour et par individu sur l'île Royale, dans le Michigan. Les loups évoluant dans un système à proies multiples au Gates of the Arctic Wildlife Refuge, en Alaska, auraient tué en moyenne 6,9 kg de proies par jour et par individu (fourchette de 4,1 à 12,0 kg par jour et par individu, Dale

et al. 1995), dont $\geq 90\%$ étaient des caribous. En Alaska, les loups chassaient autant le caribou migrateur que l'original, tuant en moyenne 5,3 kg de proies par jour et par individu (Ballard et al. 1997). Carbyn (1983) a rapporté que les loups, dans un système à proies multiples du parc national du Mont-Riding, au Manitoba, tuaient en moyenne 6,9 kg/j/l, dont 78% étaient des wapitis. Dans un autre système à proies multiples de la forêt vierge de Bialowieza en Pologne, les loups auraient tué 7,7 kg/jour/loup, dont 68% de cerfs élapes (*Cervus elaphus*) (Jêdrzejewski et al. 2000).

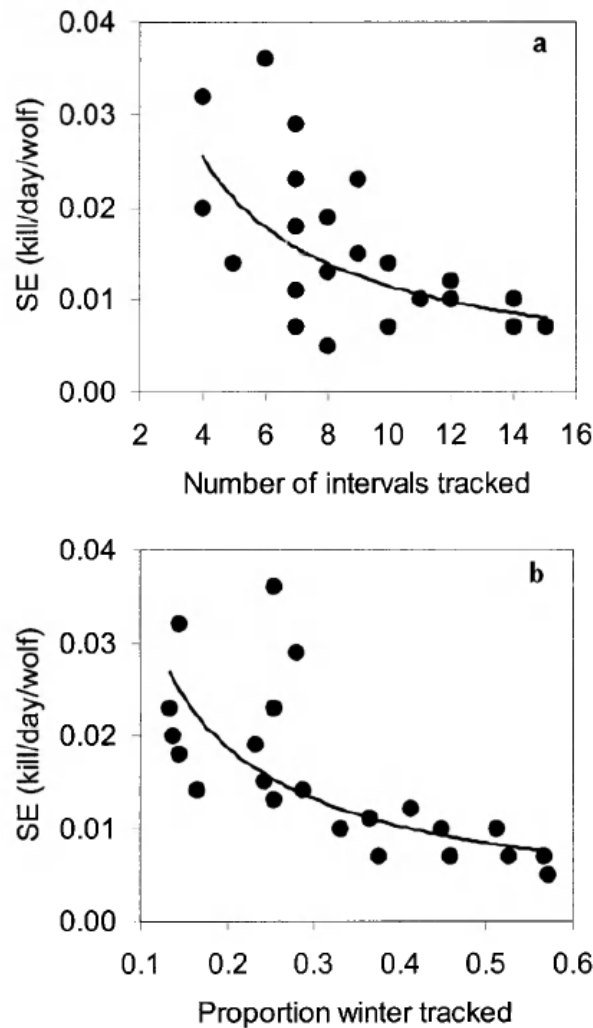


Figure 1. Relation entre l'estimation, fondée sur un modèle, du SE du taux de mise à mort en nombre de proies/jour/meute et **a**) le nombre d'intervalles suivis et **b**) pourcentage de l'hiver suivi à partir des données de suivi des traces dans la neige, recueillies dans le parc national de Banff entre 1986 et 2000. Les courbes non linéaires les mieux ajustées sont **a**) $Y = 0,0005x^{-0,88} + 2,41$, $R^2 = 0,59$, $P < 0,05$, et **b**) $Y = 0,005x^{-0,88}$, $R^2 = 0,36$, $P < 0,05$

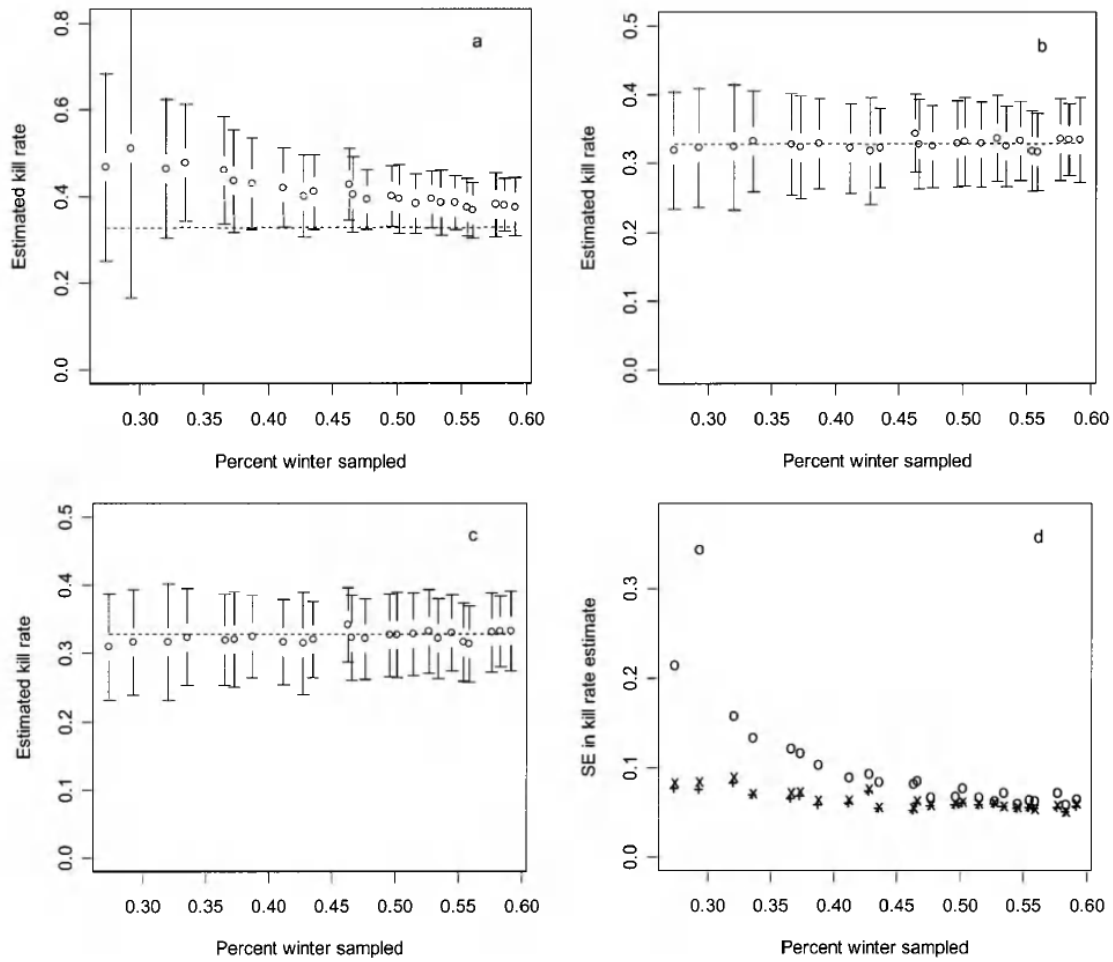


Figure 2. Résultats de 100 simulations d'estimation du taux de mortalité pour **a)** l'étude de Dale et al. (1995), **b)** Ballard et al. (1997), **c)** les approches par estimation de la variance du rapport, et **d)** l'erreur standard estimée du taux de mortalité pour les trois cas. La précision et l'exactitude de tous les estimateurs du taux de prédation ont été évaluées à partir d'un taux de mortalité connu de 0,3281 mortalités/jour/meute, échantillonné selon des caractéristiques d'échantillonnage correspondant à celles du BNP (Tableau 1) sur une gamme d'intensités d'échantillonnage

Malheureusement, les différences que nous mettons en évidence dans les méthodes de calcul du taux de prédation peuvent rendre les comparaisons directes entre les études peu fiables (Tableau 1). Par exemple, la méthode de Dale et Ballard a estimé des taux de prédation plus élevés que notre méthode (Tableau 2). Les méthodes de Ballard et du ratio étaient similaires, probablement parce que la méthode de Ballard n'excluait qu'un seul jour. La méthode de Dale a probablement donné des résultats plus élevés car la probabilité de mettre fin à un intervalle d'échantillonnage pendant le suivi des loups (c'est-à-dire de mettre fin à l'échantillonnage) augmentait avec le nombre de jours échantillonnés en raison des conditions météorologiques ou des déplacements des loups. **En excluant les périodes avant et après la première et la dernière mise à mort, la méthode de Dale est biaisée contre l'inclusion d'intervalles plus longs sans mise à mort, surestimant ainsi le taux de prédation.** Les taux de prédation rapportés dans Dale et al. (1995) pourraient donc **surestimer** les taux de prédation des loups, ce qui a des implications pour les modèles de réponse fonctionnelle loup-caribou présentés par Dale et al. (1994). **De plus**, en tronquant les jours précédant et suivant la première et la dernière mise à mort, la méthode de Dale a également accru la variation de l'échantillonnage (équation 2, Tableau 2). **Enfin**, nous avons constaté un léger biais négatif dans le taux de prédation à mesure que la durée de l'intervalle d'échantillonnage augmentait avec la méthode de Dale, peut-être parce que cette méthode excluait les intervalles plus longs sans prédation.

Considérer la prédation comme une fonction des temps de manipulation et de recherche rend peu probable le biais potentiel supposé par Dale et al. (1995) et d'autres. **Par exemple**, les méthodes aériennes de Fuller et Keith (1980) étaient biaisées car elles n'échantillaient que le temps de manipulation pour estimer le taux de prédation, et ce temps variait en fonction de la taille de la proie, affectant ainsi la probabilité de détection lors des vols de télémétrie aérienne. **Cependant**, le suivi continu au sol ou aérien échantillonne à la fois le temps de recherche et le temps de manipulation et ne présenterait pas le même biais que les méthodes aériennes de Fuller et Keith (1980). **Par conséquent**, la troncature était probablement injustifiée. **Cependant**, les méthodes de Ballard et de Dale ont toutes deux été conçues pour être utilisées dans un seul long intervalle d'échantillonnage (30 jours), où une telle troncature ne risquait pas de biaiser le taux de prédation.

Malheureusement, ces méthodes ont été appliquées dans des contextes avec des intervalles d'échantillonnage plus courts sans tenir compte de ces biais (Murphy 1998, Jędrzejewski et al. 2000). **De plus**, compte tenu de la difficulté de surveiller les loups sur de longues périodes, nous estimons que les études comporteront plus souvent plusieurs intervalles d'échantillonnage plus courts (par exemple, Huggard 1993a, Murphy 1998, Jędrzejewski et al. 2000, **Tableau 1**). **En outre**, l'estimation du taux de prédation sur un seul long intervalle ne permet pas d'obtenir des estimations de variance, alors que ces taux de prédation sont fréquemment extrapolés à l'ensemble de l'hiver.

D'après nos simulations, dans les protocoles comportant plus d'un intervalle d'échantillonnage plus court (~5-13 jours, **Tableau 3**), l'approche par rapport était la méthode la moins biaisée et la plus précise que nous ayons examinée (**Figure 2**). Alors que les méthodes de Ballard et Dale peuvent convenir pour un seul intervalle long (>30 jours), notre estimateur fournit un cadre pour estimer le taux de prédation sur plusieurs périodes dans des protocoles plus courants comportant des intervalles d'échantillonnage plus courts. **Par conséquent, en raison des problèmes liés aux estimateurs précédents, de la base statistique et des performances améliorées de l'estimateur du ratio, nous recommandons la méthode du ratio pour estimer le taux de prédation dans les futures études sur les systèmes loup-proie.**

Le choix de la formule à utiliser pour estimer la variance du taux de mortalité (équation 1 ou équation 2) dépendra des objectifs de la conception de l'étude et relèvera davantage d'un choix philosophique (voir Thompson 1992 ; p. 95). L'approche standard basée sur la conception a fourni des erreurs-types plus précises que l'approche basée sur le modèle (**Tableau 2**). **Cependant**, nous estimons que dans la plupart des études sur les loups et leurs proies, une approche plus prudente (c'est-à-dire des intervalles de confiance plus larges) pour estimer la variance peut être justifiée en raison des inférences généralement faites par les gestionnaires et le public (c'est-à-dire l'extrapolation des taux de mortalité par les loups à des saisons ou des années entières). **De plus**, les deux estimateurs ont fourni des estimations presque identiques dans les cas où la longueur des intervalles échantillonnés et non échantillonnés était égale (c'est-à-dire que le deuxième terme de l'équation 2 est égal à 1, **Tableau 2**, données non publiées), mais l'estimation de la variance basée sur le modèle était plus élevée lorsque la longueur de l'intervalle échantillonné variait. Cela suggère en outre qu'il est justifié de traiter la longueur de l'intervalle comme une variable aléatoire et de l'inclure dans l'estimation de la variance (équation 2).



Suivi des loups dans la neige pour localiser les proies qu'ils ont tuées

La méthode du taux de mortalité par double échantillonnage développée par Smith et al. (2003) permet de remédier à la violation de l'hypothèse selon laquelle toutes les proies tuées se trouvent dans un intervalle d'échantillonnage, et est applicable lorsque la surveillance continue n'est pas possible. Leur approche ajustait les taux de prédation au sein d'un intervalle d'échantillonnage afin d'estimer un taux de prédation non biaisé pour cet intervalle, tandis que notre méthode de la variable de rapport utilisait les intervalles d'échantillonnage surveillés pour estimer le taux de mortalité (ou le nombre de proies tuées) pendant les périodes non surveillées (c'est-à-dire sur l'ensemble d'un hiver). Ces deux méthodes pourraient facilement être combinées pour estimer les taux de prédation et la variance du taux de prédation en substituant à y_s dans l'équation 1, l'estimation du nombre de proies tuées par Smith et al. (2003) obtenue à partir de la méthode du double échantillonnage dans l'intervalle d'échantillonnage (i).

Les taux de prédation des wapitis dans le BNP étaient supérieurs à ceux des autres proies, qui étaient approximativement égaux (Tableau 3). Les taux de prédation étaient classés comme suit : wapiti > cerf mulet = cerf de Virginie > orignal = mouflon d'Amérique, ce qui correspond à la synthèse de Weaver (1994) sur les études nord-Américaines concernant les loups et les wapitis. Le wapiti était l'ongulé le plus abondant dans la zone d'étude, avec des estimations de population variant entre environ 500 et 2 000 wapitis de 1986 à 2000 (Hebblewhite et al. 2002). Hebblewhite et al. (2002) ont rapporté que les taux de prédation des loups mentionnés ici interagissaient avec l'épaisseur de la neige pour limiter la croissance de la population de wapitis dans la vallée de Bow du BNP. Huggard (1993a) a indiqué que les loups sélectionnaient fortement les wapitis au niveau individuel et au niveau du troupeau entre 1989 et 1991 dans le parc national des Banff. La sélection des wapitis par les loups

pourrait être liée à l'augmentation des taux de rencontre (Huggard 1993a) et au succès des attaques (Hebblewhite et Pletscher 2002) par les loups s'attaquant à des wapitis vivant en groupe. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour vérifier si la prédation des loups sur les wapitis dépend de la densité (par exemple, Messier 1994).

Parcs Canada (données non publiées) a estimé à environ 1 000 le nombre de mouflons d'Amérique dans la zone d'étude ; ainsi, l'impact de la prédation hivernale des loups sur les mouflons d'Amérique dans notre zone d'étude (6 à 10 animaux tués par les loups par hiver) devrait être minime. **En comparaison**, Hurd (1999) a montré que les populations d'originaux à faible densité (~75 dans la zone d'étude) étaient en déclin en raison d'un faible taux de survie des adultes suite à la recolonisation des loups, et que la prédation par les loups était une cause majeure de mortalité. L'impact relativement plus important de la prédation hivernale des loups (5 à 8 originaux par hiver) concorde avec ces déclin. Malheureusement, il est difficile d'évaluer l'impact de la prédation des loups sur les cerfs muets (14 à 16 cerfs muets par hiver) et les cerfs de Virginie (8 à 12 cerfs de Virginie par hiver), car aucune estimation de population n'est disponible pour notre zone d'étude.

Nous pensons que l'étude de la variation des taux de prédation fournira des informations précieuses sur la dynamique prédateur-proie, notamment dans le cadre de l'estimation de la **réponse fonctionnelle**. Les approches de régression classiques utilisées pour estimer les réponses fonctionnelles ne tiennent pas compte de la variation du taux de prédation (Dale et al. 1994, Messier 1994, mais voir Messier et Joly 2000). L'intégration de la variance du taux de prédation ne ferait qu'exacerber les difficultés statistiques décrites par Marshal et Boutin (1999) qui entravent l'estimation de la réponse fonctionnelle loup-proie. **De plus**, l'intégration de la variance du taux de prédation dans les applications de gestion des taux de prédation pour la gestion de la chasse aux ongulés (par exemple, Keith 1983) renforcera la rigueur de ces applications. Nos estimations du taux de prédation, lorsqu'elles sont utilisées avec les estimations de variance associées, permettront de comprendre l'impact potentiel des loups sur les populations de wapitis dans tout l'ouest de l'Amérique du Nord.

CONCLUSIONS

Les estimations du taux de prédation hivernale des loups ont varié considérablement malgré une surveillance intensive (**Tableaux 2 et 3**). Un effort d'échantillonnage couvrant au moins 25% de l'hiver, réparti en 26 à 8 intervalles d'échantillonnage, a semblé stabiliser la variance des échantillons dans les estimations du taux de prédation au parc national de Banff (**Figures 1 et 2**). **De plus**, à l'aide de simulations, nous avons évalué les performances des estimateurs du taux de prédation pour une intensité d'échantillonnage pouvant atteindre 55% de l'hiver. Même à ces intensités d'échantillonnage élevées, nous avons constaté des variations substantielles des taux de prédation (**Figures 1 et 2**). Nous recommandons donc aux chercheurs d'échantillonner au moins $\geq 25\%$ de la période hivernale pour estimer les taux de prédation. Malheureusement, parmi les études passées en revue dans le **Tableau 1**, beaucoup ont échantillonné de manière moins intensive que ce niveau pour estimer les taux de prédation. Il peut donc s'avérer difficile d'estimer de manière fiable les taux de prédation dans de nombreux systèmes, ce qui incite à rechercher de nouvelles approches pour l'étude des relations loup-proie (voir Boutin 1992, Marshal et Boutin 1999, Joly et Patterson 2003) qui se concentrent sur l'estimation de la survie des proies (par exemple, Kunkel et Pletscher

1999) ou la sélectivité des prédateurs (Joly et Patterson 2003) pour différentes densités de prédateurs. Les approches utilisant des colliers équipés d'un système de positionnement global (GPS) peuvent offrir une solution technologique pour augmenter l'intensité de l'échantillonnage afin d'estimer le taux de prédation (voir Anderson et Lindzey 2003) ; **cependant**, ces approches introduiront de nouvelles sources d'erreur en raison d'une mauvaise spécification du lieu de mise à mort dans les modèles de régression logistique. **De plus**, les approches utilisant des colliers GPS présenteront souvent des intervalles manquants en raison d'une mauvaise couverture GPS ou d'un dysfonctionnement des colliers. Les gestionnaires des zones où les loups se réinstallent devraient tenir compte de ces problèmes d'échantillonnage statistique lorsqu'ils conçoivent des études dont l'objectif est d'estimer les taux de prédation. Bien que le taux de prédation soit une mesure intuitive recueillie depuis des décennies, nous encourageons les chercheurs à adopter une approche standardisée qui améliorera la comparabilité et la rigueur entre les études. Nous pensons que l'estimateur de ratio que nous présentons fournira une telle approche pour les études prédateur-proie.

Literature cited

- ANDERSON, C. R., AND F. G. LINDZEY. 2003. Estimating cougar predation rates from GPS location clusters. *Journal of Wildlife Management* 67:307-316.
- BALLARD, W. B., L. A. AYRES, P. R. KRAUSMAN, D. J. REED, AND S. G. FANCY. 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. *Wildlife Monographs* 135.
- BOERTJE, R. D., P. VALKENBURG, AND M. E. McNAY. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 60:474-89.
- BOUTIN, S. 1992. Predation and moose population dynamics: a critique. *Journal of Wildlife Management* 56:116-27.
- BOYCE, M. S. 1992. Wolf recovery for Yellowstone National Park: A simulation model. Pages 123-137 *in* D. R. McCullough and R. H. Barrett, R.H., editors. *Wildlife 2001: Populations*. Elsevier Applied Science, New York, New York, USA.
- BOYD, D. K., AND D. H. PLETSCHER. 1999. Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the central Rocky Mountains. *Journal of Wildlife Management* 63:1094-1108.
- CARBYN, L. N. 1983. Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Wildlife Management* 47:963-976.
- COCHRAN, W. G. 1977. *Sampling techniques*. Third Edition. Wiley and Sons, Toronto, Canada.
- COWAN, I. M. 1947. The timber wolf in the rocky mountain National parks of Canada. *Canadian Journal of Research D* 25:139-174.
- CREEL, S. 1997. Cooperative hunting and group size: assumptions and currencies. *Animal Behavior* 54:1319-1324.
- DALE, B. W., L. G. ADAMS, AND R. T. BOWYER. 1994. Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 63:644-652.
- DALE, B. W., L. G. ADAMS, AND R. T. BOWYER. 1995. Winter wolf predation in a multiple ungulate prey system, Gates of the Arctic National Park, Alaska. Pages 223-230 *in* L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip, editors. *Ecology and conservation of*

- wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta, Canada.
- ESTES, J.A. 1996. Predators and ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin* 34: 390-396.
- FRITTS, S. H., AND L. D. MECH. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80: 1-79.
- FRITTS, S. H., E. E. BANGS, J.A. FONTAINE, M. R. JOHNSON, M. K. PHILLIPS, E. D. KOCH, AND J. R. GUNSON. 1997. Planning and implementing a reintroduction of wolves to Yellowstone National Park and central Idaho. *Restoration Ecology* 5: 7-27.
- FULLER, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105.
- FULLER, T. K., AND L. B. KEITH. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 44: 583-602.
- GASAWAY, W. C., R. D. BOERTJE, D. V. GRANGAARD, D. G. KELLYHOUSE, R. O. STEPHENSON, AND D. G. LARSEN. 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildlife Monographs* 120.
- HAYES, R. D., A. M. BAER, U. WOTSCHIKOWSKY, AND A. S. HARESTAD. 2000. Kill rate by wolves on moose in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 78: 49-59.
- HEBBLEWHITE, M. 2000. Wolf and elk predator-prey dynamics in Banff National Park. Thesis, University of Montana, Missoula, USA.
- HEBBLEWHITE, M., AND D. H. PLETSCHER. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. *Canadian Journal of Zoology* 80: 800-809.
- HEBBLEWHITE, M., D. H. PLETSCHER, AND P. C. PAQUET. 2002. Elk population dynamics in areas with and without predation by recolonizing wolves in Banff National Park, Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 80: 789-799.
- HOLLAND W. D., AND G. M. COEN. 1983. Ecological (biophysical) land classification of Banff and Jasper National Parks. Volume 1: Summary. Alberta Institute of Pedology, Edmonton, Alberta, Canada.
- HOLLING, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European sawfly. *The Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- HOLROYD G. L., AND K. J. VAN TIGHEM. 1983. Ecological (biophysical) land classification of Banff and Jasper National Parks. Volume 3. The wildlife inventory. Canadian Wildlife Service, Edmonton, Alberta, Canada.
- HUGGARD, D. J. 1993a. Prey selectivity of wolves in Banff National Park I. Prey species. *Canadian Journal of Zoology* 71: 130-139.
- HUGGARD, D. J. 1993b. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *Journal of Wildlife Management* 57: 382-388.
- HURD, T. E. 1999. Factors limiting moose numbers and their interactions with elk and wolves in the Central Rocky Mountains, Canada. Thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada.
- JĘDRZEJEWSKI, W., B. JĘDRZEJEWSKA, H. OKARMA, K. SCHMIDT, K. ZUB, AND M. MUSIANI. 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* 81: 197-212.
- JOLY, D. O., AND B. R. PATTERSON. 2003. Use of selection indices to model the functional response of predators. *Ecology* 84: 1635-1639.
- KEITH, L. B. 1983. Population dynamics of wolves. Pages 66-77 *in* L. N. Carbyn, editor: *Wolves in Canada and Alaska: their status, biology and management*. Canadian Wildlife Service Edmonton, Alberta, Canada.
- KUNKEL, K. E. 1997. Predation by wolves and other large carnivores in northwestern Montana and southeastern British Columbia. Dissertation, University of Montana, Missoula, USA.
- KUNKEL, K. E., AND D. H. PLETSCHER. 1999. Species-specific population dynamics of cervids in a multipredator system. *Journal of Wildlife Management* 63: 1082-1093.
- MANLY B. F. J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- MARSHAL, J. P., AND S. BOUTIN. 1999. Power analysis of wolf-moose functional responses. *Journal of Wildlife Management* 63: 396-402.
- MECH, L. D. 1977. Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack. Pages 55-83 *in* R. Phillips, and C. Jonkel, editors. *Proceedings of the 1975 predator symposium Bulletin of the Montana Forest and Conservation Experiment Station, University of Montana, Missoula, USA.*
- MESSIER, F. 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1068-1077.
- MESSIER, F., AND M. CRÉTE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65: 503-512.
- MESSIER, F. 1991. The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. *Journal of Animal Ecology* 60: 377-393.
- MESSIER, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American Moose. *Ecology* 75: 478-488.
- MESSIER, F., AND D. O. JOLY. 2000. Comment: regulation of moose populations by wolf predation. *Canadian Journal of Zoology* 78: 506-510.
- MURIE A. 1944. *The wolves of Mt. McKinley*. United States Government Printing Office, Washington, D.C., USA.
- MURPHY, K. M. 1998. The ecology of the cougar (*Puma concolor*) in the northern Yellowstone Ecosystem: interactions with prey, bears and humans. Dissertation, University of Idaho, Moscow, USA.
- ORIAN, G., P.A. COCHRAN, J. W. DUFFIELD, T. K. FULLER, R. J. GUTIERREZ, W. M. HENEMANN, F. C. JAMES, P. KAREIVA, S. R. KELLERT, D. KLEIN, B. N. MCELLELLAN, P. OLSON, AND G. YASKA. 1997. Wolves, bears, and their prey in Alaska. National Academy Press, Washington, D.C., USA.
- PETERSON, R. O. 1977. *Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale*. United States National Park Service Science Monograph Series 11: 1-210.
- SCHALLER, G. B. 1972. *The Serengeti Lion*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- SEIP, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their relationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1494-1503.
- SMITH, D. W., T. D. DRUMMER, K. M. MURPHY, D. S. GUERNSEY, AND S. B. EVANS. 2003. Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in Yellowstone National Park, 1995-2000. *Journal of Wildlife Management*, In press.
- SOKAL, R. R., AND F. J. ROHLF. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman, New York, New York, USA.
- TERBORGH, J., J. A. ESTES, P. C. PAQUET, K. RALLS, D. BOYD-HEGER, B. J. MILLER, AND R. F. NOSS. 1999. The role of top carnivores in

regulating terrestrial ecosystems. Pages 39–64 *in* M. E. Soulé, and J. Terborgh, editors. *Continental Conservation: Scientific Foundations of Regional Reserve Networks The Wildlands Project*. Island Press, Washington, D.C., USA.

THOMPSON S. K. 1992. *Sampling*. Wiley and Sons, New York, New York, USA.

THURBER, J. M., AND R. O. PETERSON. 1993. Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. *Journal of Mammalogy* 74: 879–889.

WEAVER, J. L. 1994. *Ecology of wolf predation amidst high ungulate diversity in Jasper National Park, Alberta*. Dissertation, University of Montana, Missoula, USA.

WILKINSON L. 1998. *Systat 8.0*. Chicago, Illinois, USA.



Mark Hebblewhite (photo) is a doctoral student in the Department of Biological Sciences at the University of Alberta. He received his B.Sc. in pure and applied ecology at the University of Guelph (1995), and his M.S. in wildlife biology from the University of Montana (2000). He has conducted research on songbirds, freshwater fish, ungulates, and carnivores throughout Canada, and has worked since 1995 in Banff National Park, where he completed his M.S. on wolf–elk

dynamics. His current research interests include linking ungulate population dynamics to predation risk and forage dynamics with applications to national-park management. **Paul C. Paquet** is adjunct professor at the University of Calgary, and the WWF-Canada's carnivore specialist. He received his B.A. in philosophy of science from Santa Clara (1970), his B.Sc. in wildlife zoology from Arizona State (1972), his M.Sc. in behavioral ecology from Portland State (1982), and his Ph.D. in zoology on wolf–coyote ecology from the University of Alberta (1988). Paul has written many articles on large mammalian carnivores. He has been conducting field research on wolves and coyotes since 1972. He is currently involved in carnivore research throughout North America and Europe, including new research on the ecology and conservation of coastal British Columbia wolves. **Daniel H. Pletscher** is director of the wildlife biology program at the University of Montana. He holds a B.S. in wildlife management from the University of Minnesota (1974), an M.S. in wildlife biology from Kansas State (1977), and a Ph.D. in forestry from Yale University (1982). He has served as President of the Montana Chapter of The Wildlife Society and chaired the steering committee for the 1999 International Wildlife Management Congress in Hungary. His research interests focus on predator–prey dynamics and endangered species. **Robert B. Lessard** is a doctoral student in the Department of Renewable Resources at the University of Alberta. He received his B.Sc. in actuarial mathematics at Concordia University (1990) and his M.Sc. in forest resource management from the University of British Columbia (1998). He has worked in forest harvest planning, insect outbreak and forest fire dynamics, and the management of predator–ungulate systems. His current interest is in the analysis and modeling of human-altered wildlife dynamics. **Carolyn J. Callaghan** is a research associate with the Central Rockies Wolf Project and an adjunct professor at the University of Calgary. She received a B.Sc. and a Ph.D. (2001) at the University of Guelph. Her research interests include many aspects of carnivore ecology and management, including wolf habitat use and population persistence; recent work includes use of wildlife corridors by carnivores and ungulates in mountainous habitats and investigating the wolf–live-stock relationship in the Alberta foothills.



Associate editor: White