

L'invasion des cerfs de Virginie modifie la dynamique entre les loups et les caribous dans le nord-est de l'Alberta

Journal of Wildlife Management 75(1):204–212; 2011; DOI: 10.1002/jwmg.28

Research Article



Invading White-Tailed Deer Change Wolf–Caribou Dynamics in Northeastern Alberta

A. DAVID M. LATHAM,¹ *Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada T6G 2E9*

M. CECILIA LATHAM, *Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada T6G 2E9*

NICOLE A. MCCUTCHEN,² *Alberta Caribou Committee, c/o Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada T6G 2E9*

STAN BOUTIN, *Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada T6G 2E9*

Résumé

Les **modifications de l'habitat** causées par l'homme ont été mises en cause dans le déclin actuel des populations de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) à travers l'Amérique du Nord. L'augmentation des habitats en phase de succession précoce, associée à l'empreinte industrielle, peut entraîner une hausse de la densité des ongulés et, par conséquent, de celle de leur prédateur, le loup (*Canis lupus*). Une densité plus élevée de loups peut se traduire par une augmentation des rencontres entre loups et caribous et, par conséquent, par une mortalité accrue chez ces derniers. Nous avons comparé les changements de densité des orignaux (*Alces alces*) et des cerfs (*Odocoileus* spp.) et évalué leurs effets sur la dynamique loup-caribou dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, avant (1994-1997) et après (2005-2009) l'expansion industrielle majeure dans la région. Le nombre de cerfs de Virginie (*O. virginianus*) observés a été multiplié par 17,5, tandis que celui des orignaux est resté inchangé. Le nombre de loups a également augmenté, passant d'environ 6 à 11,5 individus pour 1 000 km². Parallèlement à ces changements, le chevauchement spatial entre les territoires des meutes de loups et l'aire de répartition des caribous était élevé par rapport au milieu des années 1990. Le nombre élevé de localisations de loups dans l'aire de répartition du caribou suggère que ces incursions n'étaient pas simplement exploratoires, mais correspondaient plutôt à des sorties de chasse et à des sites de mise bas. L'analyse des excréments a indiqué que la consommation d'orignaux par les loups a considérablement diminué au cours de cette période, tandis que la consommation de cerfs a nettement augmenté, ces derniers ayant remplacé les orignaux comme proie principale des loups. La part du caribou dans le régime alimentaire des loups a été multipliée par 10 et les tendances démographiques du caribou dans la région sont passées de stables à déclinantes. La consommation de castors (*Castor canadensis*) par les loups a augmenté depuis le milieu des années 1990. Nous suggérons que les récentes baisses des populations de caribous des bois à l'extrémité sud de leur aire de répartition sont dues au fait que les fortes densités de cerfs ont entraîné une **réponse numérique** des loups et, par conséquent, une prédation accidentelle plus élevée sur les caribous. Nos résultats indiquent que les mesures de gestion visant à conserver les caribous doivent désormais inclure les cerfs dans les programmes de gestion des proies principales et de réduction des loups. © 2011 The Wildlife Society.

MOTS-CLÉS : perturbation anthropique, forêt boréale, prédation accidentelle, nord-est de l'Alberta, prédateur commun, chevauchement spatial, cerf de Virginie, dynamique loup-caribou.

INTRODUCTION

L'utilisation des terres par l'homme et le changement climatique risquent d'affecter la viabilité de nombreuses espèces au cours des prochaines décennies (Bergerud 1974, Fahrig et Merriam 1994, Stenseth et al. 2002, Vors et Boyce 2009). Le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) est présent dans une grande partie de la forêt boréale Canadienne. Cette espèce est de plus en plus exposée à l'activité humaine et aux perturbations, et pourrait être affectée par le changement climatique (Bergerud 1988, Dyer et al. 2001, Vors et Boyce 2009). Ces dernières années, l'aire de répartition et la taille des populations du caribou des bois ont diminué dans leur partie sud (McLoughlin et al. 2003, Vors et al. 2007, Wittmer et al. 2007, Environnement Canada 2008) et l'espèce a été classée comme menacée au Canada (Comité sur la situation des espèces en péril au Canada [COSEPA] 2002).

Bien que plusieurs facteurs aient été cités comme causes potentielles de ces déclin, un consensus se dégage de plus en plus sur le fait que l'augmentation de la prédation par les loups (*Canis lupus*) est le principal facteur immédiat pour la plupart des populations de caribous des bois (Bergerud 1974, Seip 1992, Rettie et Messier 2000, James et al. 2004). **L'hypothèse** de travail est que les caribous s'isolent normalement spatialement des loups en occupant des forêts anciennes ou des tourbières, qui sont considérées comme des habitats de faible qualité pour l'orignal (*Alces alces*), une proie principale plus courante dans ces écosystèmes (Bergerud et al. 1984, Cumming et al. 1996, James et al. 2004). Par exemple, James et al. (2004) ont montré que l'écotype boréal du caribou des bois du nord-est de l'Alberta, au Canada, était le plus commun dans les marécages de mélèzes noirs (*Picea mariana*) et de mélèzes laricins (*Larix laricina*), tandis que les orignaux et les loups étaient les plus abondants dans les hautes terres dominées par le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) et l'épinette blanche (*Picea glauca*). La faible densité d'orignaux et de loups dans les tourbières s'est traduite par de faibles taux de mortalité des caribous dus aux loups. **Cependant**, comme la plupart des populations de caribous du nord de l'Alberta ont décliné ces dernières années (Dzus 2001, McLoughlin et al. 2003), il a été suggéré que les tourbières pourraient ne plus offrir aux caribous un refuge contre la prédation des loups (James et al. 2004).

Une grande partie de la forêt boréale du Canada a subi un développement rapide et généralisé lié à l'agriculture, à la foresterie ainsi qu'à l'exploration et à l'extraction dans le secteur énergétique (Bergerud 1988, Schneider 2002, Vors et al. 2007, Environnement Canada 2008). Il a été suggéré que le système historique caribou des bois-orignal-loup a été modifié par l'activité industrielle de **deux** manières qui ne s'excluent pas mutuellement. **Premièrement**, l'exploitation forestière peut créer un habitat de succession précoce qui entraîne une augmentation de la densité des orignaux (Bergerud 1988, Cumming 1992, James et al. 2004). Les loups peuvent réagir en augmentant leur effectif face à une augmentation de leur proie principale (l'orignal ; Fuller 1989, Messier 1994), ce qui peut à son tour entraîner une augmentation des taux de rencontre entre les loups et les caribous, un phénomène connu sous le nom de **concurrence apparente** (Holt 1977). Dans le cadre de la compétition apparente, la prédation sur **les proies secondaires** (c'est-à-dire les caribous) peut être fortuite, son effet proportionnel étant inversement dépendant de la densité ; c'est-à-dire que

la mortalité augmente proportionnellement à la diminution du nombre de proies (Messier 1994, Sinclair et al. 1998, Wittmer et al. 2005). Bergerud et Elliott (1986) ont suggéré que l'effet proportionnel de la prédation par les loups constituera un **facteur limitant** pour les populations de caribous là où les densités d'originaux sont suffisamment élevées pour soutenir $\geq 6,5$ loups par 1 000 km².

Des études récentes sur le caribou des bois occupant de vastes complexes de tourbières suggèrent un deuxième mécanisme alternatif. Dans ces systèmes, l'exploitation forestière commerciale se déroule en dehors de l'aire de répartition du caribou, dans les hautes terres adjacentes ; **cependant**, les éléments linéaires associés au secteur énergétique, tels que les lignes d'exploration sismique et les oléoducs et gazoducs, sont très répandus et pourraient améliorer l'efficacité de la chasse du loup dans les tourbières. Par exemple, ces éléments linéaires pourraient améliorer la ligne de visée des loups et, par conséquent, les rencontres visuelles avec les caribous, augmenter les rencontres olfactives des loups avec des pistes de caribous fraîches, accroître la vitesse de déplacement des loups à travers les tourbières, ou modifier l'orientation de leurs mouvements pour inclure une plus grande proportion de l'habitat du caribou dans leurs expéditions de chasse (Latham 2009). Bien qu'un certain nombre d'études aient montré que les loups utilisent couramment ces éléments linéaires, en particulier dans les zones à faible activité humaine (par exemple, James et Stuart-Smith 2000, Whittington et al. 2005, Hebblewhite et Merrill 2008), il existe peu de preuves pour étayer l'impact négatif qui en résulte sur les populations de caribous.

Nous étudions un troupeau de caribous des bois (côté ouest de la rivière Athabasca ; WSAR) dans le nord-est de l'Alberta depuis 1993. James (1999) et James et al. (2004) ont établi qu'au milieu des années 1990, le troupeau WSAR était **spatialement séparé** des originaux et des loups, un prédateur commun, ce qui a entraîné une réduction de la pression de prédation des loups sur ce troupeau de caribous. Depuis le milieu des années 1990, **cependant**, le troupeau est passé d'une dynamique de population stable à un déclin significatif (Dzus 2001, McLoughlin et al. 2003, N. A. McCutchen, Alberta Caribou Committee, données non publiées), ce qui nous a donné l'occasion de tester certains des mécanismes causaux potentiels proposés pour expliquer le déclin du caribou des bois à travers le Canada. **Le déclin de la population de caribous a coïncidé avec une augmentation substantielle de l'exploration et de l'exploitation dans les secteurs forestier et énergétique** (Schneider 2002, Tracz 2005). **En conséquence**, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les densités d'originaux (proies principales) ont augmenté dans l'aire de répartition du caribou et à proximité de celle-ci depuis l'intensification de l'activité industrielle, et que ce phénomène a entraîné une **réponse numérique** des loups, un chevauchement spatial accru entre les territoires des meutes de loups et l'aire de répartition du caribou et, en fin de compte, le déclin des populations de caribous. Nous avons défini la période 2005-2009 comme notre période de forte activité industrielle et avons comparé ces résultats à la période 1994-1997, caractérisée par une activité industrielle relativement faible (c'est-à-dire James 1999, James et al. 2004).

ZONE D'ÉTUDE

Nous avons évalué les interactions entre le caribou des bois, ses proies principales et le loup dans la région de WAR et dans la partie occidentale de l'aire de répartition du caribou de la rive est de la rivière Athabasca (ESAR), dans le nord-est de l'Alberta, au Canada (Fig. 1).

Cette zone couvrait environ 21 000 km² de végétation boréale mixte et de tourbières près de la ville de Wabasca-Desmarais (55°57'N, 113°49'O). Le relief topographique au sein des aires de répartition du caribou de la WAR et de l'ESAR est minimale (500-700 m). Le point culminant de la zone d'étude se situe à environ 950 m d'altitude et se trouve dans les montagnes Pelican (hautes terres adjacentes) au sud-ouest. La rivière Athabasca, qui s'écoule du sud vers le nord entre la WAR et l'ESAR, constitue le point le plus bas, à environ 400 m. La zone d'étude était caractérisée par de nombreuses autres rivières et ruisseaux de plus petite taille.

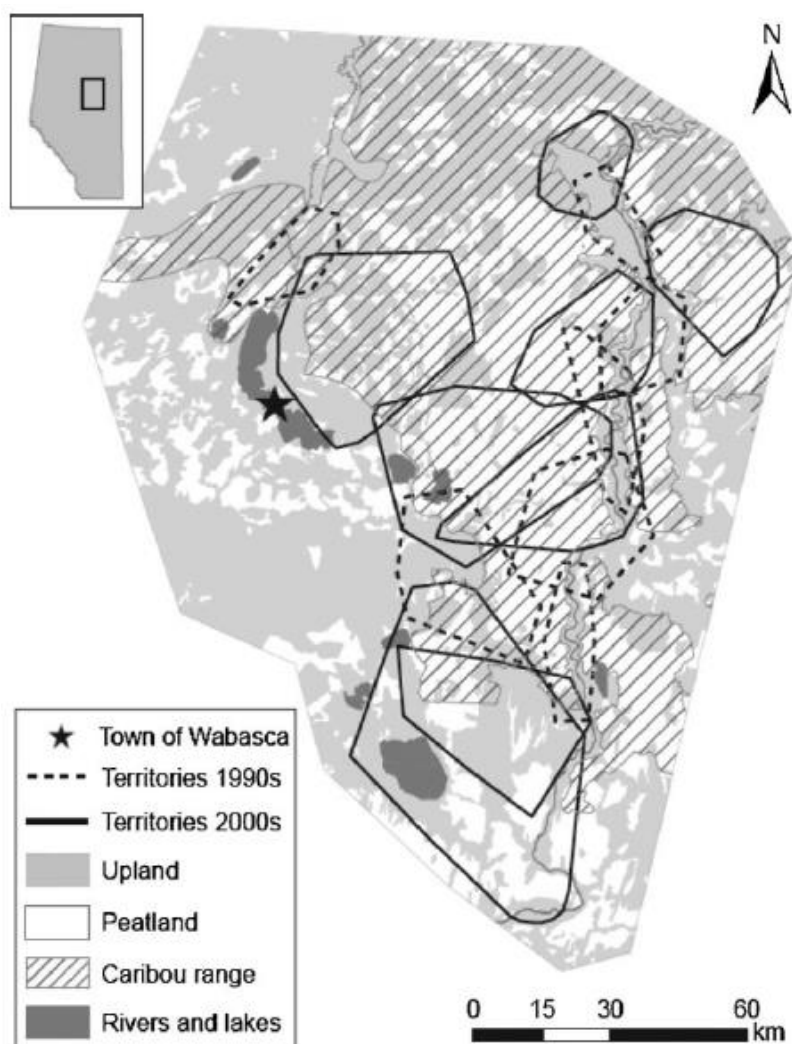


Figure 1. La rive ouest de la rivière Athabasca et la partie occidentale de la rive est de la rivière Athabasca, où se trouvent les aires de répartition des caribous dans le nord-est de l'Alberta, au Canada (la ville de Wabasca est située à 55°85'700"N, 113°84'900"O). La rivière Athabasca, qui coule du sud vers le nord, se trouve à droite de la figure. Les aires de répartition du caribou sont représentées par le polygone hachuré ; les emplacements des territoires des meutes de loups en 1994–1997 sont indiqués par des polygones en pointillés et ceux de 2006–2008 par des polygones en traits pleins. Les territoires des meutes de loups sont représentés par des polygones convexes minimaux à 100% pour les deux périodes

La rive ouest de la rivière Athabasca, l'ESAR et les hautes terres adjacentes formaient une mosaïque de tourbières (environ 60% de la zone d'étude) et de forêts mixtes de hautes terres (Latham 2009). Les tourbières étaient dominées par des marécages d'épinettes noires et des fens d'épinettes noires et de mélèzes laricins. Le thé du Labrador (*Ledum groenlandicum*), le bouleau des marais (*Betula glandulosa*), le bouleau nain (*B. pumila*), les saules (*Salix* spp.), les carex (*Carex* spp.), la sphaigne (*Sphagnum* spp.) et une variété de lichens terrestres dominaient

le couvert végétal des tourbières. Les forêts mixtes de haute terre bien drainées étaient dominées par le peuplier faux-tremble, l'épinette blanche, le sapin baumier (*Abies balsamea*) et le pin gris (*Pinus banksiana* ; voir Latham, 2009 pour une description détaillée de la végétation dans la zone d'étude.

L'original, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et le caribou des bois étaient présents sur une grande partie de la zone d'étude, tandis que le wapiti (*Cervus elaphus*) et le cerf muet (*O. blemionus*) étaient présents en faible densité dans de petites portions de la zone d'étude (Latham 2009). Outre les espèces d'ongulés, le castor (*Castor canadensis*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) constituaient les principales espèces proies à la disposition des loups (Fuller et Keith 1980, James et al. 2004). Des ours noirs (*Ursus americanus*), des lynx du Canada (*Lynx canadensis*), des renards roux (*Vulpes vulpes*) et des coyotes (*Canis latrans*) étaient également présents dans la zone d'étude. Les loups ont été piégés en faible nombre dans la zone d'étude depuis le début des années 1900 (Wetherell et Kmet 2000, James et al. 2004).

La zone d'étude était située dans le coin sud-ouest des gisements de sables bitumineux d'Athabasca. Au cours de notre étude, le principal type de perturbation humaine était lié à la localisation et à l'extraction des réserves énergétiques, ce qui comprenait la création de lignes sismiques (2 à 8 m de large) à des fins d'exploration et la création de plateformes de forage (1 ha), de pipelines et de routes à des fins d'extraction. L'activité du secteur énergétique a considérablement augmenté dans la zone d'étude entre le milieu et la fin des années 1990 (Schneider 2002, Tracz 2005). L'implantation des puits de gaz, de pétrole et de pétrole lourd illustre le mieux l'évolution de l'activité industrielle au fil du temps dans notre zone d'étude, car ces puits ont été datés et peuvent être considérés comme un indicateur de l'ensemble des perturbations du secteur énergétique (Tracz 2005). Le nombre de puits forés dans la WSAR est passé d'environ 40 par an entre les années 1970 et le milieu des années 1990, à 150 entre 1995 et 1997, puis à environ 450 par an à la fin des années 1990, avant de retomber à environ 250 par an par la suite (Fig. 2, Tracz 2005). Au total, le nombre de puits dans la WAR est passé de moins de 1 000 avant 1993 à plus de 2 600 en 2000 (Fig. 2). Environ 3,2% de la zone d'étude avait été perturbée par le secteur de l'énergie en 2007.

L'exploitation forestière a également augmenté entre le milieu et la fin des années 1990 (Schneider 2002) ; **cependant**, en raison de la rareté du bois commercialisable dans les tourbières (c'est-à-dire l'aire de répartition du caribou), l'exploitation forestière s'est limitée aux forêts de haute terre adjacentes aux aires de répartition du caribou. Environ 4,5% de la zone d'étude avait été exploitée en 2007. L'ensemble des activités industrielles a donné lieu à une moyenne de 1,8 km/km² d'éléments linéaires par canton (10 km × 10 km ; Schneider 2002). Les éléments linéaires industriels les plus répandus dans la région étaient des lignes d'exploration sismique conventionnelles de 6 à 8 m de large, généralement espacées de 300 à 500 m. À cela s'ajoutaient des routes et des sentiers praticables toute l'année ou saisonniers, des emprises de pipelines, des lignes de transport d'électricité et des lignes sismiques à faible impact de 2 à 3 m de large.

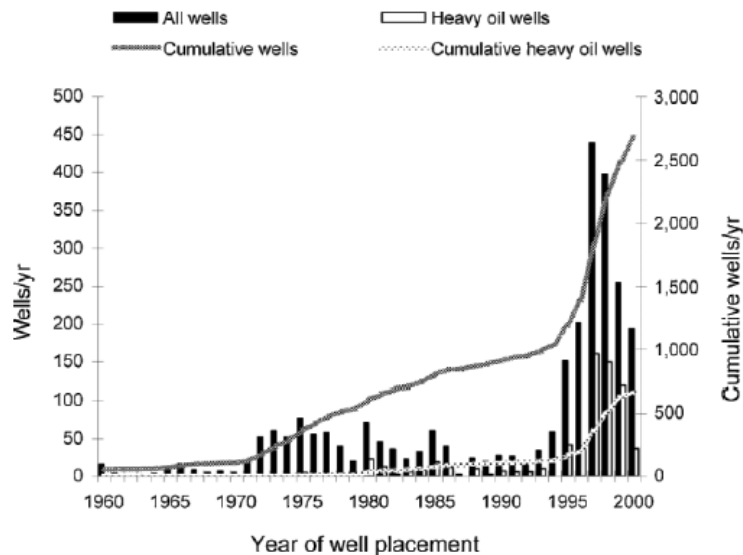


Figure 2. Nombre total et cumulé de puits forés par année (1960-2000) dans la partie ouest de l'aire de répartition du caribou de la rivière Athabasca, au nord-est de l'Alberta, au Canada. Les valeurs indiquées correspondent au nombre total de puits (gaz, pétrole et pétrole lourd) et aux puits de pétrole lourd. La figure montre que l'implantation de puits a augmenté le plus rapidement à partir de la fin des années 1990 (adapté de Tracz 2005)

METHODES

Afin d'évaluer l'abondance relative des espèces d'ongulés (orignaux et cerfs), nous avons mené des relevés aériens par quadrillage à bord d'avions en 1995 et 1997 (James, 1999) ainsi qu'entre 2005 et 2007. Nous avons étudié une portion de 7 000 km² de notre zone d'étude, qui comprenait la majeure partie de l'aire de répartition du WAR, les hautes terres adjacentes à l'ouest et la vallée de la rivière Athabasca à l'est (Latham 2009). Nous avons mené ces relevés en hiver (janvier, février ou début mars), en fonction des conditions d'enneigement. Nous avons survolé des transects est-ouest à des intervalles de 1 (environ 1 860 m) ou 2 minutes de latitude, à une vitesse de 80 nœuds et à une altitude de 80 à 110 m au-dessus du sol. Nous avons parcouru plus de 2 100 km lors de chaque relevé. Un observateur de chaque côté de l'avion a noté la localisation et le nombre d'orignaux et de cerfs observés. Nous avons converti le nombre d'animaux observés lors de chaque relevé en nombre moyen (IC à 95%, en utilisant le transect comme unité d'échantillonnage) d'orignaux ou de cerfs observés par 100 km de trajectoire de vol en avion. Nous avons comparé les résultats de nos relevés avec le nombre moyen d'animaux observés par relevé par James (1999) et James et al. (2004) ; ces auteurs ne fournissent aucune estimation de la variance.

Nous avons piégé des loups en été à l'aide de pièges à mâchoires modifiés et capturé des loups en hiver à l'aide d'un filet lancé depuis un hélicoptère (protocole de soins aux animaux n° 471503 de l'Université de l'Alberta). Afin de garantir que l'effort de capture ne soit pas biaisé entre les deux périodes, le programme de capture 2006-2007 a suivi les méthodes de James (1999) et de James et al. (2004), en tentant de capturer des loups dans les hautes terres et les tourbières de l'ensemble de la WSAR, de l'ouest de l'ESAR, le long de la rivière Athabasca et à proximité de l'aire de répartition du caribou dans les montagnes Pelican. De plus, les deux études ont mené des relevés aériens et terrestres approfondis à l'aide d'aéronefs à voilure fixe et à voilure tournante afin de s'assurer qu'aucune meute n'était passée inaperçue au cœur de la zone d'étude. Entre 1994 et 1997, James et al. (2004) ont capturé 20 loups issus de 7 meutes et 3 solitaires. Entre 2006 et 2007, nous avons capturé 31 loups issus de 11 meutes et 1 solitaire.

James et al. (2004) ont équipé les loups capturés de 20 colliers radio à très haute fréquence (VHF) et de 3 colliers GPS au milieu des années 1990. Nous avons équipé les loups capturés de 20 colliers VHF et de 12 colliers GPS dans les années 2000. James et al. (2004) ont programmé les colliers GPS avec un intervalle de relocalisation variable (de 5 minutes à 1 heure) au milieu des années 1990, tandis que nous avons programmé les colliers avec un intervalle de 45 minutes de fin avril à mi-juin (c'est-à-dire la saison de mise bas des loups) en 2006, et avec un intervalle de 2 heures pour le reste de la période post-activité industrielle intensive (de 2006 au début de 2008). Nous avons surveillé les colliers radio tous les quinze jours à l'aide d'avions à voilure fixe au milieu des années 1990 et dans les années 2000. En plus des vols de télémétrie réguliers effectués au milieu des années 1990, nous avons localisé les loups deux fois par jour pendant 15 jours durant l'hiver de 1995 à 1997 et pendant la saison de mise bas des caribous (mai) de 1995 (James 1999).

Pour estimer la **densité** des loups, nous n'avons utilisé que les meutes pour lesquelles nous disposions d'un décompte maximal précis des animaux (évalué lors de relevés aériens bimensuels, de janvier 2006 à mars 2008) et d'informations précises sur les limites du territoire, c'est-à-dire de données de localisation suffisantes pour délimiter avec précision les territoires à l'aide de polygones convexes minimaux (MCP) à 100% (Mills et al. 2006). La zone de recensement que nous avons utilisée pour notre estimation de la densité était un polygone englobant tous les territoires de meutes MCP à 100% adjacents (Peterson et al. 1984). **À notre connaissance, nous avons équipé d'un collier tous les loups de cette zone ;** c'est-à-dire que la zone à l'intérieur de ce polygone comprenait certains espaces interstitiels entre les territoires mais n'incluait pas les territoires de meutes inconnus. **À l'instar de Fuller et Keith (1980), nous avons supposé que 13% de la population était constituée de loups solitaires (une valeur comprise dans la fourchette de 10 à 15% suggérée par Fuller et al. 2003)** et avons ajouté cette valeur à notre estimation de densité. James et al. (2004) ne fournissent pas d'estimation de la densité des loups pour le milieu des années 1990 ; **cependant**, nous avons comparé notre estimation à celle de Fuller et Keith (1980) pour la période allant du milieu à la fin des années 1970.

Pour évaluer le régime alimentaire des loups, nous avons collecté 397 excréments de loups entre 2006 et début 2008 et les avons comparés aux 969 excréments collectés par Tames (1999). Nous avons exclu 266 excréments collectés au milieu des années 1990 car nous n'avons pas pu déterminer les espèces, probablement parce qu'il s'agissait d'excréments anciens, décolorés et altérés par les intempéries. Nous avons identifié le contenu de ces excréments comme provenant d'ongulés non identifiés ; cependant, nous ne pensons pas qu'il y ait de biais directionnel lié aux espèces. Nous avons en outre exclu 55 excréments datant du milieu des années 1990 qui ne contenaient que de la matière végétale.

Entre 1994 et 1996, nous avons collecté des excréments le long de lignes de relief et sur des sites de tanières et de rendez-vous (James 1999). Entre 2006 et début 2008, nous avons collecté des excréments sur les sites de concentration GPS des loups (identifiables grâce à des colliers GPS téléchargeables à distance). Ces sites de concentration représentaient les lieux où les loups avaient tué leurs proies ; nous avons défini ces sites comme étant ≥ 5 emplacements consécutifs situés à moins de 100 m. Comme cette méthode de définition des sites de chasse pouvait sous-estimer les petites espèces de proies, nous avons également

collecté des excréments sur les sites de tanières et de rendez-vous. Nous avons collecté des excréments pendant toutes les saisons dans les hautes terres et les tourbières. Nous avons sélectionné au hasard 20 poils par échantillon d'excréments et identifié les poils et autres contenus (os et plumes) des excréments jusqu'au niveau de l'espèce, en suivant les méthodes d'Adorjan et Kolenosky (1969) et de Kennedy et Carbyn (1981). Nous n'avons pas fait de distinction entre le cerf de Virginie et le cerf mulet. Nous présentons les résultats sous forme de pourcentage de présence des espèces proies (orignal, cerf, caribou, castor ou petites proies) dans les excréments de loups avant (1994-1997) et après (2005-2009) l'activité industrielle intensive.

Afin de comparer le **chevauchement spatial** entre les aires de répartition des caribous de la WAR et de l'ESAR et les territoires annuels des meutes de loups avant et après l'activité industrielle intensive, nous avons généré des MCP à 100% (à l'aide de Home Range Tools pour ArcGIS® ; Rodgers et al. 2007) pour 7 meutes de loups au milieu des années 1990 et 8 meutes de loups dans les années 2000. Nous présentons les MCP à 100% car de nombreuses interactions entre loups et caribous se sont produites près des limites de territoires qui jouxtaient ou chevauchaient des tourbières dans les zones WSAR et ESAR (Latham 2009) ; **par conséquent**, des informations importantes sur le chevauchement spatial entre loups et caribous auraient pu être négligées si nous avions limité les points disponibles aux MCP à 95%. Les relocalisations des loups équipés de colliers GPS et VHF ont permis d'obtenir 3 424 localisations au milieu des années 1990 et 14 418 localisations dans les années 2000. Étant donné que les deux meutes de loups les plus au sud occupaient la même zone (mais à des moments différents) au cours des années 2000, nous avons exclu le plus petit des deux territoires de notre analyse de chevauchement spatial.

Entre 1993 et 2009, nous avons physiquement immobilisé des femelles adultes de caribou des bois dans les zones WAR et ESAR à l'aide de filets projetés par un lance-filet et tirés depuis un hélicoptère (McLoughlin et al. 2003). **De 1993 à 2009, le nombre de femelles équipées d'un collier s'élevait en moyenne à 31 par an et par troupeau, variant de 17 à 44 pour la WAR et de 23 à 44 pour l'ESAR.** Nous avons équipé les animaux capturés de colliers radio VHF et les avons suivis tous les mois de 1993 à 2003, puis tous les 3 à 4 mois par la suite (McLoughlin et al. 2003). Nous avons généré des MCP à 95% pour délimiter les aires de répartition des caribous de la WSAR et de l'ESAR.

Pour évaluer les **taux de croissance** des populations de caribous, nous avons basé le taux fini d'accroissement de la population (λ) pour les troupeaux WAR et ESAR sur un programme provincial de surveillance à long terme qui a suivi les taux de survie et de recrutement des caribous équipés de colliers dans le nord-est de l'Alberta. Les caribous ont été suivis en continu dans le troupeau WSAR depuis 1993 et de manière semi-continue dans le troupeau ESAR depuis 1993 (aucun recensement de recrutement n'a été effectué en 1998).

Nous avons déterminé les **taux de survie** des caribous en relocalisant les femelles adultes équipées d'un collier émetteur 3 à 12 fois par an afin de vérifier si elles étaient vivantes, mortes ou censurées (c'est-à-dire si le signal du collier avait été perdu). Nous avons calculé les taux de survie annuels et la variance pour chaque « année » (mai à avril) à l'aide du programme Kaplan-Meier de Krebs (1999), qui repose sur la modification à entrée

échelonnée de Pollock et al. (1989) du modèle de survie de Kaplan-Meier (1958). Nous avons utilisé les ratios faons/femelles adultes (faons/100 femelles adultes) pour estimer **les taux de recrutement**. Nous avons déterminé ces ratios après avoir effectué des relevés de recrutement par avion en février ou mars de chaque année (c'est-à-dire lorsque les faons avaient 10 ou 11 mois). Nous avons compté le nombre de faons et de femelles dans chaque groupe de caribous rencontré au cours de l'étude. Nous avons principalement utilisé les signaux des colliers émetteurs pour localiser les groupes de caribous ; cependant, nous avons également classé tous les groupes rencontrés de manière fortuite au cours de l'étude. Nous avons calculé le rapport moyen faons/femelles adultes et sa variance pour l'ensemble de l'étude à l'aide du programme de calcul des moyennes de rapports de Krebs (1999), qui s'appuie sur Cochran (1977).

Nous avons calculé les estimations annuelles de λ de 1996 à 2009 à l'aide d'une version stochastique de l'équation de Hatter et Bergerud (1991), dans laquelle $\lambda = S/(1 - R)$, S = survie des femelles adultes et R = recrutement des faons femelles (voir également Patterson et al. 2002). Nous avons calculé le recrutement des veaux femelles comme $(Y/2)/(100 + Y/2)$, où Y = nombre de faons pour 100 femelles adultes. Nous avons généré des estimations d'erreur autour de λ en effectuant 10 000 tirages aléatoires à partir des distributions annuelles de survie et de recrutement (c'est-à-dire \bar{x} et SD) à l'aide de l'extension Monte Carlo PopTools pour EXCEL (Hood 2009). Nous avons tiré les **taux de survie** d'une distribution bêta (qui tronque les valeurs à zéro et à un) et les **taux de recrutement** d'une distribution log-normale (qui tronque les valeurs à zéro ; voir Morris et Doak 2002). Nous avons calculé les estimations annuelles de λ avant 1996 en utilisant la version déterministe originale de l'équation de Hatter et Bergerud (1991), car les données brutes de recrutement n'étaient pas disponibles.

La taille réelle de la population était inconnue pour les troupeaux de l'ESAR et du WSAR. **En conséquence**, nous avons estimé les variations de la taille de la population par rapport à l'année initiale de suivi (notre niveau de référence, c'est-à-dire 1993) en suivant la procédure décrite par Anthony et al. (2004). Nous avons calculé la variation de population effective comme le produit successif de λ calculé à partir de la première année de suivi jusqu'au calcul de 2009 inclus. Par exemple, si λ était de 0,97 pour 1993, 1,01 pour 1994 et 0,98 pour 1995, alors la variation de population effective de 1993 à 1994 serait de 0,98 ($0,97 \times 1,01$) et de 0,96 ($0,97 \times 1,01 \times 0,98$) de 1993 à 1995. Lorsque nous avons estimé λ de manière stochastique, nous avons généré des estimations d'erreur autour de la variation démographique effective en effectuant 10 000 tirages aléatoires à partir de distributions annuelles λ (c'est-à-dire \bar{x} et SD) à l'aide de l'extension Monte Carlo PopTools pour EXCEL (Hood 2009). Nous avons tiré λ à partir d'une distribution log-normale. Il n'était pas possible de calculer l'erreur autour de la variation démographique effective lorsque nous avons estimé λ de manière déterministe.

RESULTATS

À l'exception d'une femelle wapiti et d'un cerf mulet probable, nous avons identifié tous les ongulés comme étant des caribous, des orignaux ou des cerfs de Virginie. Le nombre d'orignaux observés par 100 km de trajectoire de vol aérien a peu varié d'une année d'étude à l'autre ($\bar{x} = 3,9$, intervalle = 3,0-4,8 ; Fig. 3a). Nous avons observé en moyenne 0,2 cerf par

100 km de trajectoire de vol au milieu des années 1990 (tous observés dans des hautes terres bien drainées adjacentes à l'aire de répartition du caribou), contre une moyenne de 3,5 (fourchette = 1,8-5,2) cerfs par 100 km dans les années 2000 (Fig. 3b). Environ 39% des cerfs observés lors des relevés menés dans les années 2000 se trouvaient dans des tourbières. En général, ces animaux se trouvaient à moins de 2 km des hautes terres, bien que celles-ci comprenaient non seulement les hautes terres adjacentes à l'aire de répartition du caribou, mais aussi des îlots d'habitat de haute terre au sein de cette aire.

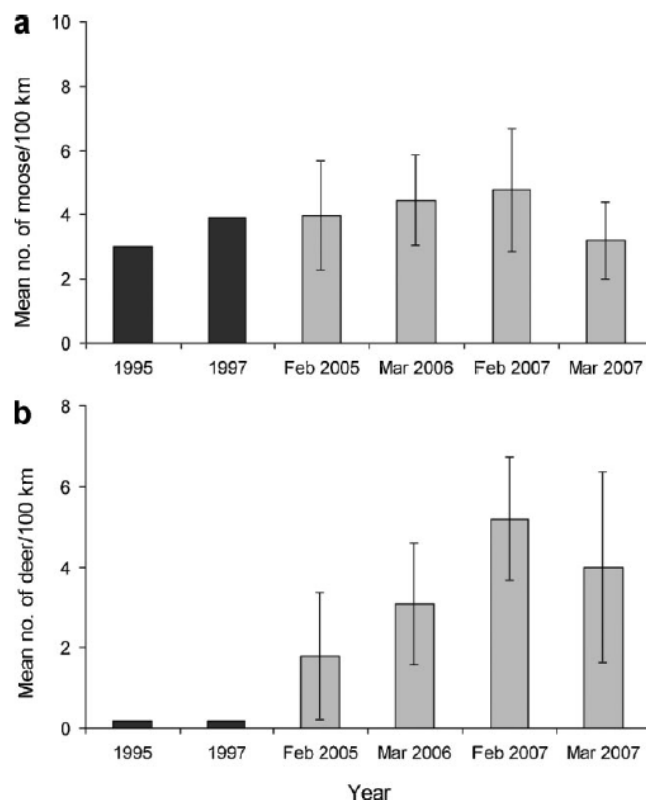


Figure 3. Nombre moyen (IC \pm 95% en utilisant le transect comme unité d'échantillonnage) d'orignaux (a) et de cerfs (b) observés par 100 km de trajectoire de vol aérien en 1995 et 1997 (barres gris foncé) par rapport à 2005-2007 (barres gris clair). Nous avons mené des relevés aériens sur une partie de 7 000 km² de la zone d'étude, qui comprenait la partie ouest de l'aire de répartition du caribou de la rivière Athabasca et les hautes terres adjacentes dans le nord-est de l'Alberta, au Canada. Nous avons utilisé des méthodes de relevé identiques au cours des deux périodes et avons parcouru \geq 2 100 km lors de chaque relevé.

Au cours de la période d'étude des années 2000, les observations aériennes ont permis de recenser un maximum de 78 loups répartis en 8 meutes sur une superficie de 7 661 km² (y compris les interstices). La **taille moyenne** des meutes était de 7,8 loups, avec une fourchette allant de 3 à 22 loups par meute. L'ajout de 13% pour tenir compte des loups solitaires a porté le total à 88,14 loups et a donné une densité estimée à 11,5 loups pour 1 000 km². En revanche, Fuller et Keith (1980) ont rapporté une densité estimée à 6 loups pour 1 000 km² pour cette région entre le milieu et la fin des années 1970.

Sur les 648 excréments de loups que nous avons analysés entre 1994 et 1996, l'original (64%) était l'espèce de proie la plus courante dans le régime alimentaire annuel des loups (Fig. 4). Le cerf (9,4%) était peu fréquent dans les excréments de loups, tandis que le caribou (0,5%) était rare (Fig. 4). Nous avons trouvé des castors dans 14,7% des excréments et des petites proies dans 11,4% des excréments (Fig. 4). Le pourcentage d'excréments de loups contenant des poils d'original a diminué, passant de 64% au milieu des années 1990 à 18,6% dans les

années 2000 (Fig. 4). La part des cerfs (40,8%) a augmenté de manière substantielle dans le régime alimentaire des loups, tandis que celle des caribous, bien que toujours peu fréquente, est passée à 5% (Fig. 4). Les castors (47,9%) étaient également courants dans le régime alimentaire des loups dans les années 2000. Nous avons trouvé des espèces de petites proies dans 11,3% des excréments de loups dans les années 2000 (Fig. 4), notamment : des tétaras (*Bonasa umbellus* et *Falcipennis canadensis*), des souris et des campagnols (*Peromyscus* spp., *Clethrionomys* spp. et *Microtus* spp.), le rat musqué (*Ondatra zibethicus*), l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), le lièvre d'Amérique et la marmotte (*Marmota monax*). Nous avons trouvé des matières végétales dans 2% des excréments.

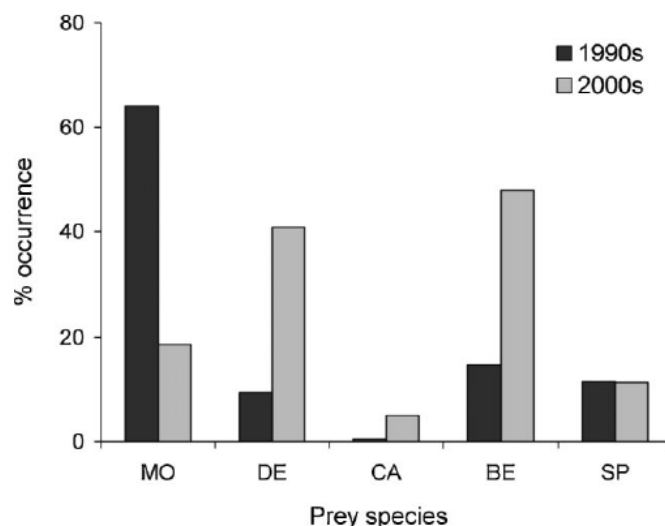


Figure 4. Habitudes alimentaires des loups (d'après l'analyse des excréments) au milieu des années 1990 (barres gris foncé) par rapport aux années 2000 (barres gris clair) dans les zones de répartition des caribous situées à l'ouest et à l'est de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada. Nous présentons les résultats sous forme de pourcentage de présence d'originaux (MO), de cerfs (DE), de caribous (CA), de castors (BE) et de petites proies (SP) à partir de 648 excréments de loups que nous avons collectés entre 1994 et 1997 et de 397 excréments collectés entre 2006 et 2008

Les **territoires** des meutes de loups, tant au milieu des années 1990 que dans les années 2000, chevauchaient l'aire de répartition du caribou et soit la rivière Athabasca, soit les hautes terres adjacentes à la WSAR et à l'ESAR (Fig. 1). **Cependant**, les territoires des meutes des années 2000 s'étendaient nettement plus loin dans l'aire de répartition du caribou, de sorte que le chevauchement entre les territoires et l'aire de répartition du caribou était de 41%, contre 17% au milieu des années 1990. Bien que nous ayons déployé davantage de colliers GPS dans les années 2000, les différences de chevauchement spatial entre l'aire de répartition du caribou et les territoires des loups entre ces deux périodes n'étaient pas dues à des intensités d'échantillonnage différentes. Par exemple, les localisations des meutes le long des rivières Athabasca et Pelican ont montré que les loups, dans les années 2000, se **déplaçaient davantage** à travers l'aire de répartition du caribou qu'ils ne le faisaient au milieu des années 1990 (Fig. 5a, b). **De plus**, six meutes ont établi leur tanière au sein de l'aire de répartition du caribou (plutôt que dans les hautes terres adjacentes) au cours des années 2000.

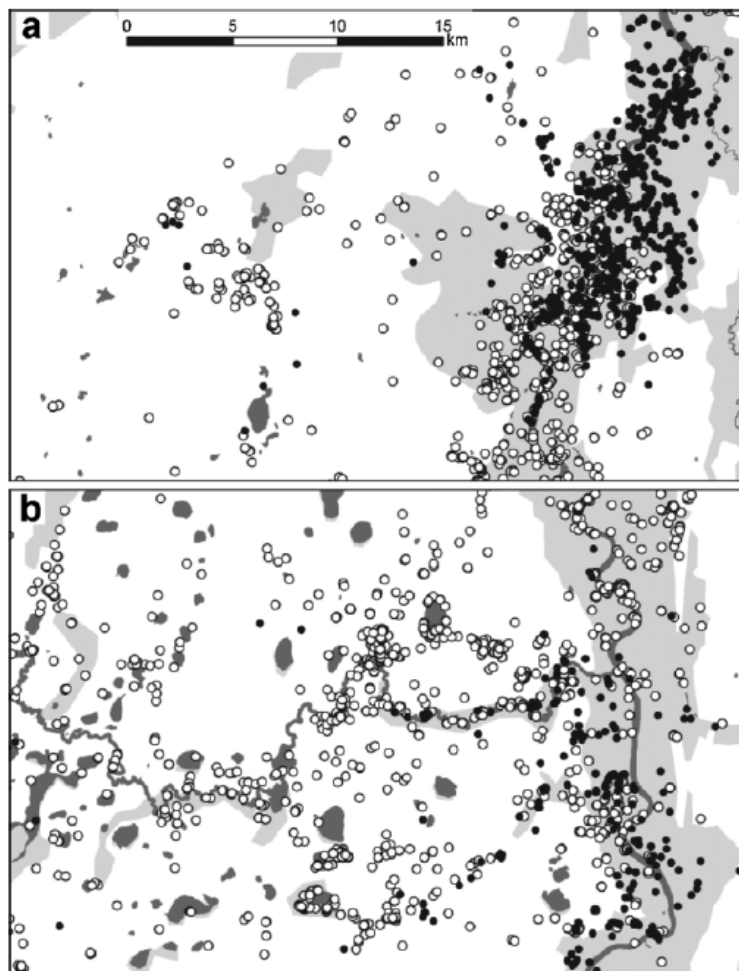


Figure 5. Coordonnées GPS des meutes de loups le long de la rivière Athabasca (a) et de la rivière Pelican (b) au milieu des années 1990 (points noirs) et entre 2006 et 2008 (points blancs), dans le nord-est de l'Alberta, au Canada. La rivière Athabasca se trouve sur le côté droit de chaque figure et est entourée de hautes terres bien drainées (gris clair). La rivière Pelican (b) coule d'ouest en est à travers des hautes terres et des tourbières avant de rejoindre la rivière Athabasca. Les tourbières sont représentées en blanc, tandis que le gris foncé représente l'eau. La figure montre que le nombre de localisations de loups dans les tourbières en 2006-2008 était élevé par rapport au milieu des années 1990

Les populations de caribous dans les zones WAR et ESAR sont restées relativement stables de 1993 (date du début du suivi) à environ 2000 (Fig. 6a, b). Depuis lors, cependant, les tendances relatives ont montré que le troupeau de la WAR a commencé à décliner en 2002, tandis que celui de l'ESAR a commencé à décliner en 2000 (Fig. 6a, b). Ces tendances sont évidentes malgré l'importante marge d'erreur associée aux estimations des variations démographiques réelles.

DISCUSSION

Au cours de notre étude, les troupeaux de caribous des régions WAR et ESAR sont passés d'un état stable à un **déclin**. Ce déclin était lié à une **augmentation du chevauchement spatial** avec les loups, résultant à la fois d'une densité plus élevée de loups et d'une utilisation accrue des tourbières par les meutes de loups occupant la périphérie de l'aire de répartition **des caribous**. Nous avons également constaté que les caribous étaient 10 fois plus fréquents dans les excréments de loups dans les années 2000 (5%) qu'au milieu des années 1990 (0,5%), un résultat qui corrobore les affirmations selon lesquelles les loups sont les principaux responsables du déclin actuel des populations de caribous (Rettie et Messier 2000, Dzus 2001, McLoughlin et al. 2003, Wittmer et al. 2005).

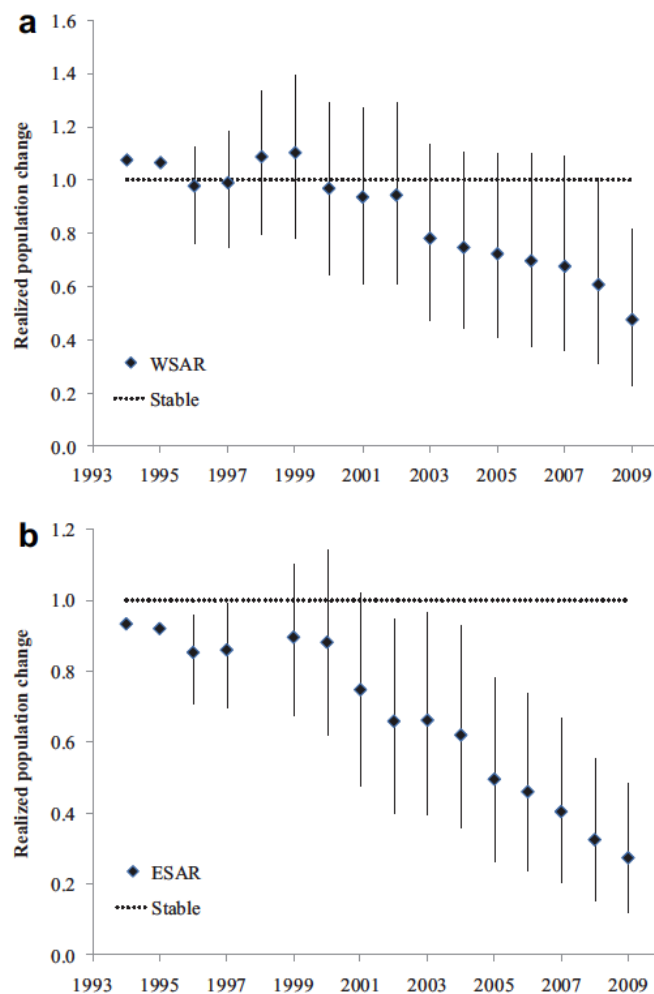


Figure 6. Évolution effective de la taille des populations dans les aires de répartition des caribous de la rive ouest de la rivière Athabasca (WSAR ; **a**) et de la rive est de la rivière Athabasca (ESAR ; **b**) dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, de 1993 à 2009. Nous avons calculé les estimations d'erreur autour de la variation effective de la population en effectuant 10 000 tirages aléatoires à partir des distributions annuelles du taux fini de croissance démographique (λ) (c'est-à-dire \bar{x} et SD) à l'aide de PopTools dans EXCEL (Hood 2009). Nous n'avons calculé les intervalles de confiance à 95% que lorsque les données brutes d'origine étaient disponibles (c'est-à-dire pour la période 1996-2009)

Contrairement aux prévisions, l'augmentation du nombre de loups n'était pas due à une augmentation mesurable du nombre d'originaux. Nous avons plutôt constaté que le nombre de cerfs de Virginie avait été multiplié par 17,5 et était passé de faibles densités (limitées exclusivement aux hautes terres) à des densités comparativement élevées en l'espace d'une décennie. Les densités élevées de cerfs variaient entre 0,7 et 1,7/km² au cours des années 2000 (Latham 2009). Ces valeurs de densité suggèrent que les cerfs pourraient fournir 30 à 40% de la biomasse de proies disponible pour les loups dans certaines zones du nord-est de l'Alberta (Latham 2009), une valeur qui se reflète dans notre évaluation des habitudes alimentaires des loups. Alors que l'original était l'espèce de proie la plus courante dans les excréments au milieu des années 1990, le cerf était deux fois plus fréquent que l'original dans les années 2000. Ce contraste était évident même si notre définition des groupes représentant des sites de mise à mort (≥ 5 emplacements consécutifs dans un rayon de 100 m) aurait dû orienter notre effort de collecte d'excréments vers des emplacements où de grandes espèces de proies (c'est-à-dire l'original) avaient été tuées. Il est intéressant de noter que le castor est également apparu comme une espèce de proie courante dans les excréments dans les années 2000 par rapport au milieu des années 1990. Étant donné que James et al. (2004) et la présente étude ont collecté des excréments de loups en toutes saisons, il est peu probable que ce

résultat soit dû à des différences saisonnières dans la disponibilité des castors. **En effet**, 22% des excréments collectés pendant les mois enneigés dans les années 2000 contenaient du castor (bien qu'ils soient moins accessibles aux loups à cette période de l'année ; Mech 1966), contre 15% par an au milieu des années 1990.

L'utilisation des excréments pour décrire le régime alimentaire comporte un certain nombre de biais potentiels, tels que des problèmes d'indépendance statistique et d'échelle temporelle (par exemple, Marucco et al. 2008). Comme nous étions tenus de suivre les méthodes détaillées par James (1999), nous avons tenté de surmonter ces biais en examinant de nombreux excréments collectés à toutes les saisons (Marucco et al. 2008). **Par conséquent**, nous estimons que le contraste dans l'utilisation des proies entre le milieu des années 1990 et le milieu des années 2000 reflète fidèlement les changements dans le régime alimentaire des loups dans notre zone d'étude.

James (1999) et James et al. (2004) ne fournissent pas d'estimation de la densité des loups dans notre zone d'étude au milieu des années 1990 ; **cependant**, Fuller et Keith (1980) fournissent une estimation de la densité pour la partie nord de notre zone d'étude entre le milieu et la fin des années 1970. **Alors que Fuller et Keith (1980) ont rapporté une densité de 6 loups pour 1 000 km², nous rapportons une densité de 11,5 loups pour 1 000 km² en 2006-2008.** Ces valeurs représentent une **augmentation substantielle** de la densité de loups et dépassent le seuil de 6,5 loups/1 000 km² suggéré par Bergerud et Elliott (1986) comme préjudiciable à la survie du caribou. Bien qu'on s'attende à ce que les loups continuent de passer la plupart de leur temps à chasser dans des zones à forte densité de proies, une augmentation de la densité de loups devrait accroître la prédation accidentelle sur les caribous (James et al. 2004, Wittmer et al. 2005, McCutchen 2006). **Comme les meutes de loups ne chassent pas toujours en groupes cohésifs, en particulier au printemps et en été** (Fuller 1989, Latham 2009), les rencontres fortuites et les prédateurs sur les caribous pourraient être exacerbées par un plus grand nombre de groupes de loups en chasse par unité de surface pendant les mois sans neige. Les résultats d'enquêtes sur la mortalité des femelles caribous adultes dans le nord-est de l'Alberta corroborent cette hypothèse, 78,8% des décès (principalement dus aux loups) survenant pendant les mois sans neige (Dzus 2001, McLoughlin et al. 2003).

Nos résultats ont montré que les territoires des meutes chevauchent actuellement l'aire de répartition des caribous dans une **plus grande mesure** qu'au milieu des années 1990, un résultat corroboré par les différences de localisation des loups entre le milieu des années 1990 et le milieu des années 2000 (Fig. 5a, b) et par la forte utilisation de l'aire de répartition des caribous comme habitat de mise bas par les loups dans les années 2000, mais pas au milieu des années 1990 (James 1999).

Comme nous n'avons équipé de colliers GPS que des adultes reproducteurs, la différence de chevauchement spatial était très probablement due à une utilisation accrue de l'aire de répartition du caribou par les meutes plutôt qu'à des **incursions exploratoires** ou à la dispersion des juvéniles. **Cependant, l'augmentation du chevauchement spatial s'est produite principalement parce que les territoires s'étendaient plus loin dans l'aire de répartition du caribou depuis les hautes terres adjacentes, plutôt que parce que de nouveaux territoires de loups avaient été établis dans l'aire de répartition du caribou.** Bien que les effectifs de cerfs

de Virginie aient augmenté de manière substantielle dans les zones WAR et ESAR, ces derniers restent plus courants dans les hautes terres adjacentes (Latham 2009). **De plus**, les caribous et les orignaux sont présents en faible densité au sein des zones WSAR et ESAR (Stuart-Smith et al. 1997, Alberta Environmental Protection 1998). **Par conséquent**, bien que la biomasse des ongulés dans l'aire de répartition du caribou ait augmenté depuis le milieu des années 1990, elle reste faible par rapport aux hautes terres adjacentes. **Cependant**, l'augmentation du chevauchement spatial pourrait avoir été influencée par la forte densité de castors le long des rivières, des ruisseaux et des rives des lacs qui caractérisent les tourbières dans les aires de répartition du caribou du nord-est de l'Alberta (Latham 2009).

Notre évaluation des habitudes alimentaires des loups a montré une **forte consommation de cerfs et de castors par les loups au cours des années 2000**. Des analyses antérieures menées dans les régions WSAR et ESAR ont montré que les cerfs étaient les proies les plus courantes dans le régime alimentaire des loups en hiver (Latham 2009), peut-être en raison de la vulnérabilité accrue des cerfs face à la prédation des loups lorsque les conditions d'enneigement peuvent entraver leurs déplacements (Kelsall 1969). **À l'inverse**, Latham (2009) a constaté que le castor était la proie la plus courante dans le régime alimentaire des loups au printemps et en été (voir également Mech 1966). **Par conséquent**, nous soutenons que l'ajout de fortes densités de cerfs de Virginie au système a entraîné les fortes densités de loups que nous avons observées (c'est-à-dire une **réponse numérique**). **Cependant**, nous émettons **l'hypothèse** que l'augmentation du chevauchement spatial entre l'aire de répartition du caribou et le territoire des loups pourrait s'expliquer non seulement par l'ajout de cerfs de Virginie au système, mais aussi par le fait que les loups établissaient leurs tanières et faisaient des incursions dans l'aire de répartition du caribou pour chasser le castor pendant les mois sans neige (Latham 2009). L'utilisation accrue des zones humides par les orignaux à cette période de l'année pourrait exacerber ce phénomène (Osco et al. 2004). Nous ne sommes pas en mesure d'expliquer pourquoi l'exploitation des castors par les loups a augmenté depuis le milieu des années 1990. **Cependant**, des changements dans la répartition ou la densité des orignaux et des cerfs (en particulier pendant les mois sans neige) pourraient avoir entraîné un chevauchement spatial accru entre les loups et les castors et, par conséquent, une exploitation accrue des castors comme source de nourriture. **De plus**, il a été suggéré que les populations de castors (auparavant disparues du nord-est de l'Alberta) auraient augmenté depuis leur **réintroduction** dans cette région au milieu du XX^{ème} siècle (Martell et al. 2006).

Bien que plusieurs facteurs aient été mis en cause dans les récents déclin des populations de caribous des bois (Bergerud 1974, Dzus 2001), la prédation par les loups s'est avérée être la principale cause immédiate de mortalité (Bergerud 1974, Seip 1992, Rettie et Messier 2000, James et al. 2004). **Cependant**, le caribou a historiquement coexisté avec les loups dans la forêt boréale pendant des milliers d'années et ce n'est que récemment qu'il est menacé d'extinction dans une grande partie de son aire de répartition (McLoughlin et al. 2003). Bergerud (1988) et Cumming (1992) ont émis **l'hypothèse** que les perturbations industrielles telles que l'exploitation forestière pourraient entraîner une augmentation des habitats en phase de succession précoce et, par conséquent, du nombre d'orignaux. Les loups étant capables d'une forte **réponse numérique** (Fuller 1989, Messier 1994), la prédation accidentelle des caribous par les loups pourrait augmenter, entraînant le déclin des populations de caribous que nous avons observé. Bien que ce mécanisme s'applique très

probablement aux situations où l'exploitation forestière a lieu au sein de l'habitat du caribou, il pourrait également s'appliquer si l'exploitation était intensive à proximité des refuges (c'est-à-dire un effet de débordement ; Holt 1984, Müller et Godfray 1997).

Un autre mécanisme pouvant expliquer l'augmentation de la prédation des loups sur le caribou des bois dans les tourbières pourrait être le réchauffement climatique. Dans ce cas, les densités d'ongulés pourraient augmenter en raison de l'expansion de leur aire de répartition provoquée par l'assouplissement des conditions environnementales (Côté et al. 2004). Comme pour l'activité industrielle, le mécanisme passe toujours par une augmentation des densités de proies primaires et de loups, mais dans ce cas, le réchauffement climatique est responsable de l'augmentation des densités d'ongulés, en particulier de cerfs de Virginie (Côté et al. 2004). En Alberta et, plus généralement, en Amérique du Nord, le cerf de Virginie s'est étendu vers le nord jusqu'à l'aire de répartition du caribou des bois (Côté et al. 2004, Latham et Boutin 2008), et a été signalé aussi loin au nord que les Territoires du Nord-Ouest, au Canada (Veitch 2001). Comme le cerf de Virginie est surtout présent dans les hautes terres (Latham 2009), un effet de débordement, comprenant une utilisation accrue des tourbières par les cerfs et les loups et, par conséquent, une prédation accidentelle plus élevée sur les caribous, pourrait également se produire dans un scénario de réchauffement climatique (Holt 1984, Müller et Godfray 1997). Les hypothèses relatives aux perturbations industrielles et au réchauffement climatique ne s'excluent pas nécessairement mutuellement.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Les mesures de gestion visant à préserver le caribou se sont historiquement concentrées sur la réduction du nombre de loups, soit directement, par le contrôle des loups, soit indirectement, par la réduction des proies principales. Les programmes de contrôle direct des loups étant de moins en moins bien acceptés par le public, la réduction de la densité des proies par une surveillance attentive et une libéralisation des règles de chasse pourrait constituer une option plus acceptable. Nos résultats montrent qu'outre l'original, le cerf de Virginie doit désormais être inclus comme espèce prioritaire dans les programmes de réduction des proies. Cependant, nous recommandons une certaine prudence concernant les options qui incluent une libéralisation de la chasse au cerf et à l'original. La principale préoccupation est que l'habitat dans l'aire de répartition du caribou est logistiquement difficile pour les humains pour y chasser et en retirer les animaux, par rapport aux zones adjacentes d'habitat de haute terre. Par conséquent, l'effort de chasse serait probablement plus intense dans les zones de haute terre adjacentes aux aires de répartition du caribou et pourrait entraîner une augmentation de la densité des proies dans les tourbières (par rapport aux zones de haute terre) en raison de la réduction des proies dans ces dernières. Dans ce cas, l'effort de recherche de nourriture des loups au sein de l'aire de répartition du caribou pourrait s'intensifier et entraîner une augmentation des rencontres fortuites entre loups et caribous. Nous suggérons d'autoriser des prélèvements généreux dans les unités de gestion qui chevauchent les aires de répartition du caribou si l'on souhaite que ces zones continuent de servir de refuges pour le caribou.

LITERATURE CITED

- Adorjan, A. S., and G. B. Kolenosky. 1969. A manual for the identification of hairs of selected Ontario mammals. Ontario Department of Lands and Forests Research Report (Wildlife). Publication 90, Ontario, Canada.
- Alberta Environmental Protection. 1998. Northern moose management program progress report. Alberta Environmental Protection, Edmonton, Canada.
- Anthony, R. G., E. D. Forsman, A. B. Franklin, D. R. Anderson, K. P. Burnham, G. C. White, C. J. Schwarz, J. D. Nichols, J. E. Hines, G. S. Olson, S. H. Ackers, L. S. Andrews, B. L. Biswell, P. C. Carlson, L. V. Diller, K. M. Dugger, K. E. Fehring, T. L. Fleming, R. P. Gerhardt, S. A. Gremel, R. J. Gutierrez, P. J. Happe, D. R. Herter, J. M. Higley, R. B. Horn, L. L. Irwin, P. J. Loschl, J. A. Reid, and S. G. Sovern. 2004. Status and trends in demography of Northern Spotted Owls, 1985–2003. *Wildlife Monographs* 163.
- Bergerud, A. T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *Journal of Wildlife Management* 38:757–770.
- Bergerud, A. T. 1988. Caribou, wolves and man. *Trends in Ecology and Evolution* 3:68–72.
- Bergerud, A. T., and J. P. Elliott. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64:1515–1529.
- Bergerud, A. T., H. E. Butler, and D. R. Miller. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. *Canadian Journal of Zoology* 62:1566–1575.
- Cochran, W. G. 1977. Sampling techniques. Third edition. John Wiley and Sons; New York, New York, USA.
- COSEWIC. 2002. COSEWIC assessment and update status report on the woodland caribou, *Rangifer tarandus caribou*. Committee on the status of endangered wildlife in Canada. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113–147.
- Cumming, H. G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *Forestry Chronicle* 68:481–491.
- Cumming, H. G., D. B. Beange, and G. Lavoie. 1996. Habitat partitioning between woodland caribou and moose in Ontario: the potential role of shared predation risk. *Rangifer Special Issue* 9:81–94.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel, and S. Boutin. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* 65:531–542.
- Dzus, E. 2001. Status of the woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. Alberta Environment, Fisheries and Wildlife Management Division, and Alberta Conservation Association. *Wildlife Status Report* 30, Edmonton, Alberta, Canada.
- Environment Canada. 2008. Scientific review for the identification of critical habitat for woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), boreal population, in Canada. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Fahrig, L., and G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50–59.
- 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.
- Fuller, T. K., L. D. Mech, and J. F. Cochrane. 2003. Wolf population dynamics. Pages 161–191 in L. D. Mech, and L. Boitani, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Hatter, I. W., and W. A. Bergerud. 1991. Moose recruitment, adult mortality, and rate of change. *Alces* 27:65–73.
- Hebblewhite, M., and E. Merrill. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* 45:834–844.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12:197–229.
- Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124:377–406.
- Hood, G. M. 2009. PopTools version 3.1.1. <http://www.cse.csiro.au/poptools>. Accessed 15 Jun 2009.
- James, A. R. C. 1999. Effects of industrial development on the predator-prey relationship between wolves and caribou in northeastern Alberta. Dissertation, University of Alberta, Edmonton, Canada.
- James, A. R. C., and A. K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64:154–159.
- Mills, K. J., B. R. Patterson, and D. L. Murray. 2006. Effects of variable sampling frequencies on GPS transmitter efficiency and estimated wolf home range size and movement distance. *Wildlife Society Bulletin* 34:1463–1469.
- Morris, W. F., and D. F. Doak. 2002. *Quantitative conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Müller, C. B., and H. C. J. Godfray. 1997. Apparent competition between two aphid species. *Journal of Animal Ecology* 66:57–64.
- Osko, T. J., M. N. Hiltz, R. J. Hudson, and S. M. Wasel. 2004. Moose habitat preferences in response to changing availability. *Journal of Wildlife Management* 68:576–584.
- Patterson, B. R., B. A. MacDonald, B. A. Lock, D. G. Anderson, and L. K. Benjamin. 2002. Proximate factors limiting population growth of white-tailed deer in Nova Scotia. *Journal of Wildlife Management* 66:511–521.
- Peterson, R. O., J. D. Woolington, and T. N. Bailey. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildlife Monographs* 88:1–52.
- Pollock, K. H., S. R. Winterstein, C. M. Bunck, and P. D. Curtis. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. *Journal of Wildlife Management* 53:7–15.
- Rettie, W. J., and F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23:466–478.
- Rodgers, A. R., A. P. Carr, H. L. Beyer, L. Smith, and J. G. Kie. 2007. HRT: Home Range Tools for ArcGIS. Version 1.1. Ontario Ministry of Natural Resources, Centre for Northern, Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Canada.
- Schneider, R. R. 2002. Alternative futures: Alberta's boreal forest at the crossroads. The Federation of Alberta Naturalists, Edmonton, Alberta, Canada.
- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British

- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert, and A. B. Rippin. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68:799–809.
- Kaplan, E. L., and P. Meier. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* 53:457–481.
- Kelsall, J. P. 1969. Structural adaptations of moose and deer for snow. *Journal of Mammalogy* 50:302–310.
- Kennedy, A. J., and L. N. Carbyn. 1981. Identification of wolf prey using hair and feather remains with special reference to western Canadian National Parks. Canadian Wildlife Service, Edmonton, Alberta, Canada.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Second edition. Addison Wesley Longman, Don Mills, Ontario, Canada.
- Latham, A. D. M. 2009. Wolf ecology and caribou-primary prey-wolf spatial relationships in low productivity peatland complexes in northeastern Alberta. Dissertation, University of Alberta, Edmonton, Canada.
- Latham, A. D. M., and S. Boutin. 2008. Evidence of arboreal lichen use in peatlands by White-tailed Deer, *Odocoileus virginianus*, in northeastern Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 122:230–233.
- Martell, K. A., A. L. Foote, and S. G. Cumming. 2006. Riparian disturbance due to beavers (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for forest management. *Ecoscience* 13:164–171.
- Marucco, F., D. H. Pletscher, and L. Boitani. 2008. Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: wolves in the Alps as a case study. *Journal of Mammalogy* 89:665–673.
- McCutchen, N. A. 2006. Factors affecting caribou survival in northern Alberta: the role of wolves, moose, and linear features. Dissertation, University of Alberta, Edmonton, Canada.
- McLoughlin, P. D., E. Dzus, B. Wynes, and S. Boutin. 2003. Declines in populations of woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* 67:755–761.
- Mech, L. D. 1966. *The wolves of Isle Royale*. U.S. National Park Service Fauna Series Publication 7. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C. USA.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75:478–488.
- Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70:1494–1503.
- Sinclair, A. R. E., R. P. Pech, C. R. Dickman, D. Hik, P. Mahon, and A. E. Newsome. 1998. Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology* 12:564–575.
- Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K.-S. Chan, and M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Stuart-Smith, A. K., C. J. A. Bradshaw, S. Boutin, D. M. Hebert, and A. B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61:622–633.
- Tracz, B. V. 2005. Woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) home range and habitat-use relationships to industrial activity in northeastern Alberta. Thesis, University of Alberta, Edmonton, Canada.
- Veitch, A. M. 2001. An unusual record of a White-tailed Deer, *Odocoileus virginianus*, in the Northwest Territories. *Canadian Field-Naturalist* 115:172–175.
- Vors, L. S., and M. S. Boyce. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15:2626–2633.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers, and B. R. Patterson. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71:1249–1256.
- Wetherell, D. G., and I. R. A. Kmet. 2000. *Alberta's north: a history, 1890–1950*. University of Alberta Press, Edmonton, Canada.
- Whittington, J., C. C. St. Clair, and G. Mercer. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications* 15:543–553.
- Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair, and B. N. McLellan. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144:257–267.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya, and C. D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76:568–579.

Associate Editor: Jeff Bowman.