

Séparation géographique entre le caribou et l'orignal et son lien avec la prédation par les loups

SPATIAL SEPARATION OF CARIBOU FROM MOOSE AND ITS RELATION TO PREDATION BY WOLVES

ADAM R. C. JAMES,^{1,2} Department of Biological Sciences, CW 405 Biological Sciences Centre, University of Alberta, Edmonton, AB T6G 2E9, Canada

STAN BOUTIN, Department of Biological Science, CW 405 Biological Sciences Centre, University of Alberta, Edmonton, AB T6G 2E9, Canada

DARYLL M. HEBERT,³ Alberta-Pacific Forest Industries, Inc., P.O. Box 8000, Boyle, AB T0A 0M0, Canada

A. BLAIR RIPPIN,⁴ Alberta Environmental Protection, Natural Resources Service, #416 Provincial Building, 5025 49 Avenue, St. Paul, AB T0A 3A4, Canada

JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT 68(4):799–809

Résumé

Dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, l'expansion continue de l'industrie pétrolière et gazière, conjuguée à l'exploitation forestière, a suscité des inquiétudes quant à l'impact négatif que les changements environnementaux qui en découlent pourraient avoir sur la population de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) de cette région. Le caribou est une espèce menacée en Alberta, et les populations du nord-est de la province semblent stables ou en légère baisse. On a émis l'hypothèse que la répartition spatiale du caribou par rapport à d'autres proies (généralement l'orignal [*Alces alces*]) influe sur le niveau de prédation du loup (*Canis lupus*) sur les populations de caribous. Nous avons suivi des caribous, des orignaux et des loups équipés de balises radio entre 1993 et 1997, et nous avons constaté que la préférence des caribous pour les complexes de tourbières et celle des orignaux et des loups pour les habitats bien drainés entraînait une **séparation spatiale**. Cette séparation spatiale a à son tour réduit la pression de prédation des loups sur les caribous, mais n'a pas constitué un refuge total contre les loups. Toute mesure de gestion visant à augmenter la densité des orignaux et des loups ou à faciliter l'accès des loups aux complexes de tourbières réduira probablement l'effet de refuge offert par ces vastes complexes.

Mots-clés : Alberta, *Alces alces*, concurrence apparente, *Canis lupus*, taux de rencontre, orignal, prédation, *Rangifer tarandus caribou*, refuge spatial, séparation spatiale, loups, caribou des bois.

INTRODUCTION

L'aire de répartition nord-Américaine du caribou des bois a connu une **réduction progressive** mais significative depuis la colonisation Européenne (Bergerud et Elliot 1986, Edmonds 1991, mais voir Bradshaw et Hebert 1995). Une cause majeure de ce déclin dans l'ouest du Canada **pourrait** être la prédation par les loups (Bergerud 1985 ; Fuller et Keith 1980, 1981 ; Seip 1992). En Alberta, le caribou des bois est actuellement classé comme « menacé » dans la réglementation de l'Alberta Wildlife Act. **Dans le nord-est de l'Alberta, l'expansion continue de l'industrie pétrolière et gazière et le regain d'intérêt pour le peuplier faux-tremble (*Pobulus tremulodes*) en tant que source de fibres pour la production de pâte à papier ont suscité des inquiétudes quant au fait que les changements environnementaux qui en résultent pourraient avoir un impact négatif sur la population de caribous de cette région.**

Le développement industriel peut avoir un impact direct sur le caribou par le biais de perturbations (Bradshaw et al. 1997, 1998) ou de modifications de l'habitat. **Cependant**, les effets indirects du développement industriel sur les relations entre le caribou et ses prédateurs peuvent être tout aussi importants pour la dynamique des populations de caribous (Bergerud 1974). Le développement industriel peut affecter les interactions caribou-prédateur en modifiant la relation spatiale entre les caribous, les loups et les **proies alternatives**.

La **séparation spatiale** par rapport aux **proies alternatives** (généralement l'orignal) a été avancée comme une stratégie anti-prédateur des caribous. Dans le cadre de cette **hypothèse**, certains ont avancé que les populations de caribous déclinent dans les zones où la biomasse des orignaux permet aux effectifs de loups d'augmenter (ou de se maintenir) à des niveaux élevés (Bergerud 1974, Bergerud et Page 1987, Fuller et Keith 1981, Seip 1991).

La plupart des données attestant de l'importance de la séparation spatiale entre le caribou et l'orignal proviennent des régions montagneuses de la Colombie-Britannique, au Canada, où les populations d'orignaux se sont récemment étendues vers le nord au **détriment des troupeaux de caribous** (Seip 1992). Dans ce système, les caribous évitent les fonds de vallée désormais habités par les orignaux, mais subissent une mortalité plus élevée dans les zones où les migrations altitudinales rapprochent les orignaux et les caribous. **Cependant**, dans le nord de l'Alberta, la plupart des zones présentent peu ou pas de relief topographique, et les caribous, les orignaux et les loups coexistent depuis des siècles. **Nous ne savons pas si les taux de mortalité des caribous dus à la prédation sont influencés par la séparation spatiale d'avec les orignaux dans cette région.**

Il est important de comprendre le rôle de la séparation spatiale dans la dynamique caribou-orignal-loup pour déterminer les effets potentiels du développement industriel sur les populations de caribous menacées. Les orignaux sont adaptés aux stades précoces de succession après les feux de forêt, et la quantité et la qualité accrues du broutage en régénération dans les zones récemment brûlées permettent souvent une augmentation de la densité des orignaux (Peek 1974, Gasaway et al. 1989). Nous prévoyons que les densités d'orignaux augmenteront également dans les zones en régénération après une coupe de peupliers faux-trembles ; **cependant**, nous savons peu de choses sur la manière dont cela pourrait affecter les caribous dans les forêts mixtes boréales du nord de l'Alberta. **Les effectifs de caribous dans le nord-est de l'Alberta semblent stables ou en déclin** (Fuller et Keith 1981, Stuart-Smith et al. 1997, Dzus 2000, McLoughlin et al. 2003) ; **par conséquent**, de légères variations de la pression de prédation pourraient avoir des conséquences significatives sur la viabilité à long terme de la population.

Des études utilisant les données de localisation par télémétrie de caribous équipés d'émetteurs radio dans le nord-est de l'Alberta indiquent que les caribous préfèrent les complexes de tourbières et évitent les zones bien drainées (Stuart-Smith et al. 1997). **Nous n'avons pas cherché à déterminer la cause ultime de la sélection de l'habitat par le caribou, mais nous avons plutôt évalué l'importance des effets immédiats de la séparation spatiale sur les taux de prédation subis par le caribou.** Notre **hypothèse** est que les caribous du nord-est de l'Alberta subissent des taux de prédation plus faibles parce qu'ils occupent de vastes complexes de tourbières qui leur offrent des refuges spatiaux contre les orignaux et les loups

(hypothèse de la séparation spatiale). Pour évaluer cette hypothèse, nous avons testé trois prédictions.

1. Les caribous, les loups et les orignaux présentent une utilisation différenciée de l'habitat. Si l'occupation de complexes de tourbières sépare spatialement les caribous des loups et des orignaux, nous devrions pouvoir détecter une différence significative dans l'utilisation des habitats de tourbières et des habitats bien drainés entre les orignaux et les caribous, ainsi qu'entre les loups et les caribous. Les habitats de tourbières et les habitats bien drainés sont très séparés (c'est-à-dire faiblement entremêlés) dans le nord-est de l'Alberta ; par conséquent, la séparation des habitats implique une séparation spatiale.

2. La pression de prédation des loups sur les caribous est plus élevée dans et à proximité des parcelles choisies par les orignaux. La pression de prédation sur les caribous devrait être plus élevée dans et à proximité des parcelles d'habitat choisies par les orignaux. Si les complexes de tourbières constituent des **refuges** efficaces, alors, par définition, la pression de prédation sur les caribous devrait être plus faible dans ces zones.

3. Les loups exercent une prédation sur les caribous inférieure à celle attendue. Si la séparation spatiale par rapport à d'autres proies entraîne un taux de prédation plus faible sur les caribous, alors la fréquence relative des caribous dans le régime alimentaire des loups devrait être inférieure à la fréquence relative des caribous dans l'environnement (ou la prédation n'a pas été réduite).

ZONE D'ÉTUDE

Nous avons mené notre étude dans le nord-est de l'Alberta, au Canada (56° N, 112° O), sur une zone couvrant environ 20 000 km² de végétation boréale mixte et de tourbières. Nous avons délimité la zone d'étude à l'aide du polygone convexe minimal (PCM) englobant les positions radio de 109 caribous équipés d'émetteurs radio entre 1993 et 1997 (Fig. 1). Les zones humides étaient dominées par des tourbières et des marécages à épinette noire (*Picea mariana*) ou à épinette noire et mélèze laricin (*Larix laricina*). Les sites bien drainés le long des vallées fluviales et dans les zones de haute terre étaient dominés par le peuplier faux-tremble, l'épinette blanche (*Picea glauca*) et le pin gris (*Pinus banksiana*). Bradshaw et al. (1995) fournissent une description détaillée de la végétation dans la zone d'étude.

L'habitat au sein de la zone d'étude a été classé soit comme tourbière/marais, soit comme bien drainé, sur la base des catégories de zones humides et de hautes terres figurant sur les cartes thématiques de référence numériques de la région. Les tourbières/marais (environ 78% de la zone d'étude) et les habitats bien drainés (environ 22% de la zone d'étude) sont très séparés (c'est-à-dire peu entremêlés) dans la région (Fig. 1). Le caribou, l'orignal, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et le cerf mulot (*O. hemionus*) constituaient les principales proies ongulées à la disposition des loups. **D'après les relevés par transects aériens effectués en 1995 et 1997, les cerfs étaient relativement rares (8 cerfs contre 115 observations d'orignaux en 1995, 4 contre 77 observations en 1997) et se limitaient davantage aux habitats bien drainés que les orignaux.** Les ours noirs (*Ursus americanus*) étaient courants dans les zones bien drainées, et le lynx (*Lynx canadensis*) était également présent dans la zone d'étude. La chasse à l'orignal et le piégeage des loups étaient peu pratiqués dans la zone d'étude.

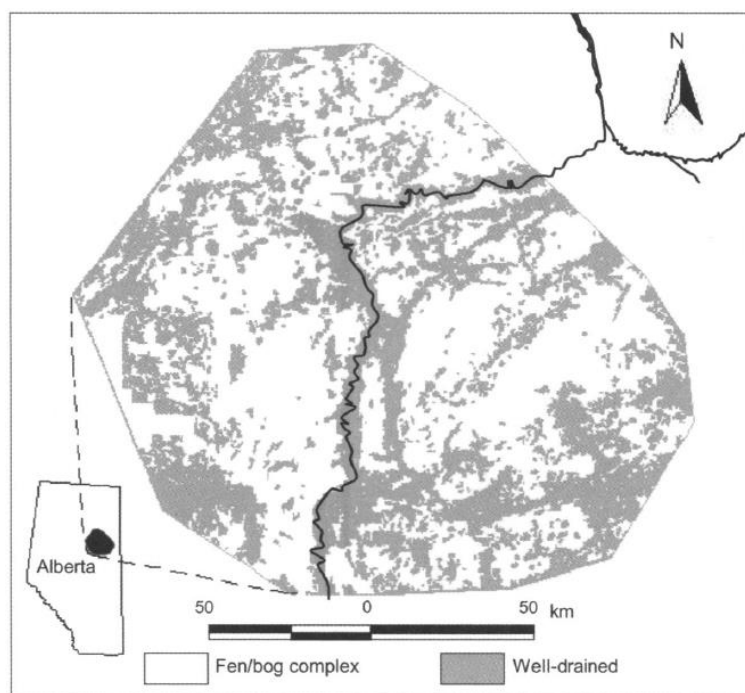


Fig. 1. Localisation des habitats de tourbières et des habitats bien drainés dans notre zone d'étude en Alberta, au Canada. La région est traversée par la rivière Athabasca

MÉTHODES

Prédiction 1 - Utilisation différentielle de l'habitat par le caribou, le loup et l'orignal

Ce projet a été mené dans le cadre d'une étude à long terme (en cours depuis 1991) sur les caribous dans le nord-est de l'Alberta (voir également Bradshaw 1994 ; Bradshaw et al. 1995, 1997, 1998 ; Stuart-Smith et al. 1997 ; James 1999 ; James et Stuart-Smith 2000). Entre 1991 et 1997, nous avons équipé 117 caribous adultes de colliers émetteurs VHF dotés de détecteurs de mortalité (Stuart-Smith et al. 1997). Nous avons tenté de capturer des animaux dans toute la zone d'étude, en privilégiant les femelles par rapport aux mâles afin d'obtenir des informations sur la reproduction et la survie des petits. Cent neuf de ces colliers radio ont été actifs pendant notre étude (1993-1997).

Entre 1994 et 1997, nous avons équipé de colliers émetteurs 20 loups répartis en 7 meutes (Bourgoin, Upper, Joli, Iron, Grand, Crooked, Horsetail), ainsi que 3 loups solitaires. Afin de réduire le risque d'obtenir un échantillon biaisé, nous avons activement cherché à équiper de colliers émetteurs des loups au sein des complexes de tourbières en installant 3 stations d'appât dans ce type d'habitat. Nous n'avons pas cherché à capturer des loups sur l'ensemble de l'aire de répartition des caribous équipés d'émetteurs, mais nous nous sommes plutôt efforcés de veiller à ce que toutes les meutes adjacentes soient équipées d'émetteurs au sein d'une partie de l'aire de répartition des caribous (c'est-à-dire qu'aucune meute ne soit omise dans un cercle de 10 480 km² autour des emplacements ultérieurs des loups).

Nous avons également obtenu des données de localisation par radio de 37 femelles orignaux qui avaient été équipées d'émetteurs dans le cadre d'une étude parallèle menée pour évaluer les effets de l'exploitation forestière sur l'abondance et la répartition des orignaux (Osko 2003). Les orignaux n'ont également été capturés que dans une partie de notre zone d'étude (5 490 km²). La proportion d'habitats bien drainés et de tourbières/marais était similaire entre les MCP des orignaux, des loups et des caribous.

Nous avons localisé les individus équipés d'émetteurs radio des trois espèces environ toutes les deux semaines par télémétrie aérienne et avons enregistré la latitude et la longitude de chaque localisation à l'aide d'un récepteur GPS embarqué. Les localisations n'ont pas fait l'objet de corrections différentielles. En plus des localisations télémétriques régulières, nous avons localisé les loups deux fois par jour (pour repérer les sites de prédation) et les caribous et les orignaux tous les trois jours pendant 15 jours au cours de l'hiver 1995, 1996 et 1997, ainsi que pendant la saison de mise bas (mi-mai à la première semaine de juin) de 1995. Nous avons également recueilli trois séries de localisations pour chacune des trois espèces pendant la saison de mise bas en 1996 et 1997. Des localisations supplémentaires de loups ont été obtenues si nécessaire pour confirmer l'emplacement des tanières des meutes nouvellement équipées de balises radio. Nous avons classé toutes les localisations en trois saisons : hiver (novembre-février), printemps (mars-juin) et automne (juillet-octobre). Nous avons saisi les localisations des caribous ($n = 3\ 382$), des loups ($n = 710$) et des orignaux ($n = 1\ 754$) dans un système d'information géographique (SIG).

Caribous. - Nous avons utilisé le SIG pour déterminer le type d'habitat (tourbière ou habitat bien drainé) associé à chaque localisation de caribou. Nous avons déterminé la proportion de localisations dans les habitats de type tourbière et bien drainé pour chaque individu muni d'un émetteur, par saison. Nous avons additionné ces proportions individuelles et les avons divisées par le nombre de caribous munis d'un émetteur afin de calculer une moyenne de population pour chaque saison. Pour comparer l'utilisation de l'habitat à sa disponibilité, nous avons calculé l'indice d'électivité d'Ivlev (Krebs 1989) en utilisant la proportion d'habitat de type tourbière/marais et d'habitat bien drainé au sein du MCP autour de toutes les localisations radio des caribous, ainsi que la proportion moyenne de chaque habitat utilisé par les caribous au cours de chaque saison. L'indice d'électivité d'Ivlev varie de -1 à 1, les valeurs positives indiquant une préférence et les valeurs négatives indiquant un évitement.

Loups. – Nous avons utilisé le SIG pour déterminer la MCP autour de toutes les localisations de loups, et nous avons calculé la proportion de localisations dans les deux types d'habitat pour chaque loup équipé d'un émetteur, ainsi que la moyenne pour tous les loups équipés d'un émetteur pour chaque saison, comme nous l'avons fait pour les caribous. Nous avons calculé l'indice d'électivité d'Ivlev à partir de la proportion d'habitats de type tourbière/marais et d'habitats bien drainés disponibles au sein de la MCP autour de toutes les localisations des loups équipés d'un émetteur. Nous avons également utilisé les localisations radio individuelles des loups pour créer un ensemble de données sur les « localisations de meutes ». Dans cet ensemble de données, lorsque plus de deux individus équipés d'un émetteur radio au sein d'une même meute étaient localisés ensemble (c'est-à-dire lorsqu'une différence de localisation n'était pas discernable par télémétrie aérienne), nous avons considéré qu'il s'agissait d'une seule localisation. En revanche, lorsque des individus d'une même meute étaient localisés séparément, nous avons pris en compte chaque localisation. Notre ensemble de données final contenait 592 emplacements. La proportion d'emplacements dans chaque type d'habitat a été calculée pour chaque meute, et nous avons calculé la proportion moyenne et l'électivité pour l'ensemble de données des meutes pour chaque saison, comme indiqué ci-dessus. La comparaison des emplacements individuels avec ceux des meutes peut fournir certaines informations (bien que clairement incomplètes) sur la fréquence des incursions individuelles par rapport à celles du groupe dans les deux types d'habitat.

Orignaux. - En plus des localisations par radio, nous avons réalisé des relevés aériens par quadrillage de la zone d'étude des orignaux en mars 1995 et 1997 afin de fournir des informations supplémentaires sur la répartition des orignaux. Des transects ont été survolés d'est en ouest à des intervalles de 1 minute de latitude, et nous avons enregistré les emplacements de tous les animaux observés sur ou entre les lignes de vol. Les relevés par quadrillage ont indiqué que la répartition des orignaux équipés d'émetteurs radio n'était pas représentative de la répartition réelle des orignaux dans la zone d'étude. Les zones bien drainées abritaient relativement plus d'orignaux que ne le laissaient supposer les individus équipés d'émetteurs radio.

Nous avons capturé les orignaux à l'aide d'un lance-filet tiré depuis un hélicoptère, ce qui nécessite des ouvertures suffisantes dans la canopée forestière pour manœuvrer et lancer le filet. La capture des animaux est beaucoup plus facile dans les tourbières ouvertes que dans la vallée fluviale densément boisée. **Par conséquent**, la méthode de capture a probablement entraîné une répartition biaisée des orignaux équipés d'émetteurs radio. **Les caribous et les loups ont également été capturés à l'aide d'un lance-filet tiré depuis un hélicoptère.** Après six ans d'étude des caribous dans la région, nous ne disposons d'aucune information suggérant que le marquage radio des caribous ait été biaisé ; **cependant**, nous n'avons pas été en mesure de tester spécifiquement l'existence d'un quelconque biais. Nous pensons également avoir placé au moins un collier émetteur dans chaque meute de loups au sein du MCP, à proximité des lieux de présence des loups. Tout au long de notre étude, aucun groupe de loups n'a été observé dans la zone MCP des loups que nous n'ayons pu associer à l'une des meutes équipées d'un collier émetteur.

Nous avons déterminé la proportion de localisations par radio des orignaux dans les types d'habitats « tourbières/marais » et « bien drainés » pour chaque individu, par saison. Afin de tenir compte du biais lié au marquage par radio, nous avons classé chaque orignal équipé d'un collier émetteur dans la catégorie « Tourbières/Marais » ou « Bien drainé » en fonction de ses localisations hivernales. Nous avons échantillonné aléatoirement (avec remplacement) 37 orignaux des catégories « tourbières/marais » et « bien drainés » proportionnellement au nombre d'orignaux de ces catégories observés lors des relevés sur grille hivernaux.

Cette procédure a été répétée 1 000 fois, et nous avons utilisé les données obtenues pour déterminer la proportion moyenne de chaque habitat utilisé par les orignaux. L'indice d'électivité a été calculé en fonction de l'habitat disponible au sein du MCP autour de tous les emplacements des orignaux pour chaque saison, comme nous l'avons fait pour les caribous et les loups. Il s'agit d'une approche prudente, car les données des relevés par quadrillage sont également biaisées en faveur d'une probabilité plus élevée d'observer des orignaux dans les tourbières en raison d'une meilleure visibilité dans cet habitat. Par conséquent, nous étions plus susceptibles de ne pas trouver de confirmation de la prédiction d'une utilisation différentielle de l'habitat par les caribous, les orignaux et les loups.

Prédiction 2 - Prédation par les loups plus élevée dans et à proximité des parcelles choisies par les orignaux

Lors de la localisation des loups équipés d'émetteurs radio pendant l'hiver, nous avons trouvé et enregistré l'emplacement de 76 sites de prédation où des loups avaient tué un ongulé. Les mises à mort ont été distinguées de la charogne par la présence de sang répandu autour des

sites de prédation. Les emplacements des sites de prédation par les loups ont été saisis dans le SIG. Nous avons utilisé les données sur les sites de prédation pour évaluer la répartition spatiale des événements de prédation. Ces données n'ont pas été utilisées pour évaluer la proportion des proies dans le régime alimentaire, car de nombreuses proies n'étaient pas identifiables à l'aide d'un repérage aérien. Nous avons comparé la proportion de sites de prédation trouvés dans les tourbières et les habitats bien drainés à la proportion de ces types d'habitats dans le MCP autour des emplacements des loups à l'aide de l'indice d'électivité d'Ivlev.

Si la prédation par les loups était plus élevée à proximité d'habitats bien drainés, nous nous attendrions à ce que le taux de survie des veaux de caribou soit plus faible à proximité de ces habitats. Nous n'avons pas pu suivre les veaux individuellement, mais nous avons utilisé les données issues des relevés aériens de veaux de caribou effectués par hélicoptère en mars 1994, 1995, 1996 et 1997. Chaque groupe de femelles observé a été classé comme ayant au moins un petit ou aucun petit. Nous avons utilisé le SIG pour déterminer la distance par rapport à un habitat bien drainé pour les groupes de caribous avec et sans petits, et avons comparé ces distances à l'aide d'un modèle linéaire général (GLM) avec l'année comme facteur aléatoire. Nous avons également utilisé le SIG pour déterminer les distances moyennes par rapport à un habitat bien drainé pour tous les emplacements de chaque femelle caribou, par saison et par année. Nous avons ensuite identifié les caribous comme faisant partie d'un groupe avec ou sans veaux lors du recensement des veaux de chaque année. Nous avons comparé la distance moyenne par rapport à un habitat bien drainé entre les catégories « avec veaux » et « sans veaux » par saison pour les 12 mois précédant chaque recensement des veaux à l'aide d'un GLM.

Nous avons inclus la saison comme facteur fixe et l'année comme facteur aléatoire dans le modèle GLM. Dans cette analyse, les femelles caribous individuelles ne pouvaient pas être classées comme étant avec ou sans petit. Au contraire, toutes les femelles d'un groupe comptant au moins un petit ont été incluses dans la catégorie « Avec petit », car le petit pouvait appartenir à n'importe laquelle des femelles. L'erreur introduite par cette méthode rend l'analyse moins susceptible de corroborer la prédiction 2, car les femelles sans veau sont incluses dans la catégorie « avec veau », ce qui réduit la capacité à détecter des différences entre les catégories « avec veau » et « sans veau ». Ces analyses de la survie des veaux reposent sur l'hypothèse que toutes les femelles caribous ont la même probabilité d'être gestantes et de mettre bas un veau, quel que soit leur lieu de résidence. Le taux de gestation des femelles adultes en 1994 était de 86% (Stuart-Smith et al. 1997), et nous n'avons aucune preuve indiquant que les femelles sans veau forment des groupes exclusifs des femelles avec veau.

Prédiction 3 – Prédation disproportionnée par les loups

Afin d'évaluer la proportion relative de caribous et d'originaux dans le régime alimentaire des loups, nous avons collecté 969 excréments de loups dans la zone d'étude entre 1994 et 1996. Les excréments ont été collectés le long des lignes sismiques et des routes, sur les sites de tanières et de rassemblements, ainsi que de manière opportuniste, comme décrit par Kennedy et Carbyn (1981). Les excréments d'hiver (environ la moitié du total) ont été collectés pendant que nous menions d'autres travaux, tandis que les excréments d'été ont été obtenus par des recherches ciblées dans des zones spécifiques. Nous avons consacré autant de temps à la recherche d'excréments dans les tourbières et les habitats bien drainés ; **cependant**, la

plupart des excréments ont été trouvés dans des habitats bien drainés. Les excréments ont été analysés par T. Packer (laboratoire médico-légal de l'Alberta Natural Resources Service, Edmonton, Alberta, Canada) afin d'identifier les poils et autres contenus. Les poils d'ongulés ont été identifiés comme provenant de caribous, d'orignaux ou de cerfs (les cerfs de Virginie et les cerfs muets n'ont pas été différenciés) lorsque cela était possible. Certains poils, en particulier les fragments, n'ont pas pu être identifiés avec certitude et ont été classés comme « ongulés inconnus ». D'autres poils ont été identifiés comme provenant de cerfs/orignal, présentant des caractéristiques de ces espèces telles que la couleur ou les bandes qui excluent le caribou, mais qui n'étaient pas suffisamment distinctives pour confirmer à laquelle des trois espèces (orignal, cerf de Virginie, cerf muet) le poil appartenait. Les poils n'appartenant pas à la famille des cervidés ont été soit classés comme « non-ongulés », soit identifiés jusqu'à l'espèce. La proportion de chaque espèce dans le régime alimentaire a été exprimée comme le nombre de crottes contenant des poils de cette espèce divisé par le nombre total de crottes. Afin de réduire la probabilité de trouver des éléments corroborant la prédiction 3, nous avons comparé la proportion de caribous et d'orignaux dans le régime alimentaire en utilisant uniquement les données issues des poils identifiés à l'espèce (c'est-à-dire que nous n'avons pas utilisé les données « cerf/orignal » même si les poils n'étaient manifestement pas ceux de caribous). Nous avons utilisé l'équation de Weaver (1993) pour la relation entre la masse corporelle de la proie (X) et la masse de proie par excrément (Y) : $Y = 0,439 + 0,008X$, afin d'ajuster la proportion observée dans les excréments à une proportion d'individus.

Nous avons supposé une masse moyenne de 115 kg pour le caribou et de 425 kg pour l'orignal, ce qui constitue une estimation basse pour le caribou et une estimation haute pour l'orignal. L'utilisation de ces valeurs dans nos calculs biaise l'analyse en faveur d'une conclusion réfutant la prédiction, car plus la différence de masse supposée est grande, plus la proportion de caribou dans le régime alimentaire paraîtra importante. Nous avons déterminé les limites de confiance à 95% supérieures et inférieures pour la proportion de caribous dans le régime alimentaire en nous basant sur la distribution binomiale et la taille de l'échantillon (Sokal et Rolf 1987 : 333).

Nous avons utilisé **deux** approches pour déterminer si les caribous étaient consommés proportionnellement à leur disponibilité dans l'environnement. Nous avons d'abord comparé la proportion de caribous dans le régime alimentaire à la proportion de caribous dans l'environnement en nous basant sur des estimations de densité des caribous et des orignaux issues d'enquêtes par blocs aléatoires stratifiés. Stuart-Smith et al. (1997) ont rapporté une estimation de la densité hivernale (1993-1994) de 7,7 (écart-type = 5,5) caribous/100 km² dans la zone d'étude, et les estimations de la densité hivernale (1993-1994) des orignaux dans les 4 unités de gestion de la faune (WMU) qui chevauchent la zone d'étude étaient de 10, 11, 21 et 28 orignaux/100 km² (Service des ressources naturelles de l'Alberta, données non publiées provenant respectivement des WMU 519, 518, 512 et 516). **Par mesure de prudence, nous avons utilisé la densité d'orignaux la plus élevée, soit 28 orignaux/100 km², dans nos analyses.** En raison de la grande incertitude liée à l'estimation de la densité des caribous, notre deuxième approche a consisté à évaluer la probabilité d'une prédation disproportionnée sans utiliser l'estimation de la densité des caribous. Pour ce faire, nous nous sommes posé la question suivante : « Si les caribous étaient consommés proportionnellement à leur disponibilité dans l'environnement, quelle serait alors leur densité, sur la base des proportions de caribous et d'orignaux dans les excréments et de la densité des orignaux ? »

Nous avons estimé la densité des caribous (C) à l'aide de l'équation $C = P_c/P_m(M)$, où P_c et P_m sont respectivement les proportions de caribous et d'orignaux dans le régime alimentaire, et M est la densité des orignaux.

Nous avons ensuite multiplié C par la superficie du site d'étude et comparé l'estimation ainsi obtenue du nombre de caribous au nombre minimal de caribous dont la présence était connue dans la zone d'étude lors des recensements des petits effectués en mars, afin de vérifier l'hypothèse selon laquelle les caribous étaient consommés proportionnellement à leur disponibilité.

RESULTATS

Utilisation de l'habitat par les caribous, les loups et les orignaux

La proportion de positions de caribous dans des habitats bien drainés était faible ($< 0,1$) pour toutes les saisons, mais légèrement plus élevée en automne (Fig. 2). Une forte proportion de positions de loups ($> 0,50-0,75$) a été observée dans des habitats bien drainés pour toutes les saisons, le niveau le plus bas ayant été enregistré en automne (Fig. 2). La proportion de localisations dans des habitats bien drainés était légèrement plus élevée pour les meutes que pour les loups isolés, et ce, en toutes saisons. Les orignaux ont également montré une proportion beaucoup plus élevée d'utilisation d'habitats bien drainés (0,34-0,50). Les orignaux et les caribous ont tous deux montré la plus faible utilisation d'habitats bien drainés au printemps.

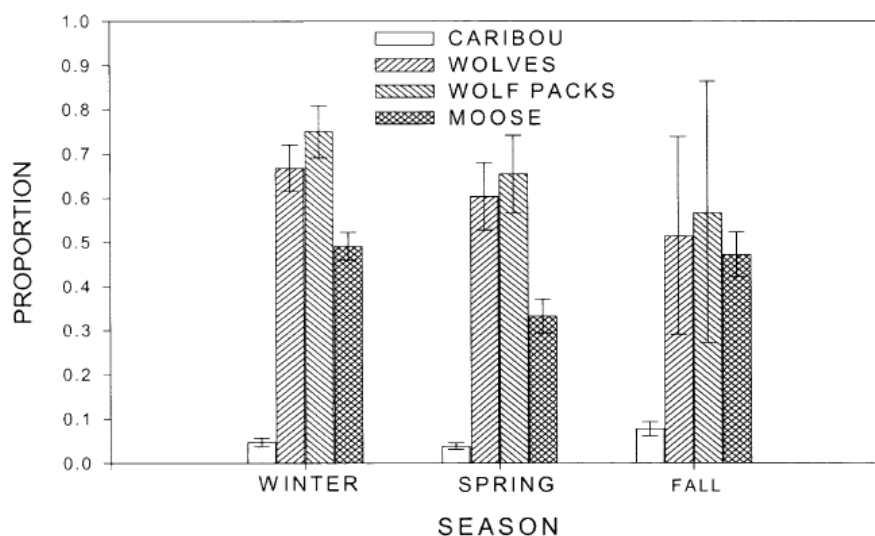


Fig. 2. Proportion des localisations par radio de caribous, de loups, de meutes de loups et d'orignaux dans des habitats bien drainés du nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 1993 et 1997. Les barres d'erreur correspondent aux erreurs-types

D'après la disponibilité de l'habitat au sein des MCP autour des emplacements radio des caribous, des loups et des orignaux, les caribous ont évité les habitats bien drainés tandis que les orignaux et les loups les ont privilégiés (Fig. 3) en toutes saisons. Les caribous ont montré une forte préférence pour des habitats différents de ceux des orignaux et des loups. Les types d'habitats étant très séparés dans l'environnement, les caribous devaient donc être spatialement séparés des orignaux et des loups. L'utilisation de l'habitat était similaire parmi les meutes de loups. Aucune des meutes de loups de la zone d'étude ne disposait de territoires situés principalement dans des habitats de tourbières (Fig. 4). Les MCP de

plusieurs meutes comprenaient une part importante d'habitats de tourbières ; **cependant**, au sein des MCP, les meutes avaient tendance à concentrer leur activité le long de la vallée de la rivière Athabasca ou dans les Pelican Hills, dans la partie sud-ouest de la zone d'étude. Toutes les meutes avaient la plupart de leurs localisations dans des habitats bien drainés.

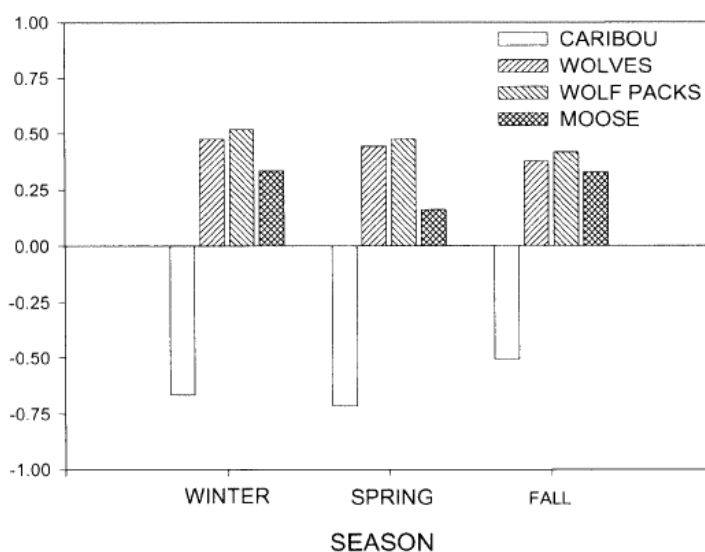


Fig. 3. Indice d'électivité d'ivlev pour les habitats bien drainés, calculé à partir des localisations par radio de caribous, de loups et d'orignaux dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 1993 et 1997

Un seul loup a été capturé à un poste d'appât situé dans un habitat de tourbières. Ce loup était un membre de la meute Joli, qui présentait la plus forte proportion de localisations dans les habitats de tourbières. La meute de Joli semblait être une petite meute instable, avec un territoire mal établi entre les meutes de Bourgoin et d'Upper, le long de la rivière Athabasca. De ce fait, cette meute a peut-être été repoussée vers les complexes de tourbières de part et d'autre de la rivière. Bon nombre des localisations par radio dans les habitats de tourbières provenant d'autres meutes étaient associées à des ruisseaux importants se jetant dans la rivière Athabasca.

Prédation par les loups plus élevée dans et à proximité des parcelles sélectionnés par les orignaux

Sur les 76 sites de prédation repérés lors des localisations par télémétrie des loups, 57 (75%) se trouvaient dans des habitats bien drainés. D'après la disponibilité de l'habitat au sein du MCP autour des localisations de loups, les sites de prédation présentaient un indice d'électivité pour les habitats bien drainés de 0,57. **Aucun des sites de prédation repérés lors de la localisation des loups n'a été identifié comme étant un caribou.**

Les emplacements des groupes de caribous accompagnés de petits observés lors des relevés de petits en mars se trouvaient en moyenne 439 m plus loin des habitats bien drainés que les groupes sans petits, bien que cette différence ne soit pas tout à fait significative (GLM, $F_{1,152} = 5,13$, $P = 0,097$). Les emplacements moyens par radiopistage pour les 12 mois précédant les relevés de veaux en mars des caribous trouvés en groupes avec des veaux lors de ces relevés étaient également plus éloignés des habitats bien drainés que ne l'étaient les emplacements des caribous en groupes sans veaux au cours des 12 mois précédents (2 338 m, ET = 1 779, $n = 274$ contre 1 924 m, écart-type = 1 387, $n = 317$; GLM, $F_{1,567} = 71,29$,

$P = 0,001$). Nous n'avons constaté **aucun** effet de la saison ou de l'année sur la distance entre les emplacements des caribous et les habitats bien drainés.

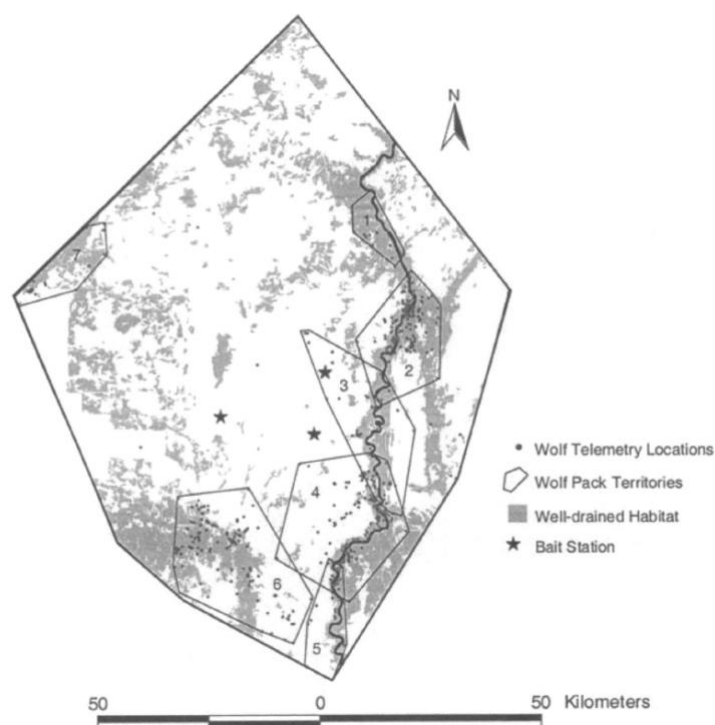


Fig. 4. Polygone convexe minimal autour des emplacements des loups, indiquant les territoires des meutes, les emplacements des loups repérés par radio et les stations d'appât initiales pour le marquage radio dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 1994 et 1997. Les noms des meutes sont (1) Grande, (2) Bourgoin, (3) Joli, (4) Upper, (5) Iron, (6) Crooked et (7) Horsetail

Prédation disproportionnée par les loups

Nous n'avons trouvé des caribous que dans 3 (0,3%) des 969 excréments examinés, alors que nous avons trouvé des poils d'orignal dans 42,8% d'entre eux. Des cerfs ont été trouvés dans 6,3% des excréments de loups, et 14,4% contenaient des poils identifiés comme provenant de cerfs ou d'originaux. Treize pour cent des excréments contenaient des poils identifiés comme provenant d'ongulés inconnus, et 9,8% des excréments contenaient des poils de **castor**. En corrigeant la présence de caribous et d'originaux dans les excréments pour refléter les individus consommés, on obtient un rapport de 0,0354 caribou pour 3,7475 originaux, soit 0,94 % de caribous. La limite supérieure de confiance à 95% est de 2,48% de caribous, soit 0,0254 caribou par orignal. Les estimations de densité pour les caribous (7,7/100 km²) et les élan (28/100 km²) donnent un rapport caribou/orignal de 0,275:1, soit 21,6 % de caribous.

Si l'on suppose que les caribous ont été consommés proportionnellement à leur disponibilité et en prenant la densité d'originaux comme valeur maximale enregistrée, la densité de caribous aurait été estimée à 0,7/100 km² (28 originaux/100 km² × 0,0254 caribou/orignal). En multipliant ce chiffre par la superficie du site d'étude (20 000 km²), on obtient une estimation de la population de 140 caribous. Les estimations minimales de la population issues des recensements de veaux en 1994, 1995, 1996 et 1997 étaient respectivement de 190, 195, 354 et 273.

DISCUSSION

Nos données **corroborent** les trois prédictions de l'**hypothèse** de la séparation spatiale.

Premièrement, les caribous évitaient systématiquement les habitats bien drainés, tandis que les loups et les orignaux manifestaient une forte préférence pour ce type d'habitat. Cela correspond à une très forte séparation spatiale entre les caribous et les loups.

Deuxièmement, la pression de prédation exercée par les loups, du moins en hiver, semblait plus élevée dans les zones bien drainées, comme l'indique la localisation des proies tuées par les loups. Nous disposons de données mitigées quant à la pression de prédation sur les veaux, qui serait plus élevée à proximité des habitats bien drainés. Lors des relevés effectués en mars, les groupes de femelles caribous sans veaux n'étaient pas statistiquement plus proches des habitats bien drainés que les groupes avec veaux ; **cependant**, nous avons constaté que les femelles équipées d'émetteurs radio dans les groupes sans veaux avaient, au cours de l'année précédente, été localisées en moyenne plus près des habitats bien drainés que les femelles des groupes avec veaux. Cette analyse repose sur un certain nombre d'hypothèses que nous n'avons pas pu vérifier ; les résultats doivent donc être interprétés avec prudence.

Troisièmement, nous disposons de données indiquant que les caribous n'ont pas été tués proportionnellement à leur abondance dans la zone d'étude. **Le rapport caribou/orignal dans l'environnement, basé sur des estimations de densité, était d'un ordre de grandeur supérieur au rapport caribou/orignal dans le régime alimentaire des loups.** Nous savions que la zone d'étude comptait beaucoup plus de caribous que ce qui avait été estimé en partant de l'hypothèse d'une prédation proportionnelle. Bien qu'il y ait une marge d'erreur dans ces deux calculs, nous estimons que l'ampleur des différences, malgré nos tentatives de biaiser les calculs dans le sens opposé à nos conclusions, constitue une forte preuve que les caribous n'ont pas été tués proportionnellement à leur abondance dans la zone d'étude.

Nos résultats concordaient avec des études sur les interactions caribou-orignal-loup menées en Colombie-Britannique (Bergerud et al. 1984, Seip 1992) et en Ontario (Cumming et al. 1996), ainsi qu'avec le fait que les caribous évitent les limites entre les tourbières et les hautes terres, déjà signalé dans le nord-est de l'Alberta (Stuart-Smith et al. 1997). **La séparation spatiale entre les caribous et les orignaux a réduit la pression de prédation sur les caribous, mais n'a pas constitué un refuge total contre les loups.** Les caribous ne constituaient pas une part importante du régime alimentaire des loups ; **cependant**, la prédation par les loups était le principal facteur immédiat limitant les caribous dans le nord-est de l'Alberta (Stuart-Smith et al. 1997). Bien que la densité des proies ait apparemment été insuffisante pour permettre aux loups d'occuper en permanence les complexes de tourbières, les **incursions** depuis des habitats bien drainés ont dû être suffisantes pour permettre une certaine prédation sur les caribous (d'après la forte proportion de mortalité des caribous attribuée à la prédation par Stuart-Smith et al. 1997).

Notre étude n'avait pas pour but de déterminer les raisons profondes pour lesquelles les caribous, les orignaux et les loups choisissent les habitats qu'ils occupent. Par exemple, les caribous ont peut-être évité les orignaux ou les loups, ou occupé les tourbières, parce qu'ils préfèrent se nourrir des lichens présents dans ces zones. Quelle que soit la raison pour laquelle les caribous du nord-est de l'Alberta ont choisi l'habitat des tourbières, ce choix a réduit le niveau de prédation auquel ils étaient exposés. Ce résultat immédiat de l'utilisation

de l'habitat sur le niveau de prédation subi par les populations de caribous est une préoccupation majeure pour leur conservation.

L'exploitation forestière à proximité des complexes de tourbières occupés par les caribous pourrait affecter le degré de prédation par les loups subi par les caribous si les densités d'orignaux et de loups venaient à augmenter dans les zones nouvellement exploitées. Dans un tel scénario, nous nous attendons à ce que la régénération du broutage immédiatement après l'exploitation forestière entraîne une diminution initiale de la pression de prédation sur les caribous si les orignaux quittent les tourbières pour se concentrer dans les nouvelles zones riches en fourrage (Gasaway et al. 1989, Peek 1974). Ensuite, à mesure que les orignaux réagissent numériquement à ce nouveau broutage (Franzmann et Schwartz 1985, Testa et Adams 1998), ils devraient recoloniser l'habitat qu'ils occupaient auparavant et revenir à leur densité initiale dans les complexes de tourbières et de marais, tout en conservant des densités élevées dans la zone exploitée. **Les densités élevées d'orignaux peuvent persister pendant plusieurs décennies (Bangs et al. 1985, Kelsall et al. 1977, Schwartz et Franzmann 1989) et peuvent atteindre des pics plusieurs fois supérieurs au niveau initial** (Peek 1974). Ces densités élevées d'orignaux devraient entraîner une **réponse numérique** chez les loups (Fuller 1989, Messier 1994). On s'attend à ce que les loups augmentent au moins de manière linéaire par rapport à la densité d'orignaux (Marshall 1997) et puissent afficher une forte augmentation lorsque la densité d'orignaux est faible (Messier 1994). Des densités élevées de loups devraient accroître la prédation accidentelle sur les caribous. Si le comportement des loups ne change pas, l'augmentation de la pression de prédation serait directement proportionnelle à l'augmentation numérique du nombre de loups. **Cependant**, on prévoit que les loups passeront plus de temps dans les nouvelles zones à forte densité d'orignaux, ce qui entraînera une augmentation de la pression de prédation sur les caribous inférieure à celle attendue sur la seule base de la réponse numérique. **Au bout d'un certain temps, les arbres en régénération dépasseront la portée des orignaux, et le nombre d'orignaux devrait diminuer. Cependant**, un **décalage** dans le temps se produira probablement dans la **réponse** de la population de loups, et les loups abondants pourraient se tourner proportionnellement davantage vers d'autres proies face à la baisse de la densité des orignaux. À ce stade, 20 à 40 ans après les prélèvements, nous prévoyons que les populations de caribous connaîtront la plus forte augmentation des taux de prédation par les loups. **Ce scénario est clairement spéculatif ; cependant, les populations de caribous du nord-est de l'Alberta semblent stables ou en déclin** (Fuller et Keith 1981, McLoughlin et al. 2003), de sorte que même de légères variations de la pression de prédation pourraient avoir des conséquences significatives sur la viabilité à long terme des populations locales. Nous ne savons pas si l'augmentation des populations d'orignaux dans les zones après l'exploitation forestière se répercutera sur les habitats de tourbières. Si la densité d'orignaux au sein des complexes de tourbières augmente suffisamment pour produire une densité totale de proies suffisante pour soutenir les loups résidents, les caribous seraient alors vraisemblablement consommés proportionnellement à leur disponibilité.

Dans notre étude, les caribous ont été consommés à hauteur d'environ un dixième de leur disponibilité par rapport aux orignaux. **Par conséquent**, dans ce scénario, on pourrait s'attendre à une augmentation d'un ordre de grandeur des taux de prédation sur les caribous. **Même si les densités élevées d'orignaux et de loups ne duraient que peu de temps, ce niveau de prédation pourrait entraîner la disparition des caribous d'un complexe de tourbières.** Les

faibles taux de déplacement des caribous entre les complexes de tourbières (Stuart-Smith et al. 1997) suggèrent que la recolonisation de parcelles précédemment occupées serait rare. Historiquement, les caribous du nord-est de l'Alberta ont dû survivre à des augmentations localisées de la densité d'orignaux après des feux de forêt. **Cependant**, les conditions actuelles n'offrent peut-être plus aux caribous les options dont ils disposaient autrefois. Les complexes de tourbières et de marécages offraient auparavant un refuge plus complet aux caribous, mais les nombreux nouveaux corridors linéaires créés lors de l'exploration, de la production et de la distribution de pétrole et de gaz ont réduit l'efficacité de ces refuges (Dyer et al. 2001). Les loups du nord-est de l'Alberta utilisent les corridors linéaires plus que ne le laisserait supposer le hasard, tandis que les caribous les évitent (James et Stuart-Smith 2000, Dyer et al. 2001). **De plus**, les corridors linéaires peuvent permettre aux loups de se déplacer plus rapidement et plus loin dans l'aire de répartition des caribous (James 1999). Les installations d'extraction de pétrole et de gaz, de pétrole lourd et de tourbe peuvent également réduire les possibilités de déplacement des caribous au sein des parcelles.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Étant donné que les populations de caribous du nord-est de l'Alberta sont peut-être déjà en lent déclin (McLoughlin et al. 2003), nous recommandons une approche prudente pour la planification de l'exploitation forestière autour des complexes de tourbières occupés par les caribous. Une possibilité serait de limiter complètement l'exploitation forestière afin de décourager la création d'habitats propices à l'augmentation des populations d'orignaux. **Cependant**, étant donné que la région a connu par le passé des incendies de grande ampleur et relativement fréquents, ces zones brûleraient probablement de toute façon, créant ainsi un habitat pour les orignaux. Une alternative plus efficace consisterait à maintenir les densités d'orignaux à des niveaux bas grâce à une surveillance attentive des orignaux et à une libéralisation des règlements de chasse. **En Ontario**, les densités d'orignaux ont augmenté à la suite de perturbations causées par l'exploitation forestière et les incendies dans les zones à accès limité pour les chasseurs, mais pas dans les zones facilement accessibles aux chasseurs (Rempel et al. 1997). **Cependant**, les pratiques de gestion actuelles en Alberta visent à minimiser le développement des accès routiers dans et à proximité de l'aire de répartition du caribou afin de limiter l'augmentation potentielle de la chasse au caribou par l'homme. Les gestionnaires auront du mal à évaluer les compromis entre un accès accru permettant la chasse à l'orignal et celle au caribou tant qu'ils ne disposeront pas de meilleures informations sur la mortalité des caribous causée par l'homme. **Une pression sociale s'exerce également sur les gestionnaires de la faune pour qu'ils augmentent la population d'orignaux à des fins de chasse de subsistance et récréative**. Il sera difficile de concilier le désir de conserver le caribou et celui d'augmenter les populations d'orignaux, et la gestion des populations d'orignaux par le biais de réglementations de chasse pourrait s'avérer insuffisante pour empêcher une augmentation de la pression de prédation sur le caribou. Il est clair qu'au minimum, les infrastructures linéaires, l'accès humain et la densité d'orignaux devraient être maintenus à des niveaux bas dans les grands complexes de tourbières du nord-est de l'Alberta si l'on veut que ces zones servent de refuges pour le caribou.

ACKNOWLEDGMENTS

Field research was funded through the Northeast Region Standing Committee on Woodland Caribou (NERSC) in Alberta, a cooperative group including representatives from the petroleum, forest, and peatland industries, the government of Alberta, and the University of Alberta. Other agencies contributing financial assistance included Alberta Recreation, Parks and Wildlife; Alberta Environmental Centre; Canada-Alberta Partnership Agreement in Forestry; Canadian Circumpolar Institute; Canadian Wildlife Foundation; and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. The GIS analysis was supported by Alberta-Pacific Forest Industries, Inc. We thank M. Fremmerlid, B. Allison, B. Risteau, and C. Reed for their outstanding radio-telemetry and piloting skills and the staff of Outbound Aviation and Helicopter Wildlife Management for skillful capture and radiocollaring of animals. We also thank M. Krupa and J. O'Neill for help with GIS analysis; T. Packer for completing the thankless task of scat analysis; T. Osko for graciously providing access to his moose radio-telemetry data; and D. McRay and the Bourgoin family for their generous hospitality in the field.

LITERATURE CITED

- BANGS, E. E., S. A. DUFF, AND T. N. BAILEY. 1985. Habitat differences and moose use of two large burns on the Kenai Peninsula, Alaska. *Alces* 21:17–35.
- BERGERUD, A. T. 1974. The decline of caribou in North America following settlement. *Journal of Wildlife Management* 38:757–770.
- . 1985. Antipredator tactics of caribou: dispersion along shorelines. *Canadian Journal of Zoology* 63:1324–1329.
- , H. E. BUTLER, AND D. R. MILLER. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. *Canadian Journal of Zoology* 62:1566–1575.
- , AND J. P. ELLIOT. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64:1515–1529.
- , AND R. E. PAGE. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology* 65:1597–1606.
- BRADSHAW, C. J. A. 1994. An assessment of the effects of petroleum exploration on woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in northeastern Alberta. Thesis, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- , S. BOUTIN, AND D. M. HEBERT. 1997. Effects of petroleum exploration on woodland caribou in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61:1127–1133.
- , ———, AND ———. 1998. Energetic implications of disturbance caused by petroleum exploration to woodland caribou. *Canadian Journal of Zoology* 76:1319–1324.
- , AND D. HEBERT. 1995. Woodland caribou population decline in Alberta: fact or fiction? *Rangifer Special Issue* 9:223–233.
- , ———, A. B. RIPPIN, AND S. BOUTIN. 1995. Winter peatland habitat selection by woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 73:1567–1574.
- CUMMING, H. G., D. B. BEANCE, 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. 2000. Status of the woodland Caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. *Wildlife Status Report* 30. Alberta Environment, Fisheries and Wildlife Management Division, Edmonton, Alberta, Canada.
- EDMONDS, E. J. 1991. Status of woodland caribou in western North America. *Rangifer* 7:91–107.
- FRANZMANN, A. W., AND C. C. SCHWARTZ. 1985. Moose twinning rates: a possible population condition assessment. *Journal of Wildlife Management* 49:394–396.
- FULLER, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105.
- , AND L. B. KEITH. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 44:583–602.
- , AND ———. 1981. Woodland caribou population dynamics in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 45:197–213.
- GASAWAY, W. C., S. D. DUBOIS, R. D. BOERTJE, D. J. REED, AND D. T. SIMPSON. 1989. Response of radio-collared moose to a large burn in central Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 67:325–329.
- JAMES, A. R. C. 1999. Effects of industrial development on the predator-prey relationship between wolves and caribou in northeastern Alberta. Thesis, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- , AND A. K. STUART-SMITH. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64:154–159.
- KELSALL, J. P., E. S. TELFER, AND T. D. WRIGHT. 1977. The effects of fire on the ecology of the boreal forest, with particular reference to the Canadian north: a review and selected bibliography. *Occasional Paper* 323. Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario, Canada.
- 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. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, New York, New York, USA.
- MARSHAL, J. P. 1997. Statistical analysis and interpretation of predation data from wolf-moose systems. Thesis, University of Alberta, Edmonton, Alberta, 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.
- MESSIER, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75:478–488.
- OSKO, T. J. 2003. Habitat availability-preference relationships: moose case study. Dissertation, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- PEEK, J. M. 1974. Initial response of moose to a forest fire in north-eastern Minnesota. *American Midland*

- Naturalist 91:435–438.
- REMPEL, R. S., P. C. ELKIE, A. R. RODGERS, AND M. J. GLUCK. 1997. Timber management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management* 61:517–524.
- SCHWARTZ, C. C., AND A. W. FRANZMANN. 1989. Bears, wolves, moose, and forest succession, some management considerations on the Kenai Peninsula, Alaska. *Alces* 25:1–10.
- SEIP, D. R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer* 7:46–52
- . 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70:1494–1503.
- SOKAL, R. R., AND F. J. ROHLF. 1987. Introduction to biostatistics. Second edition. W. H. Freeman, New York, New York, USA.
- 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.
- TESTA, J. W., AND G. P. ADAMS. 1998. Body condition and adjustment to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammology* 79:1345–1354.
- WEAVER, J. L. 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in grey wolf scats. *Journal of Wildlife Management* 57:534–538.

Received 29 January 2002.

Accepted 1 June 2004.

Associate Editor: White, Jr.