

Modèle d'activité des loups *Canis lupus* à la tanière, dans le centre sud de l'Alaska

Den Site Activity Patterns of Gray Wolves, *Canis lupus*, in Southcentral Alaska

W. B. BALLARD^{1,2}, L. A. AYRES^{1,3}, C. L. GARDNER⁴, and J. W. FOSTER⁵

¹Alaska Department of Fish and Game, P. O. Box 1148, Nome, Alaska 99762

²Present address: P.O. Box 211074, Anchorage, Alaska 99521

³Present address: U.S. National Park Service, P. O. Box 1029, Kotzebue, Alaska 99752

⁴Alaska Department of Fish and Game, P. O. Box 47, Glennallen, Alaska 99588

⁵Woodland Park Zoological Gardens, Seattle, Washington 98103

Ballard, W. B., L. A. Ayres, C. L. Gardner, and J. W. Foster. 1991. Den site activity patterns of Gray Wolves, *Canis lupus*, in southcentral Alaska. *Canadian Field-Naturalist* 105(4): 497-504.

Résumé

Les modèles de présence et d'activité à la tanière de deux meutes de loups, au centre-sud de l'Alaska ont été étudiés en 1980 et 1981, en utilisant une combinaison de deux méthodes : par radio émetteur avec détecteur d'activité et par observations directes. Une meute a été surveillée électroniquement pendant une période continue de 17 jours en 1980 et une autre fois pendant 43 jours en 1981. Nous les avons observés pendant une durée de 277 et 369 heures, respectivement. Les femelles alpha ont passé plus de temps à la tanière que les autres membres de la meute. La femelle alpha de la meute de quatre loups adultes a passé moins de temps à la tanière que la femelle alpha de celle de huit loups adultes. **Ce qui laisse penser que dans les petites meutes, les femelles alpha peuvent avoir un rôle plus actif dans l'apport de nourriture aux louveteaux.** La présence à la tanière d'autres membres de la meute était fortement variable. Les mâles d'un an ont eu tendance à éviter la tanière après les naissances. Les femelles d'un an de la grande meute ont eu tendance à passer plus de temps à la tanière que celle de la plus petite meute. Quand les louveteaux étaient âgés de 2 à 7 semaines, ils étaient laissés sans surveillance 5 à 15 % du temps. Il y avait une probabilité élevée pour que les meutes soient présentes à la tanière pendant le midi. Les loups ont eu tendance à quitter la tanière entre 21h00 et 24h00 et à y revenir entre 21h00 et 04h00.

INTRODUCTION

L'activité du loup gris (*Canis lupus*) en été est concentrée sur la tanière et sur des sites de rendez-vous pour élever les louveteaux. Les adultes et les yearlings fournissent l'alimentation des louveteaux de retour aux homesites après la chasse, pour régurgiter la nourriture, mais la quantité de celle-ci varie en fonction du sexe, de l'âge, de l'expérience de chasse, du statut social, et d'autres facteurs (Mech 1970). **La contribution des différents loups, pour la survie des jeunes, peut être particulièrement importante dans les populations qui subissent une importante mortalité.** Si la chasse, le piégeage, et tous autres types de mortalités suppriment les principaux individus qui participent à l'alimentation des louveteaux, la survie ou la santé de ceux-ci pourrait être influencée. Plusieurs études réalisées dans des milieux avec peu, voire aucun prélèvement humain, ont décrit les modèles de comportement des loups aux homesites (Murie 1944 ; Joslin 1966 ; Harrington et Mech 1982). Cependant, seulement Harrington et Mech (1982) fournissent des données

quantitatives au sujet de la présence et du comportement par différents loups de différentes classes de sexes et d'âges.

Le but de cette étude est de mesurer et comparer la présence à la tanière et le niveau d'activité des adultes et des yearlings de deux meutes situées au centre-sud de l'Alaska. Au début des mises-bas, la meute de Susitna comportait quatre loups en 1980 (deux adultes et deux yearlings), alors que la meute de Watana comportait huit loups en 1981 (trois adultes et cinq yearlings). Les deux meutes bénéficiaient de nombreuses proies. Nous avons présumé que la femelle alpha de la meute Susitna, passerait plus de temps éloignée de la tanière pour chasser, par ce qu'elle manquerait de nourriture, puisque l'apport serait proportionnel aux trois membres restants. Concernant la meute Watana, nous nous sommes attendus à ce que la louve et les yearlings passent sensiblement plus de temps à la tanière, dû fait de la taille relativement élevée de la meute. Nous nous sommes attendus à ce que les yearlings de la meute Watana satisfassent leurs propres besoins alimentaires, fournissent plus de nourriture aux louveteaux, et passent plus de temps à la tanière que les yearlings de la meute Susitna (Harrington et al. 1983).

AIRE D'ÉTUDE

L'étude s'est déroulée dans le bassin supérieur de Susitna, dans le centre-sud de l'Alaska, à environ 325 km au nord-est d'Anchorage.

Les deux territoires de meute ont recoupé des parties de l'aire de répartition du troupeau de caribous de Nelchina (*Rangifer tarandus*) qui comptait 18 000 à 20 000 têtes pendant l'étude (Bergerud et Ballard 1988). La densité des orignaux (*Alces alces*) était d'environ 600/1000 Km² (Ballard et al. 1987, 1991). La localisation et les relations spatiales des territoires des meutes de loups ont été fournies par Ballard et al. (1987).

MÉTHODE

Pendant mai et juin, le modèle d'activité aux tanières de la meute de Susitna (1980) et de Watana (1981) ont été étudiés. Les deux meutes ont été étudiés dans le cadre d'une étude sur les rapports prédateur-proie qui a duré dix ans (Ballard et al. 1981*a*, 1987).

Des loups ont été capturés pour les équiper d'émetteurs avec détecteur d'activité, en utilisant les méthodes décrites par Ballard et al. (1982*b*). L'âge des loups capturés a été déterminé par l'usure et le remplacement des dents ainsi que par la connaissance de l'histoire des meutes (Ballard et al. 1987). Le statut **alpha** a été identifié par la combinaison de l'histoire connue de la meute, de la structure d'âge connue, et des caractéristiques comportementales décrites par Mech (1970). Les différents loups ont été nommés avec l'initiale de la meute (S = meute de Susitna et W = meute de Watana) et des trois derniers chiffres de leur numéro d'ordre.

Les émetteurs munis d'un détecteur d'activité contenaient un commutateur de mercure ; celui-ci modifiait l'impulsion du signal selon la position de la tête et du cou de l'animal. Si la tête de l'animal était immobile, la pulsion du signal radio diminuait. Réciproquement, quand l'animal se déplaçait, la fréquence des pulsions augmentait. Les émetteurs étaient semblables à ceux décrits par Beier et McCullough (1988) utilisés sur les cerfs de virginie (*Odocoileus virginianus*). Les colliers radio-

émetteurs portaient également une bande en toile de couleur pour faciliter l'identification à distance des différents loups.

A moins de 0,4 kilomètres de chaque tanière, une antenne haute de 3 mètres a été érigée et reliée à un processeur numérique portatif, relié lui aussi à un récepteur programmable de type scanner (Telonics Inc., MESA, Arizona). L'intervalle d'impulsion (l'activité) et l'amplitude (intensité du signal) des signaux radio envoyés par les différents émetteurs (colliers) ont été enregistrés sur un enregistreur graphique à barres (Gulton Inc., Manchester, New Hampshire) qui avançait à une allure de 20,3 centimètres par heure. Les instruments étaient alimentés par une batterie 12 volts et tout l'ensemble était logés dans un récipient en plastique, pour résister aux conditions climatiques. Les différents loups équipés de colliers-émetteurs ont été surveillés toutes les 3 minutes en 1980 et une fois toutes les 11 minutes en 1981. Un émetteur de référence a été placé tout près pour calibrer l'activité et la présence des émetteurs de chaque loup. Chaque fois que nous sommes arrivés et partis de l'affût, nous avons marqué la date et l'heure sur les bobines de papier, ainsi les données étaient référencées aux dates et aux périodes spécifiques.

La présence et l'absence des loups radio-équipés ont été groupées dans six périodes de quatre heures. Les modèles d'arrivées et de départs ont été analysés par Chisquare (Snedecor et Cochran 1973). Le total des heures concernant chaque loup présent à la tanière a été déterminé par la surveillance électronique ou les observations de terrain. Pendant les périodes où l'enregistreur graphique à barres n'avait plus de papier (Susitna - une période de 56 heures, Watana - quatre périodes se montant à 14 heures), les observations de terrain ont été substituées à la surveillance électronique. Des observations quotidiennes au sol ont été faites à partir du 8 mai jusqu'au 8 juin 1980 (Susitna) et du 7 mai jusqu'au 22 juin 1981 (Watana). Le temps passé en dehors des tanières a été déterminé par le nombre d'heures où les différents loups étaient non détectés par la surveillance électronique ou de terrain. Les dates et la durée des observations concernant les individus éloignés de la tanière, depuis l'avion, ont été comparées aux périodes de présence des loups à la tanière, enregistrés électroniquement ou observés visuellement.

Le comportement des différents loups surveillés électroniquement a été classé par tranche de 1 heure comme « **actif** » ou « **inactif** », basé sur le changement de l'amplitude du signal par enregistrement radio. Gillingham et Bunnell (1985) ont déterminé que certains comportements spécifiques ne peuvent pas être détectés avec certitude, si on utilise des commutateurs au mercure. Cependant, Bier et McCullough (1988) ont rapporté que des données fiables sur l'activité peuvent être obtenues si l'intervalle entre chaque prélèvement est ajusté à l'espèce considérée et à son environnement. Par ailleurs, nous ne pouvons pas identifier certains comportements spécifiques par la surveillance électronique seule mais, basé sur la comparaison d'observations visuelles avec les données de télémétrie, nous avons pensé qu'il nous était possibles de détecter les périodes d'inactivité et activité. Pour cette étude, nous avons défini « l'état d'activité » tous les mouvements physiques autres que ceux liés au levé et au couché de l'animal. Un index sur l'activité globale à la tanière a été obtenu en divisant le nombre d'heures où un loup était en activité par le nombre d'heures où l'individu était à la tanière.

Chaque tanière était observée depuis un affût, orienté de sorte que l'entrée de la tanière pouvait être surveillée avec précision sans perturber les animaux. Les affûts étaient situés à 150 m et 280 m des entrées des tanières de Susitna et Watana, respectivement. La durée des observations a varié de 5 à 12 heures chaque jour, et a couvert une période 32 jours pour la tanière Susitna en 1980 et une

période 47 jours pour la tanière de Watana en 1981. Pendant les observations de terrain, la présence des loups porteurs de collier radio-émetteur à la tanière, a été déterminé par la recherche manuelle de signaux toutes les 30 minutes avec un récepteur fixé à une antenne 2 éléments (Telonics). Les différents loups ont été identifiés par la couleur des colliers, la fréquence radio, et la couleur du pelage. Des notes spécifiques sur le comportement de différents loups et sur leurs interactions entre eux ont été notées (Foster et Ballard 1985).

L'activité en dehors de la tanière a été déterminée par radio-pistage et les observations visuelles des loups équipés depuis un avion, en utilisant les méthodes décrites par Mech (1974) et Ballard et Whitman (1988). Les signaux radio ont été reçus avec un récepteur programmable (Telonics). Nous avons observé chaque loup équipé de collier-émetteur, environ deux fois par semaine à des heures irrégulières.

HISTORIQUE DES MEUTES

Meute Susitna : Après les naissances, le 1^{er} mai, la meute était composée de la femelle alpha n° S-295, du nouveau mâle alpha n° S-305, d'une femelle yearling n° S-302, et d'un mâle yearling n° S-306. Le mâle et la femelle alpha étaient équipés d'émetteurs avec détecteur d'activité et ont été suivis sans interruption par l'enregistreur graphique à barres. Les loups S-302 et S-306 ont porté des colliers radio conventionnels et ont été suivis par des recherches de terrain, l'antenne tenue en main, et depuis un avion. D'après la date de parturition, les louveteaux n'ont pas été engendrés par le mâle S-305. Six louveteaux ont été élevés avec succès pendant l'année 1980.

Meute Watana : Durant l'élevage des jeunes, la meute de Watana comportait huit loups. Cinq d'entre eux étaient équipés d'émetteurs avec détecteur d'activité : la femelle alpha W-308, la femelle yearling W-324, le mâle yearling W-325, le mâle yearling W-345, et la femelle yearling W-346. La femelle yearling n° W-323 a eu un collier radio conventionnel, un mâle adulte a porté un collier radio défectueux, et un autre mâle adulte était non équipé. Le 8 mai, W-308 est entrée dans la tanière. Entre le 1^{er} et le 10 mai, les membres de la meute de Watana, le mâle adulte W-310, le mâle yearling W-344, et un autre ont dispersé. Il semble que les animaux W-323 et W-346 ont également dispersé, parcourant 83 kilomètres depuis la tanière, mais ils y sont revenus le 12 mai et sont restés avec la meute de Watana pour la durée totale de l'étude. Un total de six louveteaux ont été élevés avec succès l'année 1981.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Deux membres de la meute Susitna ont été surveillés électroniquement pendant 17 jours en 1980, alors que cinq membres de la meute Watana étaient surveillés sans interruption pendant 43 jours en 1981 (tableau 1). La surveillance électronique de la tanière Susitna a débuté le 20 mai 1980 et celle de Watana le 8 mai 1981 et a continué jusqu'au 10 juin et 22 juin, respectivement. On a observé les loups aux tanières depuis les affûts pendant 646 heures : 277 heures pour la tanière de Susitna en 1980 et 369 heures à celle de Watana en 1981. Les naissances ont eu lieu le 1^{er} mai 1980 pour la meute Susitna et entre le 10-11 mai 1981 pour celle de Watana.

La femelle alpha de Watana (W-308) est restée sans interruption (98%) à la tanière jusqu'au 5 juin, lorsque les jeunes étaient âgés de 25-26 jours (tableau 1). Après le 5 juin, elle était absente de la tanière entre 2 et 18 heures chaque jour. De même, la femelle alpha de Susitna (S-295) était absente

quotidiennement pendant des périodes de 2 à 12 heures après le 27 mai, quand nous avons estimé l'âge des jeunes à 26 jours. Cependant, S-295 n'a pas été surveillé électroniquement avant le 20 mai, et tout le temps passé loin de la tanière avant le sevrage des louveteaux n'a pu être déterminé. Entre le 9 et le 19 mai, S-295 était présente à la tanière pour 74,5 (83,7%) des 89 heures totales des observations de terrain. Sa plus longue absence connue de la tanière, pendant cette période était de sept heures.

Tableau 1. Activité et fréquentation des sites de tanière des loups équipés de radio-émetteurs d'activité dans deux meutes de loups situées dans le centre-sud de l'Alaska à la fin mai et en juin en 1980 et 1981

Pack ID no.	Sex	Age	Pre-weaning						Post-weaning					
			No. days monitored	H at den	H active	\bar{X} h/day at den	% obs. at den	% obs. active	No. days monitored	H at den	H active	\bar{X} h/day at den	% obs. at den	% obs. active
S-295	F	Ad	5	83	12	16.6	69.2	14.5	11	198	49	18.0	75.0	24.7
S-305	M	Ad	5	27	7	5.4	22.5	25.9	12	76	22	6.3	26.4	28.9
W-308	F	Ad	29	685	259	23.6	98.4	37.8	14	263	129	18.8	78.2	49.0
W-324	F	Yrl	25	233	125	9.3	38.8	53.6	13	113	61	8.7	36.2	54.0
W-325	M	Yrl	26	124	62	4.8	19.9	41.9	14	63	35	4.5	18.8	55.6
W-345	M	Yrl	29	31	19	1.1	4.5	61.3	14	41	26	2.9	12.2	63.4
W-346	F	Yrl	29	308	160	10.6	44.3	51.9	14	100	43	7.1	29.8	43.0

* Pre-weaning period was 1 May - 27 May 1980 and 10 May - 5 June in 1981.

* S = Susitna pack and W = Watana pack; yearling male S-302, yearling female S-306, yearling female W-323, one collared W-adult with a nonfunctioning transmitter, and one W-uncollared adult male were monitored from blinds, fixed-wing aircraft, and electronic monitoring by scanning from blind with hand-held antenna (see text).

Une bonne alimentation des louveteaux peut être un facteur déterminant sur les périodes et sur la durée que les femelles maternelles passent en dehors des tanières. Harrington et Mech (1982) ont rapporté que leurs femelles alpha étaient absentes de la tanière 12 à 20% du temps, avec des périodes aussi étendues que 17 heures, avant les naissances et le sevrage. Après le sevrage et pour les deux mois suivants, les femelles du Minnesota ont passé seulement un tiers de leurs temps à proximité de la tanière. La présence à la tanière de leurs femelles, avant le sevrage était semblable à celle de la femelle de Susitna dans cette étude, mais était inférieure à celle de la femelle de Watana. Les loups dans la meute du Minnesota, étaient soumis à une contrainte alimentaire lié à une faible densité de cerfs de virginie (38,5/1000 km²) (Harrington et Mech 1982). Les loups de notre d'étude n'étaient pas soumis à une telle contrainte, en ce qui concerne les orignaux, c.-à-d., que la densités d'orignaux $\geq 600/1000$ km² (Ballard et al. 1990), et il semble qu'ils aient eu accès à de nombreuses petites proies d'après l'analyse des crottes (Ballard et al. 1987, et données non publiées). La femelle Susitna et ses petits ont pu être soumis à un stress alimentaire si le manque de membres expérimentés de la meute ou l'absence d'un mâle alpha a entraîné une insuffisance de nourriture apportée à la tanière. La louve de la meute Susitna a davantage participé à la chasse que la louve de Watana pendant la période de pré-sevrage mais pas pendant la période de post-sevrage. Cependant, les deux femelles, ont passé plus de temps aux homesites que les autres membres de la meute.

Quand les louves quittaient les tanières, c'était pour de brèves périodes, comparées à d'autres membres de la meute (tableau 2). Toutes les excursions pour la femelle W-308 de Watana qui duraient de 10 à 18 heures se sont produites après le 16 juin, et toutes ont été associées à des carcasses de proie. Dès son retour à la tanière, nous l'avons fréquemment observé régurgiter de la nourriture à ses jeunes. De même pour d'autres adultes et yearlings, toutes les excursions impliquant des carcasses d'ongulés fraîchement tués ont excédé 12 heures.

Tableau 2. Fréquence et durée des absences de loups individuels de deux sites de tanières en mai et juin 1980 et 1981 dans le centre-sud de l'Alaska, déterminées par le suivi électronique des signaux radio

Pack name	ID no.	Age - sex	Duration of excursion (h)			
			1-2	3-9	10-30	31+
Susitna	295	Adult-female	5	10	4	-
	305	Adult-male	2	3	-	7
Watana	308	Adult-female	10	9	3	-
	324	Yrlg-female	4	10	15	6
	325	Yrlg-male	7	7	16	6
	345	Yrlg-male	5	5	7	4
	346	Yrlg-female	16	24	12	0

• All three excursions occurred after 16 June 1981.

Il y avait des différences entre les louves en ce qui concerne la date et la durée des excursions. La femelle S-295 de Susitna était éloignée de la tanière durant des périodes > à dix heures après le 19 mai (louveteaux âgés de 19 jours) mais aucune des excursions n'a excédé 12 heures. En revanche, la femelle de Watana n'est pas partie pendant des périodes > 10 heures jusqu'au 17 juin (Louveteaux âgés de 36 jours), et aucun déplacement n'a excédé 18 heures, mais ils ont tous impliqué des carcasses.

D'après le temps passé en dehors de la tanière et sur les observations de la femelle alpha en train de régurgiter de la nourriture aux louveteaux, la femelle de la meute Susitna a semblé être une participante plus active par rapport à la femelle de Watana pour donner de la nourriture aux louveteaux. Nous émettons l'hypothèse que ceci est fonction de la taille, de l'expérience, et de la structure de la meute (Harrington et al. 1983 ; Ballard et al. 1987 : 23). Si la femelle de la meute Susitna avait été surveillée quotidiennement depuis l'avion comme la meute de Watana, nous suspectons que ses excursions de plus longues durées, aient été liées aux carcasses d'ongulés fraîches.

La présence à proximité des tanières des membres subalternes de la meute était fortement variable. Globalement, les yearlings mâles ont passé moins de temps à la tanière et étaient plus longtemps absents que les yearlings femelles ($t = 4,748$, $P < 0,001$). Deux femelles yearlings (W-324 et W-346), ont passé 40% de leur temps à la tanière. Ces deux loups étaient plutôt en retrait, et soumis aux autres membres de la meute. Ils ont également essayé de se nourrir et de mendier de la nourriture aux loups retournant à la tanière. Soixante-sept pour cents des absences de W-346 duraient moins de neuf heures, et représentait le seul loup, autre, que la femelle alpha dont les absences (de la tanière) n'ont jamais excédé 31 heures. Les loups W- 324 et W-346 ont passé en moyenne 9,1 et 9,5 heures par jour près de la tanière, (Tableau 1), mais W-346 était présent chaque jour, alors que W-324 quittait la tanière à cinq occasions au moins pendant des périodes > à 24 heures (Tableau 2). Les longues absences de la tanière étaient typiquement associées à des activités liées aux carcasses.

Bien que les yearlings femelles W-324 et W-346 aient passé un nombre d'heures presque identiques à la tanière (Tableau 1), lorsque seulement un yearling était présent, cela concernait W-324, 78% du temps. Nous proposons que la durée plus importante de temps passée à la tanière par W-324 et W-346 était principalement un comportement égoïste et ne contribuait guère à la survie des jeunes. Ces plus petits loups moins agressifs, ont pu passer proportionnellement plus de temps à la tanière pour obtenir de la nourriture des autres membres de la meute par le fait de la quémander

(Harrington et al. 1983). La présence à la tanière des autres yearlings était fortement variable et leur rôle concernant la survie des louveteaux n'est pas entièrement compris.

Il y a eu 63 combinaisons possibles d'association entre les six loups équipés de collier-radio émetteurs à la tanière de Watana, mais seulement 41 ont été observées. Les absences à la tanière ont principalement impliqué les yearlings mâles W-345 et W-325 (Tableau, 2).

Harrington et Mech (1982) ont rapporté que la présence à la tanière des yearlings a différé des autres membres de la meute. Leurs mâles yearlings ont eu tendance à rester éloignés des homesites après les naissances. Un de nos mâles yearlings (W-345) a montré un modèle de présence similaire à ces deux auteurs. Ce loup a quitté le secteur de la meute avec deux autres loups avant les naissances pour revenir à la tanière trois semaines après la parturition, début juin. Pour comparaison, le mâle yearling W-325 a passé plus de temps à proximité de la tanière, une semaine avant et une semaine après la parturition. W-325 était soumis à tous les mâles de la meute et la plupart de ses absences de la tanière étaient de courtes durées par rapport à W-324.

Il n'y avait aucune différence significative ($P > 0,05$) entre les heures d'arrivée et de départ pour la louve S-295, mais la fréquence de ces mouvements a semblé plus nombreuse l'après-midi et en début de soirée (50% de 40 observations entre 13h00 et 20h00 heures). Le mâle alpha S-305 a eu tendance à quitter la tanière entre 17h00-20h00 (50% des 14 observations) et à y revenir entre 05h00-12h00 (73% des 11 observations). Après avoir quitté la tanière, il est habituellement resté éloigné pendant une durée de 30-36 heures. Il n'y avait aucun modèle distinct concernant les heures d'arrivée ou de départ pour un individu en particulier de la meute de Watana. Cependant, quand des individus ont été mis en commun, les départs avaient tendance à avoir lieu entre 21h00 et 24h00 (27% des 191 observations) et les arrivées entre 21h00 et 04h00 (51% des 174 observations). Les heures d'arrivée et de départ observées dans cette étude, sont comparables à celles rapportées par Kolenosky et Johnston (1967) en Ontario. Dans notre étude, les loups étaient les plus actifs à la tanière entre 06h00 et 08h00 et 21h00 et 23h00. Les arrivées et les départs se sont produits moins fréquemment entre 13h00 et 20h00.

En raison du nombre plus important de loups dans la meute de Watana, nous nous sommes attendus à ce que l'activité globale soit plus élevée à la tanière de Watana qu'à celle de Susitna. De façon générale, l'activité était deux fois plus élevée pour la meute de Susitna, mais cette différence n'était pas significative ($t = 1,17$, $df = 5$, $P = 0,30$).

La louve de Watana (W-308) était la plus active (8,9 heures/jour avant le sevrage et 9,2 heures/jour après le sevrage) par rapport aux autres loups étudiés (Tableau 1). Elle était active pendant plus de 13 heures par jour sur une période de 8 jours et n'a jamais franchi un seuil minimum de 4 heures d'activité par jour. Certains jours, elle était relativement inactive (< 9 heures continues /jour), les loups W-324, W-325, ou W-346 étaient présents et en activité de 10 à 16 heures par jour. Pour comparaison, la louve de Susitna (S-295) était en activité pendant une durée > 7 heures, seulement 1 jour sur 16 et était active moins de 4 heures/jour sur une période de 8 jours. Les absences du loup S-295 de la tanière ont donné une moyenne de 1 heure/jour de plus que celles de la femelle W-308 de Watana, mais elle s'est reposée sensiblement plus que la femelle de Watana ($t = 4,258$, $P < 0.001$).

Harrington et Mech (1982) ont conclu que leurs groupes de loups seraient très probablement trouvés aux tanières à l'aube, moins fréquemment au crépuscule, et peu pendant la journée (environ 08h00 à 20h00). Les louves dans notre étude ont eu des probabilités plus élevées de présence à la tanière pendant toutes les heures, que les loups d'autres classes d'âge et de sexe (Fig. 1 et 2). Les femelles yearlings ont eu la deuxième probabilité la plus élevée de présence à la tanière, suivis des mâles yearlings, mais la probabilité des heures spécifiques de présence ou d'absence était variable et non prévisible.

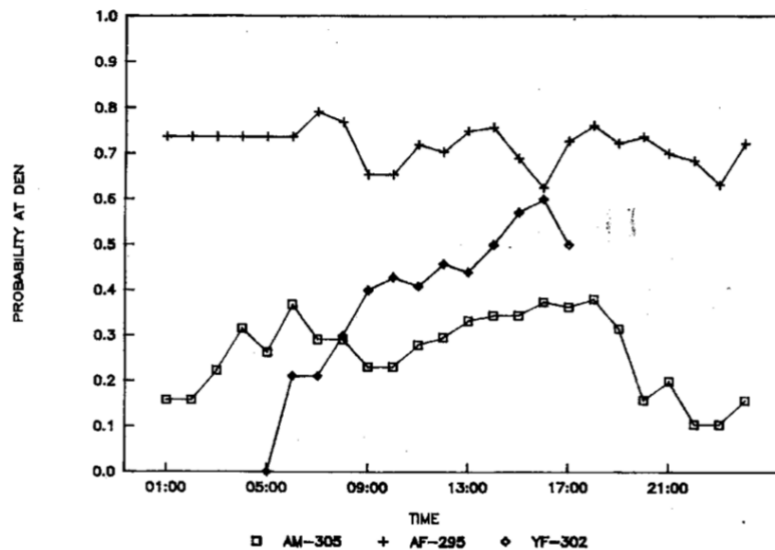


Figure 1. Probabilité de trouver chaque heure des loups porteurs de colliers radio à la tanière de Susitna, déterminée à partir de la surveillance continue des signaux radio du 20 mai au 7 juin 1980 dans le centre-sud de l'Alaska (AM = adulte, YM = mâle d'un an et AF = femelle adulte)

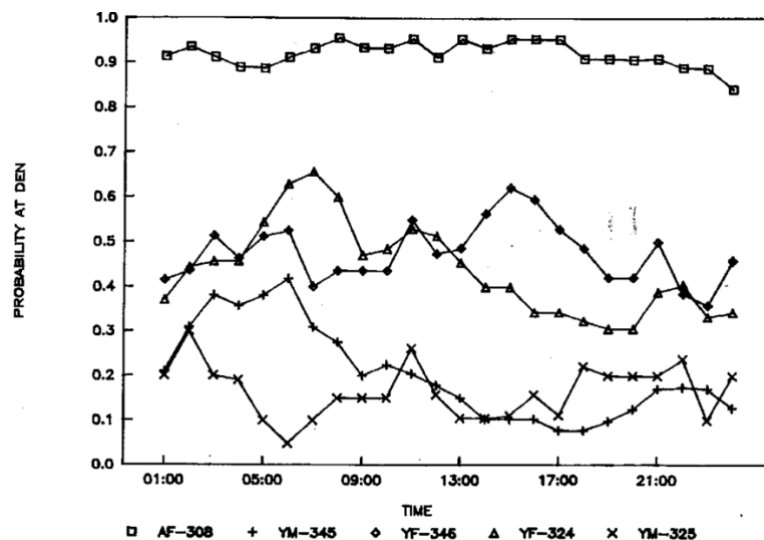


Figure 2. Probabilité de trouver chaque heure des loups porteurs de colliers radio à la tanière de Watana, déterminée à partir de la surveillance continue des signaux radio du 08 mai au 21 juin 1981 dans le centre-sud de l'Alaska (AM = mâle adulte, AF = femelle adulte, YF = yearling femelle et YM = mâle d'un an)

Contrairement aux résultats d'Harrington et de Mech (1982), il y avait une probabilité relativement élevée pour que des groupes de loups soient trouvés à la tanière pendant la journée. Nous approuvons Harrington et Mech (1982) qui pensent qu'une partie de ces différences peut être liées aux conditions de lumière en Alaska. Pendant la saison des naissances dans cette région, il n'y a

aucune période d'obscurité complète, et, bien que les proies puissent être plus actives pendant les heures crépusculaires, les différences ne peuvent pas être aussi prononcées que dans les régions situées plus au sud. En outre, par ce que la population du Minnesota était contrainte à un stress alimentaire, les loups de ce secteur ont pu avoir été forcés de chasser durant toute la journée (Harrington et Mech 1982).

Quoiqu'il ne soit pas le père des louveteaux, le mâle S-305 de Susitna a semblé être le fournisseur de nourriture principal, car il était responsable de trois des quatre cas de prédatons connues d'ongulés et il était davantage absent de la tanière que d'autres loups. Le mâle S-305 de Susitna était absent de la tanière de 31 à 37 heures tous les 2,5 jours. Aucun autre loup des deux meutes n'était aussi absent de la tanière. Basé sur des observations aériennes, nous avons attribué ses absences (S-305) à des incursions prolongées de chasse. Nous nous sommes attendus à un modèle semblable de présence à la tanière pour le mâle alpha de la meute de Watana, mais celui-ci n'était pas équipé d'un collier-radio. Les groupes de yearlings semblent être en grande partie peu efficaces pour capturer de grandes proies (ongulés) s'ils ne sont pas accompagnés d'adultes plus expérimentés, en particulier du mâle alpha (Ballard et al. 1987 : 23). Par conséquent, la répartition des classes d'âges dans la meute, semble être importante dans la détermination du type, du sexe, et de l'âge des proies et peut-être dans la fréquence des mises à mort des ongulés. Le modèle de présence du mâle alpha S-305 a collé au modèle général décrit par Harrington et Mech (1982) sauf que S-305 était présent à la tanière plus souvent et sur une base plus régulière que les loups du Minnesota, ce qui peut certainement venir d'une plus grande disponibilité de proie dans notre territoire d'Alaska.

Les données du graphique à barres et les observations de terrain ont montré que lorsque les louveteaux étaient âgés de 2 à 7 semaines, ils étaient laissés seuls à la tanière environ 15% du temps. Cependant, la femelle yearling S-306 n'a pas été surveillée par l'enregistreur automatique ou par les localisations de terrain. Tous les yearlings suivis des deux meutes ont été observés seuls à la tanière. Par conséquent, la durée maximale où les louveteaux étaient laissés sans surveillance à la tanière de Susitna correspondait à 15% du temps, et pour la meute de Watana en 1981 à environ 5%.

Harrington et Mech (1982) et Chapman (1977) ont rapporté que les louveteaux étaient fréquemment laissés sans surveillance pendant de longues périodes. Chapman (1977) a rapporté que pour trois meutes d'Alaska, les louveteaux étaient laissés sans surveillance entre 40 et 73% du temps, selon la taille et la composition de la meute. En revanche, nos données indiquent que les meutes comportant de 4 à 8 adultes vivant dans des secteurs à fortes ressources alimentaires, ont rarement laissé les jeunes sans surveillance. La durée et la fréquence de ces cas, semble fortement variable suivant le secteur et peut dépendre d'un certain nombre de facteurs comprenant l'âge des louveteaux, les ressources disponibles de nourriture, et la structure d'âge et de sexe des membres de la meute. La mesure des facteurs potentiels qui peuvent influencer est nécessaire avant de faire des conclusions.

La mort du mâle alpha et celle d'un grand mâle yearling de la meute Susitna avant les naissances, nous a permis d'étudier les impacts possibles de la perte d'individus principaux sur la survie et sur le comportement des jeunes. Bien que Peterson et al. (1984) et Ballard et al. (1987) n'aient trouvé aucun rapport significatif entre le nombre de louveteaux et le nombre d'adultes dans les meutes, il semble raisonnable que la qualité et la quantité de nourriture apportée à la tanière soit liée à la répartition des classes d'âges et à la taille de la meute de manière générale. Cependant, l'identification du seuil auquel la survie est influencée n'a pas été déterminée. Les meutes composées

de plusieurs adultes n'exigeraient pas l'aide des femelles alpha pour la capture de grandes proies. De telles femelles pourraient apporter un soin continu aux louveteaux plutôt que partir à intervalles réguliers. Les meutes composées de seulement un adulte peuvent ne pas assurer une quantité ou une qualité optimale de nourriture, sans l'aide de la femelle alpha. Ballard et al. (1981) rapportent le cas d'une femelle adulte seule qui est parvenue avec succès à élever 3 à 4 louveteaux. Cette taille de portée était moins élevée que la taille moyenne des portées (5,3) rapportées par Ballard et al. (1987) et étaient près de la moyenne constatée en 1975 (3,7) quand la densité des proies (ongulés) était la plus faible. Dans notre étude, les deux meutes constituées de 4 et 8 loups adultes chacune ont avec succès élevé des portées de 6 louveteaux. Aucune des deux meutes n'a laissé la tanière sans surveillance pendant de longues périodes comme cela fut constaté dans des secteurs plus pauvres en nourriture (Harrington et Mech 1982 ; Chapman 1977). Dans de plus petites meutes, il s'avère que les femelles alpha doivent prendre un rôle plus actif pour obtenir des proies, comparé aux meutes avec un nombre de loups adultes plus élevés, si la durée passée en dehors de la tanière signifie plus de temps passé à la chasse. En outre, dans les petites meutes, les yearlings sont moins présents à la tanière. Si les yearlings subalternes ne sont pas capables de chasser comme les adultes (Ballard et al. 1987), alors peut-être que dans les meutes relativement grandes, les yearlings peuvent passer plus de temps à la tanière pour quémander de la nourriture (Harrington et al. 1983). Il peut y avoir un manque de nourriture dans les petites meutes, ce qui peut expliquer les taux inférieurs de présence des yearlings à la tanière.