

Effets de la perte d'individus reproducteurs chez les loups

The Effects of Breeder Loss on Wolves

SCOTT M. BRAINERD,¹ *Norwegian Institute for Nature Research, c/o Norwegian Association of Hunters and Anglers, P.O. Box 94, NO-1378 Nesbru, Norway*

HENRIK ANDRÉN, *Grimso Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agriculture Sciences, SE-73091 Riddarhyttan, Sweden*

EDWARD E. BANGS, *United States Fish and Wildlife Service, 585 Shepard Way, Helena, MT 59601, USA*

ELIZABETH H. BRADLEY, *Montana Fish, Wildlife, and Parks, 730 N Montana Street, Dillon, MT 59725, USA*

JOSEPH A. FONTAINE,² *United States Fish and Wildlife Service, 585 Shepard Way, Helena, MT 59601, USA*

WAYNE HALL, *Wisconsin Department of Natural Resources, Sandhill Wildlife Area, P.O. Box 156, Babcock, WI 54413, USA*

YORGOS ILIOPOULOS, *Callisto Wildlife and Conservation Society, Nikiforos Foka 5, Thessalonica, GR-54621, Greece*

MICHAEL D. JIMENEZ, *United States Fish and Wildlife Service, P.O. Box 2645, Jackson, WY 83001, USA*

ELIZABETH A. JOZWIAK, *United States Fish and Wildlife Service, Kenai National Wildlife Refuge, P.O. Box 2139, Soldotna, AK 99669, USA*

OLOF LIBERG, *Grimso Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agriculture Sciences, SE-73091 Riddarhyttan, Sweden*

CURT M. MACK, *Nez Perce Tribe Wolf Recovery, Department of Wildlife Management, 1000 Mission, McCall, ID 83638, USA*

THOMAS J. MEIER, *National Park Service, Denali National Park and Preserve, P.O. Box 9, Denali Park, AK 99755, USA*

CARTER C. NIEMEYER,³ *United States Fish and Wildlife Service, 1387 S Vinnel Way, Room 368, Boise, ID 83709, USA*

HANS C. PEDERSEN, *Norwegian Institute for Nature Research, NO-7485 Trondheim, Norway*

HÅKAN SAND, *Grimso Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agriculture Sciences, SE-73091 Riddarhyttan, Sweden*

RONALD N. SCHULTZ, *Wisconsin Department of Natural Resources, Endangered Resources, 8770 Highway J., Woodruff, WI 54568, USA*

DOUGLAS W. SMITH, *Yellowstone Center for Resources, Wolf Project, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA*

PETTER WABAKKEN, *Hedmark University College, Faculty of Forestry and Wildlife Management, NO-2480 Koppang, Norway*

ADRIAN P. WYDEVEN, *Wisconsin Department of Natural Resources, 875 S 4th Street, Park Falls, WI 54552, USA*

The Journal of Wildlife Management, vol. 72 (1): 89-98

DOI: 10.2193/2006-305

Résumé

Les gestionnaires des populations de loups (*Canis lupus*) en voie de rétablissement, ont besoin de connaissances sur les impacts potentiels causés par la perte d'individus reproducteurs territoriaux, lors de l'élaboration de plans visant à équilibrer les objectifs de population et les préoccupations humaines. Bien que les écologistes aient étudié les loups de manière extensive, nous manquons de compréhension de ce phénomène, car les documents publiés sont rares. Par conséquent, nous avons regroupé des données ($n=134$ cas) sur 148 loups territoriaux reproducteurs (75 M et 73 F) à partir de nos recherches et de données publiées pour évaluer les impacts de la perte des reproducteurs sur la survie des loups, la reproduction, et les groupes sociaux territoriaux. Dans 58 cas sur 71 (84%), ≥ 1 louveteaux ont survécu et le nombre ou le sexe des autres reproducteurs (y compris les reproducteurs multiples) n'influence pas la survie des petits. Les louveteaux ont survécu plus fréquemment dans des groupes de 6 loups (90%) que dans des groupes plus petits (68%). La présence d'auxiliaires non reproducteurs a bénéficié à la survie des louveteaux, ils ont survécu dans 92% des cas où des auxiliaires étaient présents et 64% dans les cas où ils ne l'étaient pas. L'analyse de régression logistique a indiqué que le nombre de loups de taille adulte restant après la perte du reproducteur, ainsi que l'âge des petits, ont eu la plus grande influence sur la survie des petits. Les loups territoriaux se reproduisaient la saison suivante dans 47% des cas, et une plus grande proportion se reproduisait là où un seul reproducteur devait être remplacé (56%) par rapport aux cas où les deux reproducteurs devaient être remplacés (9%). La taille du groupe était plus importante pour les loups qui se reproduisaient la saison suivante, que ceux qui ne se reproduisaient pas. Les populations importantes en cours de recolonisation (>75 loups) et saturés ont connu des périodes semblables de remplacement de reproducteurs et de reproduction, qui était environ la moitié de celle des petites populations en voie de recolonisation (≤ 75 loups). Nous avons trouvé des relations inverses entre la taille de la population en cours de recolonisation et le temps de remplacement du reproducteur ($r = -0,37$) et le délai de la prochaine reproduction ($r = -0,36$). Le temps de remplacement du reproducteur est fortement corrélé avec le temps de la prochaine reproduction ($r = 0,97$). Les groupes sociaux ont été dissous et ont abandonné leurs territoires suite à la perte de reproducteur dans 38% des cas. Lorsque les groupes ont été dissous, les loups ont rétabli leurs territoires dans 53% des cas, et les loups voisins

ont usurpé les territoires dans 21% des cas. Moins de groupes se sont dissous lorsque les reproducteurs sont restés (26%) par rapport aux cas où les reproducteurs étaient absents (85%). Pour minimiser les impacts négatifs, nous recommandons que les gestionnaires limitent le contrôle légal à des individus solitaires ou à des couples territoriaux lorsque cela est possible, car la suppression sélective des membres de la meute peut être difficile. Quand les meutes reproductrices doivent être gérées, nous recommandons que les gestionnaires enlèvent seulement les loups, lorsque les louveteaux sont âgés de ≥ 6 mois et que les meutes contiennent ≥ 6 membres (incluant ≥ 3 loups de taille adulte). Idéalement, ces meutes devraient être proches des meutes voisines et se produire dans des populations recolonisantes plus grandes (≥ 75 loups).

INTRODUCTION

Les changements dans les attitudes humaines et les politiques gouvernementales ont permis au loup (*Canis lupus*) d'être restauré dans certaines parties de son ancienne aire de répartition en Amérique du Nord et en Europe (Mech 1995a, Boitani 2003, Musiani et Paquet 2004). Un dilemme pour les biologistes responsables de la gestion des populations de loups en voie de recolonisation, est le besoin d'équilibrer la viabilité de la population à long terme avec la nécessité immédiate de limiter les conflits entre les hommes et les loups (Mech 1995a, Chapron et al. 2003). Des études récentes indiquent que l'implication locale dans la gestion du loup, y compris les chasses publiques, peut aider à réduire les conflits et peut-être augmenter l'acceptation locale des loups (Andersen et al., 2003, Ericsson et al., 2004). La suppression de loups territoriaux qui causent des conflits avec les populations humaines locales par la déprédation sur le bétail ou d'autres comportements indésirables, peut parfois être une mesure nécessaire pour la gestion des populations de loups en voie de recolonisation (Mech 1995a, 2001; Fritts et al. 2003; Bangs et al. 2004, 2005). Dans ce contexte, il est important que les gestionnaires comprennent les effets des pertes des individus reproducteurs sur les groupes sociaux par rapport aux objectifs et des stratégies pour la récupération de la population et à la viabilité à long terme, ainsi que des considérations éthiques et de bien-être animal.

Nous manquons de compréhension des effets de la perte de loups reproducteurs, parce que les documents publiés sont rares et en grande partie anecdotique (par exemple, Mech et Boitani 2003). Ainsi, notre objectif était d'évaluer les effets de la perte de loups territoriaux en mettant en commun les données disponibles. **Nous avons émis l'hypothèse que la perte de reproducteur aurait un impact négatif sur la survie des louveteaux et la reproduction dans les territoires, ainsi que sur l'intégrité et la territorialité de la meute.** Dans ce contexte, nous avons examiné comment la composition et la taille du groupe, le moment de la perte, la taille et le type de population (en voie de recolonisation ou saturée) influenceront les résultats.

ZONE D'ÉTUDE

Nous avons compilé les données de nos études de terrain et des cas collectés dans la littérature (Mech 1977a, b, Fritts et Mech 1981; Peterson et al. 1984; Ream et al. 1991; Boyd et Jimenez 1994; Meier et al. 1995; Jozwiak 1997; Mech et al. 1998; Tableau 1). Pour nos données de terrain, nous nous référons aux descriptions précédemment publiées de nos zones d'étude en Alaska (Kenai: Petersen et al., 1984; Denali:

Meier et al. 1995, Mech et al. 1998), dans le nord des Rocheuses aux États-Unis (US Fish and Wildlife Service 1994, Bangs et al. 1998, Oakleaf et al. 2006), Wisconsin, États-Unis (Wydeven et al., 1995, Kohn et al., 2000), en Grèce (Migkli et al., 2005, Iliopoulos et al., 2006) et en Scandinavie (Wabakken et al., 2001, Liberg et al., 2008).

Table 1. Cases ($n = 134$) of lost breeding wolves ($n = 148$) by study area and sex in Europe and North America, 1970–2003.

Location	No. breeders lost		No. cases
	F	M	
AK, USA			
Denali National Park	19	14	27
Kenai Peninsula	7	2	9
Rocky Mountains, USA			
Yellowstone National Park	13	11	23
Northwestern MT	7	12	16
ID	4	6	6
Great Lakes, USA			
WI	15	11	26
Northeastern MN	1	1	2
Northwestern MN		3	3
Europe			
Scandinavia (Norway and Sweden)	7	14	21
Greece		1	1

RÉSULTATS

Nous avons enregistré 134 cas impliquant la perte de 148 loups reproducteurs (75 M et 73 F, tableau 1). La plupart des loups reproducteurs (56,8%) ont été tués par des humains (Tableau 2), ainsi les causes naturelles expliquent de nombreuses pertes (31,1%).

Effets sur la survie des louveteaux

Les louveteaux étaient présents après la perte du reproducteur dans 84 cas et >1 louveteaux ont survécu dans 58 des 71 cas (84,5%) (Tableau 3). La survie des louveteaux n'a pas différé entre les cas où le reproducteur d'un sexe est resté seul, dès cas où les 2 reproducteurs avaient disparu (test exact de Fisher's : $P = 0,60$, $n = 71$). Pour les données combinées, nous n'avons trouvé aucune différence dans la survie des louveteaux suivant le sexe du reproducteur survivant (Test exact de Fisher's : $P = 0,19$, $n = 61$; Tableau 3).

L'âge moyen des louveteaux était de 5,49 mois (écart-type: 2,97, $n = 67$) au moment de la perte d'un des parents. Dans l'échantillon combiné, nous avons trouvé des similitudes dans la survie des louveteaux entre les catégories d'âges de 3 à 4 mois ($G=1,75$, $df=3$, $P=0,62$, $n=67$). Dans la catégorie d'âge de 3 mois, la survie des louveteaux ne différait pas entre les femelles survivantes ($G=6.53$, $df=3$, $P=0,09$, $n=31$), et les

mâles solitaires ($G=2,72$, $df=3$, $P=0,44$, $n=26$), ou encore lorsque le couple reproducteur était absent ($G=2,83$, $df=2$, $P=0,24$, $n=7$). Dans la catégorie d'âge des jeunes de 3 mois, nous n'avons trouvé aucune différence dans la survie des louveteaux entre les sexes du reproducteur restant pour les petits âgés de 0 à 2 mois (test exact Fisher : $P=1,00$, $n=11$), 3 à 5 mois (Test exact de Fisher: $P=0,62$, $n=20$), 6-8 mois (test exact de Fisher: $P=0,38$, $n=16$), ou 9 à 11 mois (test exact de Fisher: $P=0,13$, $n=10$; Tableau 3).

Les louveteaux <6 mois et plus âgés (≥ 6 mois) ont survécu de manière égale lorsque nous avons examiné tous les cas (Test exact de Fisher : $P=0,54$, $n=67$). De même, la survie des louveteaux ne diffère pas entre les louveteaux plus jeunes et plus âgés lorsque les reproducteurs sont restés seuls (Test exact de Fisher: $P=0,20$, $n=57$) ou lorsque le couple reproducteur était absent (Test exact de Fisher: $P=1,00$, $n=7$). Les louveteaux plus jeunes et plus vieux ont survécu de manière égale lorsque les mâles sont restés seuls (test exact de Fisher: $P=1,00$, $n=26$), alors que la survie des petits plus âgés (100,0%, $n=16$) différait de la survie des petits plus jeunes (73,3%, $n=15$) lorsque les reproductrices sont restées seules (Test exact de Fisher: $P=0,43$, $n=31$). Le sexe du reproducteur restant seul n'a pas influencé la survie des petits plus jeunes (Test exact de Fisher: $P=1,00$, $n=31$). Cependant, la survie des petits plus âgés différait entre les femelles solitaires (100,0%, $n=16$) par rapport aux reproducteurs mâles (70,0%, $n=10$; test exact de Fisher: $P=0,046$, tableau 3).

Pour les cas où des louveteaux plus âgés (>6 mois) ont survécu, la **taille de groupe** ne différait pas entre les cas où les femelles ($x=6,50$, $SD=2,56$, $n=16$) et les mâles ($x=6,14$, $SD=4,06$, $n=7$) étaient les reproducteurs restants (Mann-Whitney: $U=42,50$, $Z=0,92$, $P=0,36$). Cependant, les tailles de groupe pour que les louveteaux plus âgés survivent ($x=6,39$, $SD=2,99$, $n=23$) étaient plus élevées que les tailles de groupe où les louveteaux plus âgés n'ont pas survécu ($x=3,00$, $SD=1,00$, $n=3$; Mann-Whitney: $U=5,50$, $Z= -2,36$, $P=0,01$; Tableau 3).

Table 2. Causes of lost of breeding wolves ($n = 148$) in Europe and North America, 1970–2003.

Cause of loss	<i>n</i>
Anthropogenic mortality	
Capture-related	5
Euthenasia	2
Illegal kill (including probable)	34
Legal kill	9
Lethal control	20
Translocation	5
Vehicle collision	9
Natural mortality	
Accident	8
Disease or malady	10
Intraspecific strife	24
Other	4
Unknown mortality	17
Dispersal	1

La survie des petits varie généralement avec la taille du groupe au moment où les reproducteurs ont été perdus ($G=4,89$, $df=2$, $P=0,006$, $n=69$). La survie des louveteaux était plus grande chez les groupes de >6 loups (90,0%, $n=40$) par

rapport aux groupes ayant moins de loups (68,9%, $n=29$; $G=18,02$, $df=6$, $P=0,02$). La survie des louveteaux a également varié avec la taille de la portée ($G=20,11$, $df=6$, $P=0,003$, $n=68$), elle était plus élevée dans les portées avec >1 louveteau (85,2%, $n=61$) par rapport aux portées avec un seul louveteau (42,9%, $n=7$; $P=0,01$, $n=68$). En outre, la survie des petits était également moins élevée avec des portées de 1 ou 2 petits (66,7%, $n=21$) par rapport aux portées plus grandes (87,2%, $n=47$, test exact de Fisher, $P=0,04$ unilatéral, $n=68$; Tableau 4). La taille moyenne des portées avant la perte du reproducteur était plus grande pour les portées survivantes contre les portées où les louveteaux n'ont pas survécu ($P=0,03$). **La taille des portées a généralement diminué après la perte des reproducteurs** ($P<0,001$, tableau 5).

Le nombre de petits survivants est corrélés avec le nombre de loups adultes survivants dans le groupe (corrélation de Pearson: $r=0,41$, $p=0,001$, $n=67$). **Les auxiliaires non-reproducteurs ont bénéficié à la survie des louveteaux** ($\chi^2=7,59$, $df=1$, $P=0,003$), avec des louveteaux survivant dans **91,9% des cas où les auxiliaires étaient présent** ($n=37$) et 64,3% des cas où les auxiliaires étaient absent ($n=28$). Le nombre de loups adultes était plus élevé dans les groupes où les petits ont survécu à la fois avant ($P=0,002$) et après ($P=0,001$) la perte d'un reproducteur. En général, la taille des groupes a naturellement diminué suite à la mortalité et la dispersion après la perte du reproducteur ($P<0,001$; Tableau 5).

Le facteur le plus important influençant la survie des louveteaux était le nombre de loups de taille adulte restant dans la meute au moment où les reproducteurs ont été perdus (régression logistique: test du rapport de vraisemblance logarithmique: $G=20,11$, $df=1$, $P<0,001$, $n=66$). L'ajout du terme pour l'âge du nouveau-né (régression logistique: test du rapport de vraisemblance logarithmique partielle, $G=5,30$, $df=1$, $P=0,02$, $n=66$) a amélioré le pouvoir explicatif du modèle.

Effets sur la reproduction future

Les loups se sont reproduits dans les territoires la saison suivante après la perte de reproducteur dans 46,8% des cas ($n=111$). Les reproducteurs étaient plus susceptibles d'être remplacés dans les 12 mois suivant, lorsque l'un des adultes reproducteur d'un des deux sexe est resté (60,7%) que lorsque les couples reproducteurs avaient disparu (27,3%; $\chi^2=7,92$, $df=1$, $P=0,002$, $n=111$). **Par conséquent, la capacité des loups à se reproduire la saison après la perte d'un partenaire était plus élevée dans les cas où un seul partenaire a dû être remplacé (56,2%) par rapport aux cas où les deux partenaires ont dû être remplacés** (9,1%; $\chi^2=15,71$, $df=1$, $P<0,001$, $n=111$). Les reproducteurs ont pour la plupart persisté au moment de la naissance des louveteaux (96,2%), bien que 2 mâles (3,8%) soient décédés avant la naissance de la portée ($n=52$). Le sexe des reproducteurs restants seuls n'a pas influencé la capacité des loups pour se reproduire la saison après la perte du partenaire ($\chi^2=0,00$, $df=1$, $P=0,98$, $n=86$; Tableau 6). La taille du groupe après la perte du reproducteur était plus grande pour les loups qui se sont reproduit la saison suivante ($x=6,46$, $SD=5,24$) que pour les loups qui ne se sont

pas reproduit ($x=3,16$, $SD=2,95$; Mann-Whitney: $U=797,50$, $Z=3,97$, $n_1=52$, $n_2=55$, $P<0,001$).

Pour les données combinées, nous avons constaté que l'intervalle de temps n'a pas influencé la fréquence de reproduction la saison suivante ($x^2=3,34$, $df=3$, $P=0,34$, $n=111$), pour les cas où les mâles ($G=0,58$, $df=3$, $P=0,90$, $n=42$) ou femelles restantes ($G=1,80$, $df=3$, $P=0,61$, $n=44$). La fréquence de reproduction la saison suivante n'a pas différé selon le sexe du reproducteur restant seul, lorsque le temps restant avant la saison de reproduction était de 1 à 3 mois (Test exact de Fisher: $P=0,62$, $n=18$), 4 à 6 mois ($x^2=0,04$, $df=1$, $P=0,85$, $n=25$), 7-9 mois (exact de Fisher test: $P=0,65$, $n=20$), ou 10 à 12 mois (test exact de Fisher: $P=1,00$, $n=23$). De même, **la fréquence de reproduction** ne différait pas entre les cas où un seul reproducteur devait être remplacé par rapport aux situations où les deux ont dû être remplacés, aussi bien dans des intervalles de temps de 4-6 mois (test exact de Fisher: $P=0,60$, $n=30$), 7-9 mois (test exact de Fisher: $P=0,08$, $n=24$), ou 10-12 mois (test exact de Fisher: $P=0,17$, $n=29$). Cependant, quand la prochaine saison de reproduction était ≤ 3 mois, la fréquence de reproduction différait entre les cas où un reproducteur a dû être remplacé (58,3%, $n=24$) par rapport aux cas où les deux reproducteurs ont dû être remplacés (20,0%, $n=5$; Test exact de Fisher: $P=0,01$, $n=28$; Tableau 6).

Nous avons trouvé que le délai moyen de remplacement des reproducteurs variait entre les petites populations (≤ 75 loups) recolonisantes (19,1 mois) et les populations plus grandes (>75 loups) (9,3 mois; Mann-Whitney: $U=318,00$, $Z=-3,05$, $n_1=34$, $n_2=33$, $P=0,002$); de même, les temps moyens de la prochaine reproduction diffèrent entre les petites (22,6 mois) et les plus grandes (12,1 mois) populations en voie de recolonisation (Mann-Whitney: $U=258,50$, $Z=-3,26$, $n_1=33$, $n_2=30$, $P=0,001$). Entre les populations saturées et les petites en voie de recolonisation, nous avons aussi trouvé des différences similaires dans les temps de remplacement de l'individu reproducteur (Mann-Whitney: $U=313,50$, $Z=-2,81$, $n_1=34$, $n_2=31$, $P=0,005$) et la reproduction suivante (Mann-Whitney: $U=333,50$, $Z=-2,05$, $n_1=33$, $n_2=29$, $P=0,04$). Cependant, nous n'avons trouvé aucune différence entre les grandes populations recolonisantes et celles saturées pour le remplacement des reproducteurs (Mann-Whitney: $U=504,50$, $Z=-0,10$, $n_1=33$, $n_2=31$, $P=0,92$) ou la reproduction suivante (Mann-Whitney: $U=377,00$, $Z=-0,88$, $n_1=30$, $n_2=29$, $P=0,38$; Tableau 7). Nous avons trouvé des relations inverses entre la taille de la population en voie de recolonisation et les délais de remplacement des reproducteurs (Corrélation de Pearson : $r=-0,37$, $P=0,002$, $n=67$) et la reproduction suivante (corrélation de Pearson: $r=-0,36$, $p=0,004$, $n=63$; Fig. 1). Le moment de remplacement du reproducteur est fortement corrélé avec le moment de la prochaine reproduction (corrélation de Pearson: $r=0,97$, $P<0,001$).

Impacts sur les groupes et les territoires

Dans 47 des 123 cas (38,2%), les groupes se sont dissous et ont abandonnés leurs territoires après la perte du reproducteur (tableau 8). Des groupes dissous, les loups territoriaux se sont rétablis dans 25 cas (53,2%) et dans 10 autres cas (21,3%) ils ont usurpés des territoires vacants. La

proportion de groupes dissous ne diffère pas entre les sexes pour les reproducteurs restants ($x^2=2,67$, $df=1$, $P=0,10$, $n=94$). Cependant, la proportion de groupes dissous différait ($x^2=30,01$, $df=1$, $P<0,001$) dans les cas où les reproducteurs sont restés (25,8%, $n=97$) par rapport aux cas où les reproducteurs avaient disparu (84,6%, $n=26$). La taille du groupe a influencé la fréquence de dissolution du groupe ($x^2=37,77$, $df=5$, $P<0,001$, $n=115$; tableau 8). La taille du groupe après la perte du reproducteur était plus petite lors de la dissolution du groupe ($x=2,36$, $SD=3,18$) par rapport aux cas où le groupe ne s'est pas dissous ($x=5,75$, $SD=4,74$; Mann-Whitney: $U=660,00$, $Z=-5,10$, $n_1=42$, $n_2=73$, $P<0,001$).

Quand nous avons exclu les cas où les loups des territoires voisins ont usurpés le territoire après la perte des reproducteurs, **les loups se sont rétablis dans les territoires après un temps moyen de 2,72 années** ($SD=1,88$, $n=25$). Après la perte des reproducteurs, la taille de groupe différait entre les groupes qui se sont reproduit ou divisés ($x=9,43$, $SD=5,74$, $n=7$) de ceux qui ne se sont pas reproduit ou divisé ($x=5,36$, $SD=4,50$, $n=66$; Mann-Whitney: $U=114,500$, $Z=-2,20$, $n_1=7$, $n_2=66$, $P=0,03$).

DISCUSSION

Nous avons tenté de quantifier et de tester les effets hypothétiques de la perte d'adultes reproducteurs sur la survie des petits, la reproduction, les groupes sociaux et les territoires à partir de données recueillies dans diverses périodes et conditions environnementales, dans des localités géographiques largement réparties. En outre, la résolution et la couverture des données varient d'une étude à l'autre, ce qui a également imposé des limites à nos analyses et conclusions. Malgré ces inconvénients, nos résultats nous ont donné un aperçu important dans les réponses des loups territoriaux à la perte des reproducteurs, ce qui peut être utile pour les gestionnaires qui doivent considérer l'enlèvement de loup comme un outil de gestion dans les populations en voie de recolonisation.

Survie des louveteaux

Les avantages évolutifs associés à l'organisation sociale du loup (Mech 1970, Mech et Boitani 2003, Packard 2003), la fécondité (Mech 1970, Fuller et al., 2003, Packard 2003), la précocité juvénile et la rusticité (Mech 1970, 1993; Packard et al. 1992; Packard 2003), et la sélection des jeunes (Schmidt et Mech 1997, Mech et al., 1999) peuvent expliquer pourquoi les louveteaux ont souvent survécu à des événements de perte de reproducteurs, même à partir d'un jeune âge. Dans la plupart des cas, >1 louveteau a survécu à la perte des parents, même si la taille des portées a diminué par la suite. Les facteurs concernant le nombre de loups adultes, ainsi que l'âge des petits, semble influencer la capacité des petits à survivre à la perte de leurs parents. Les différences de survie des louveteaux entre les sexes des parents restants, semblent être liés à des différences de taille du groupe.

Nous avons constaté que le nombre de loups adultes (y compris les reproducteurs restants) et la présence d'auxiliaires -helpers- (les non-reproducteurs) ont influencé positivement la survie des petits. Les auxiliaires, ont aidé à fournir de la nourriture

riture et des soins aux louveteaux grâce à l'altruisme (Harrington et al., 1983, Mech 1995b, Mech et al. 1999, Packard 2003). L'influence positive des auxiliaires a été illustré dans le « pack » Delta au Yellowstone où 7 petits ont été élevés par 6 loups adultes et d'un an après la mort de la mère, quelques semaines après la naissance des louveteaux (Smith et al., 2001). Ballard et Stephenson (1982) ont trouvé que la survie des louveteaux était inférieure dans les meutes avec un seul adulte par rapport aux meutes avec 2 adultes. Les **helpers** ont montré leur utilité pour augmenter la survie de la progéniture pour d'autres groupes d'espèces, y compris les chacals à dos noir (*Canis mesomelas*; Moehlman 1979), les mangoustes (*Mungo mungo*; 2005), et les suricates (*Suricatta suricatta*; Clutton-Brock et Al. 2001).

L'âge du louveteau était seulement une composante mineure pour expliquer la survie des louveteaux à la perte d'un parent. Les juvéniles sont capables de piéger et chasser des proies plus petites et survivre à des conditions météorologiques difficiles (Messier 1985, Mech 1993). Les juvéniles se développent rapidement et sont suffisamment mobiles pour rejoindre le groupe à la chasse dès l'âge de 4 mois (Packard 2003). Nos données incluent des cas où les parents restants seuls (2 F et 1 M) ont réussi à élever leurs louveteaux à un âge précoce sans l'aide d'autres loups (Boyd et Jimenez 1994). Les plus jeunes louveteaux inclus dans notre étude qui ont survécu à la perte des deux parents avaient 5 mois; les louveteaux âgés de 5 mois ont survécu à la perte des deux parents dans 71% des cas (n=7). Ailleurs, les louveteaux ont réussi à survivre sans parents à partir de l'âge de 4 mois (Fritts et al., 1984, 1985, Packard 2003).

Il a été démontré que la disponibilité des aliments influence positivement la survie des petits, Fuller et al., (2003) et Harrington et al. (1983) ont suggéré que la disponibilité alimentaire était plus importante que la présence d'auxiliaires dans les meutes. Cependant, la capacité des packs pour tuer les proies devrait également influencer sur la capacité des louveteaux à survivre, et nos résultats ont indiqué que le nombre d'adultes dans les meutes a bénéficié de la survie des petits. Sand et al. (2006) ont suggéré que la capacité des meutes à tuer des proies peut dépendre de la présence du couple reproducteur, parce que les louveteaux ne contribuent que substantiellement à la réussite des chasses (Mech 1966, Haber 1977, Mech et Peterson 2003). De même, Funston et al. (2001) ont démontré que de grands groupes de lions femelles adultes (*Panthera leo*) ont eu plus de succès que les petits groupes de femelles avec des subadultes et de grands lionceaux, ou les deux en tuant des proies de taille moyenne. De plus, de petits groupes peuvent être en compétition dans une large mesure avec des charognards (Peterson et Ciucci 2003, Vucetich et al. 2004), qui peut, à son tour, avoir des effets sur la survie des louveteaux.

Reproduction

Nous avons trouvé que les loups ne se reproduisaient que dans 47% des cas, la saison après la perte de reproducteur. En revanche, les couples de loups produisent normalement des jeunes chaque année dans les populations prospères (Fritts et Mech 1981, Mech et Hertel 1983, Peterson et al. 1984, Mech et Boitani 2003). La perte d'un reproducteur

était plus facilement atténuée que la perte des deux, en termes de remplacement du membre reproducteur et par la suite, la capacité des loups à se reproduire l'été suivant.

L'intervalle de temps pour le remplacement des reproducteurs et la prochaine reproduction, était beaucoup plus longue pour les petites populations en voie de recolonisation par rapport au plus grande en voie aussi de recolonisation ou les populations saturés. L'intervalle de temps plus court pour les grandes populations recolonisantes et saturées peuvent être dues à la fourniture de loups disperseurs ou de floteurs non territoriaux, qui sont probablement plus nombreux dans les grandes populations et constitue probablement un facteur clé influençant le remplacement des loups reproducteurs (Fuller et al., 2003). Les reproducteurs sont généralement remplacés par des adultes non apparentés (Peterson et al., 1984, Messier 1985, Stahler et al. 2002); dans certains cas, les membres de la meute peuvent usurper la position de reproducteur (Mech et Hertel 1983, Mech 1995b). Bien que les loups évitent généralement l'accouplement incestueux, ceux-ci peuvent arriver (Peterson et al., 1984, Mech 1995b, Smith et al., 1997, Mech et Boitani 2003). En Scandinavie, la reproduction incestueuse a eu lieu lorsque les meutes ont été isolées et que la population était très petite (Wabakken et al., 2001, Vila` et al. 2002, Liberg et al. 2005).

Nous avons vu que la taille de la population influence le remplacement des reproducteurs et la reproduction ultérieure dans les territoires. C'est probablement que la proximité d'autres territoires de loups, avec le nombre de loups disperseurs solitaires, influera sur la fréquence à laquelle les reproducteurs perdus seront remplacés. Fuller et Al. (2003) ont indiqué que les meutes isolées avaient généralement plus de chance de persister que celles proche d'autres meutes. En Alaska, aux États-Unis et au Canada, les populations locales de loups ont été éliminé grâce à des mesures de contrôle intensif et ont rebondi dans les 2-4 ans à travers l'immigration de loups reproducteurs de régions avoisinantes (Gasaway et al. 1983; Ballard et al. 1987; Potvin et al. 1992a, b; Hayes et Harestad 2000). En revanche, la population de loup scandinave était relativement isolée de la plus grande source de population en Finlande et en Russie (Wabakken et al., 2001, Vila` et al. 2002, Flagstad et al. 2003, Liberg et al. 2005, Linnell et al. 2005), et au cours de la première phase de rétablissement, les disperseurs s'installent parfois sur des territoires situés à de longues distances grâce à une dispersion de pré-saturation (Wabakken et al. 2001). Les loups ont affiché des modèles de dispersion similaires pour les nouvelles populations au Montana (Boyd et al., 1995) et le Wisconsin (Wydeven et al., 1995). Dans de telles situations, il peut prendre des années pour que des adultes solitaires trouvent de nouveaux compagnons.

Groupes et territoires

Retirer les membres reproducteurs peut perturber les meutes et forcer les loups restants à disperser ou subdiviser les territoires existants avec un effet d'augmentation des densités de loups localement (Ballard et Stephenson 1982). Dans notre étude, les loups sont restés dans les territoires après la perte des membres reproducteurs dans 62% des cas.

De ces territoires dissous, les loups se sont rétablis plus tard dans 74% des cas, soit par recolonisation ou par l'invasion de loups territoriaux voisins. Nous avons trouvé que la reproduction ou le fractionnement se sont produits dans des meutes plus grandes, ce qui était similaire aux résultats rapportés précédemment (Hayes et al., 2000, Mech et Boitani

2003). Mech et Boitani (2003) ont spéculé que les meutes se divisent lorsque 2 couples reproducteurs apparentés sont présents dans le même groupe. La division des loups apparentés en de nouveaux territoires assure la division des ressources, de telle sorte que la concurrence entre les parents est évitée (Mech 1970, Mech et Boitani 2003).

Survie des louveteaux :

91,9 % des cas, lorsque présence de helpers,

64,3 % des cas, en l'absence de helpers,

La survie des louveteaux est plus élevée chez les groupes de >6 loups (90,0%) par rapport aux groupes moins nombreux (68,9%),

Reproduction dans le territoire l'année suivante dans 46 % des cas,

Après dissolution d'une meute, les loups ont rétabli leurs territoires dans 53% des cas,

En cas de disparition d'une meute, une nouvelle meute réapparaît dans les 2,72 ans,

Retirer les membres reproducteurs peut forcer les loups restants à **disperser** ou **subdiviser** les territoires existants avec un effet d'augmentation des densités de loups localement.