

## Caractéristiques de dispersion des loups dans une population en voie de colonisation dans le centre des Montagnes Rocheuses

### CHARACTERISTICS OF DISPERSAL IN A COLONIZING WOLF POPULATION IN THE CENTRAL ROCKY MOUNTAINS

DIANE K. BOYD,<sup>1,2</sup> Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA  
DANIEL H. PLETSCHER, Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA

#### Résumé

Les loups gris (*Canis lupus*) ont été exterminés du Montana dans les années 30 et des Rocheuses Canadiennes adjacentes dans les années 50, mais ils ont recolonisé ces territoires durant les années 80. Nous avons étudié la recolonisation des loups dans le Parc National des Glaciers (GNP) proche du Montana, de 1979 à 1997. Au cours de cette période, 31 des 58 loups marqués ont quitté leur meute (se sont dispersés). La plupart des loups (57 %) n'ont pas fait d'incursions exploratoires 3 mois avant leur séparation définitive de leur meute natale. Les loups ont habituellement quitté leur territoire de naissance de façon brutale (médiane = 4 jours ; mode = 1 jour) après séparation du groupe. La distance moyenne de dispersion n'était pas différente ( $P > 0,05$ ) entre les mâles (113 kilomètres) et les femelles (78 kilomètres) à l'exclusion d'une dispersion exceptionnellement longue de 840 kilomètres faite par une femelle âgée d'un an. Les loups ont eu tendance à se diriger vers le Nord dans des secteurs avec une densité de loups plus élevée. Les mois de Janvier-Février et Mai-Juin étaient les mois de dispersion les plus importants. L'âge moyen de dispersion ( $M = 28,7$  mois ;  $F = 38,4$  mois) n'a pas été corrélé avec la taille maximale de la meute. Vingt pour cent des animaux disperseurs étaient âgés  $\geq 57$  mois lors de leur départ. Le rapport des sexes des animaux disperseurs et des loups capturés (les deux 71 % F) ont différé de la parité ( $P = 0,002$ ). Le taux annuel de survie ( $x \pm SE$ ) pour les animaux disperseurs et les loups fidèles à leur site de naissance (philopatriques) n'a pas différé (les disperseurs =  $0,76 \pm 0,10$  ; les philopatriques =  $0,77 \pm 0,14$ ). Les loups tués par les humains sont morts plus près des routes ( $x = 0,13$  kilomètre) que ceux qui sont morts pour d'autres causes ( $x = 0,85$  kilomètre). Quarante-vingts pour cent ( $n = 30$ ) des mortalités sont d'origine humaine, touchant proportionnellement plus d'animaux disperseurs (90 %) que philopatriques (60 %). Les loups se dispersant ont produit plus de portées que les philopatriques. Les effets de la gestion des terrains de montagne sur le rétablissement des loups sont discutés.

#### INTRODUCTION

Les loups gris ont été exterminés de l'Ouest des États-Unis dans les années 30 (Young et Goldman 1944, U.S. Fish and Wildlife Service, 1987). Les populations de loups ont été sévèrement réduites dans les montagnes rocheuses canadiennes du Sud-Est de la Colombie britannique et du Sud-Ouest de l'Alberta au cours des années 30 et par la suite dans les années 50 (Gunson 1983, Tompa 1983). Une population viable de loups a cessé d'exister entre le parc national de Jasper (Alberta), et le GNP (Montana), à la fin des années 50 (Day 1981, Ream et Mattson 1982, Boyd et al. 1995). Durant les années 70, les loups ont commencé à recoloniser ces régions du Canada et du Nord-Ouest du Montana (ci-après, Ream et al. 1991, Hayes et Gunson 1995, Boyd-Heger 1997).

La réussite de cette recolonisation a pour origine des animaux en dispersion provenant d'une population source, située plus au Nord dans le Parc National de Banff (BNP) en Alberta (Boyd et al. 1995 ; P. Groupe, université de Calgary, communication personnelle), éloignée d'approximativement de 300 kilomètres.

Le loup est une espèce fortement mobile avec des cas d'individu se dispersant de temps en temps sur des distances excédant 600 km de longueur (Van Camp et Gluckie 1979, Fritte 1983, Ballard et al. 1987). Les rapports qui mentionnent de longs déplacements deviennent plus communs, car aujourd'hui plus de loups sont suivis et la technologie liée à la télémétrie s'est améliorée. Les loups ont une variation génétique substantielle à travers l'Amérique du Nord, mais relativement faible parmi les populations locales (Kennedy et al. 1991, Wayne et al. 1992, Roy et al. 1994 ; Forbes et Boyd 1996, 1997), ce qui met en évidence de façon supplémentaire, un brassage génétique résultant d'animaux se dispersant fréquemment sur de longues distances.

Ce phénomène de dispersion est une réponse à une variété de facteurs qui comprennent : la concurrence pour la nourriture, les occasions d'accouplements, les ruptures environnementales, les agressions sociales, et la disponibilité d'habitats (Greenwood 1980, Waser 1985). Chez les animaux sociaux comme les loups, la dispersion est un mécanisme important pour la régulation des populations (Lidicker 1975), les échanges génétiques (Forbes et Boyd 1996, Smith et al 1997), l'organisation sociale (Hamilton 1964, Greenwood 1980, Zimen 1982), et la colonisation de nouveaux territoires (Fritte et Mech 1981, Gese et Mech 1991, Boyd et al. 1995). Le potentiel bénéfique de la dispersion comporte un plus grand succès de reproduction, une probabilité de diminution de l'endogamie, une diminution de la concurrence intraspécifique pour les ressources, et l'expansion des territoires (Boucliers 1987). En revanche, choisir de quitter le territoire natal a des contre-parties comme une mortalité plus importante par une fréquentation d'habitats peu familiers, une dépression hybride (*outbreeding depression*), et des demandes énergétiques plus importantes lors de ces déplacements (Boucliers 1987).

Dix articles ont été édités au sujet de la dispersion des loups (Fritte et Mech 1981, Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Mech 1987, Fuller 1989, Gese et Mech 1991, Boyd et al. 1995, Wydeven et al. 1995, Ballard et al. 1997, Mech et al. 1998). En plus, 5 notes ont été publiées au sujet de cas peu communs de dispersion de loup (Van Camp et Gluckie 1979, Ballard et al. 1983, Fritte 1983, Van Ballenberghe 1983, Mech et al. 1995). Cependant, peu d'informations ont été publiées sur le rôle de la dispersion dans la recolonisation de territoires (Fritte et Mech 1981), en particulier dans les montagnes Rocheuses. Nos objectifs étaient d'examiner les modèles et les résultats des cas de dispersions, et le rôle de la dispersion dans le rétablissement des populations de loups dans les Rocheuses centrales de 1979 à 1997.

## Zone d'étude

Le secteur d'étude du parc national des Glaciers (GNP) (approximativement 10.000 km<sup>2</sup>) a inclus le GNP et les terres adjacentes situées à moins de 50 kilomètres de GNP, y compris le Sud-Est de la Colombie britannique, le Sud-Ouest de l'Alberta, et le Nord-Ouest du Montana (ci-après, GNP ; Fig. 1). La région de GNP est caractérisée par de longs et étroits fonds de vallée entourés par des montagnes escarpées avec des altitudes qui s'étendent de 1020 à 3600 mètres. Des forêts denses de conifères dominent la région de GNP, avec des prairies moins communes (Koterba et Habeck 1971). L'activité humaine est concentrée la plupart du temps l'été. Le secteur d'étude s'est étendu du Sud de la Colombie britannique au Nord de Missoula, au Montana, et le long des montagnes rocheuses à l'Ouest de l'Idaho (fig. 2). Le secteur d'étude a concerné les parties de 2 pays, de 2 provinces, de 2 états, et de nombreuses juridictions dans chacun de ces derniers (Pletscher et al. 1991), ayant pour résultat une mosaïque de classifications de gestion de territoires.

## METHODE

### Captures

Pour les captures, nous avons utilisé des pièges à lacets à pattes modifiés du numéro 4 de New-house. Nous avons administré des sédatifs aux animaux capturés comme décrits par Mech (1974) et Ream et al. (1991). Les louveteaux < 20 kilogrammes étaient marqués avec une étiquette à l'oreille seulement ; les loups ≥ 20 kilogrammes étaient équipés d'un collier émetteur et d'une étiquette à l'oreille. Bien  
Boyd & Plecher 1999 trad robot & RP-2004 & 10/01/2020

que l'estimation de l'âge des loups soit difficile (Ballard et al. 1995, Landon et al. 1998), nous avons estimé l'âge des animaux, en examinant l'irruption dents et les modèles d'usure dentaires. Nous pensons que cette méthode d'évaluation est suffisamment précise, en raison de la fréquence avec laquelle les animaux ont été capturés et surveillés. Beaucoup de loups ont été capturés à plusieurs reprises sur plusieurs années, permettant aux observateurs d'évaluer les modèles d'usures dentaires basés sur des animaux d'âge connus, pour une comparaison postérieure avec ceux d'âge inconnu. En plus, beaucoup de loups dans cette population avaient des modèles distinctifs de couleur de pelage qui ont duré plusieurs mois ou années avant la capture, ce qui a fourni une évaluation minimum de l'âge.

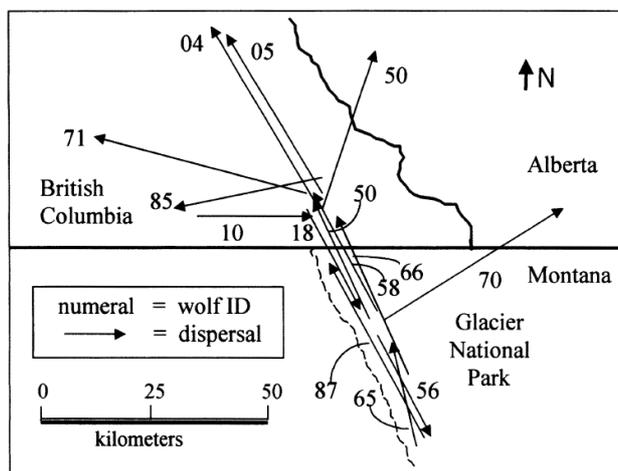


Figure. 1. La zone d'étude intensive telle que définie par les dispersions <50 km par 14 loups gris du parc national des Glaciers, 1985-97

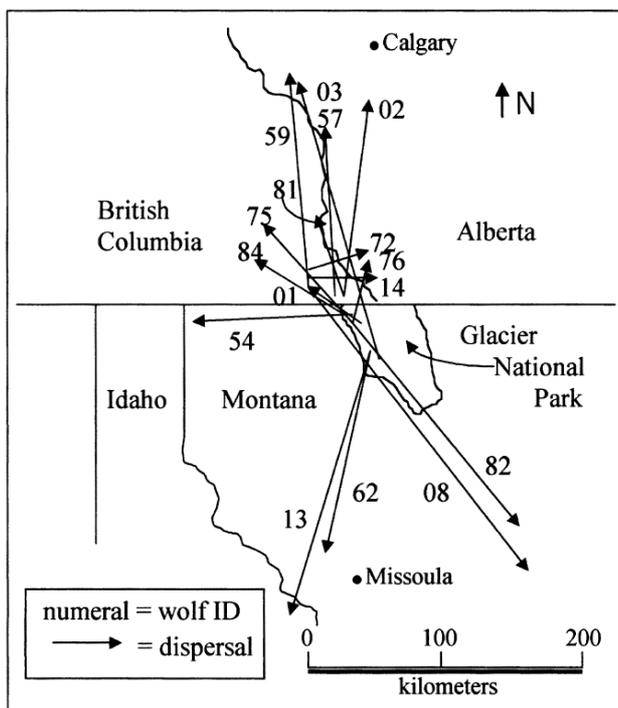


Figure. 2. La zone d'étude approfondie telle que définie par les dispersions > 50 km par 16 loups gris du parc national des Glaciers, 1985-97

### Radio-télémetrie et dispersion

Les loups suivis par radio-télémetrie ont été localisés approximativement 3 fois par semaine depuis la terre ferme et une fois par semaine depuis un avion. Les cas d'immigration et d'émigration ont souvent été détectés pendant des observations aériennes pour 2 raisons : (1) les loups des rocheuses changent considérablement de couleur, variant du noir au blanc, ce qui facilite l'identification des individus ; et Boyd & Plecher 1999 trad robot & RP-2004 & 10/01/2020 3

(2) la dynamique de population de quelques meutes seulement a été intensivement surveillée pendant la période de recolonisation, augmentant ainsi la connaissance visuelle des individus. Nous avons marqué notre premier loup en 1979, mais les premiers déplacements de pré-dispersion ont été observés en 1985. La première dispersion s'est produite en 1986. Par conséquent, les données de dispersion ont été rassemblées de 1985 à 1997.

Si un loup n'était toujours pas détecté après plusieurs tentatives, un vol de recherche était conduit à moins de 300 kilomètres de GNP à une altitude de 3500-3700 mètres. Quand les loups disperseurs étaient situés en dehors de notre secteur d'étude ou étaient absents, nous donnions leurs fréquences-radio à d'autres biologistes pour les rechercher. Les loups disperseurs ont été surveillés pour déterminer leur statut au sein de leur meute, leur succès reproducteur, et leurs destins. Nous avons analysé les caractéristiques de dispersion comme la distance, la direction, la saison, l'âge de l'animal disperseur, le sexe-ratio, la séparation temporelle et spatiale du groupe, le taux annuel de survie, et la contribution reproductrice. Les données pour toutes les caractéristiques n'étaient pas disponibles pour tous les loups disperseurs, ainsi les tailles d'échantillons diffèrent pour certaines analyses.

Les loups ont été protégés et classés sur la liste des espèces en danger aux États-Unis pendant l'étude, mais ils étaient légalement prélevés en Alberta et en Colombie-Britannique. Nous avons maintenu le contact avec les riverains et les diverses agences pour augmenter les données sur la mortalité des loups disperseurs. Nous avons étudié tous les cas de mortalités concernant les animaux marqués et avons fait appel aux chasseurs canadiens pour recueillir des informations précises sur l'endroit, l'association avec d'autres loups, et la condition de reproduction des loups prélevés.

Shields (1987 : 4) a défini la **dispersion** comme un « déplacement d'un groupe ou d'un animal seul, de son emplacement ou groupe d'origine à son premier emplacement ou groupe reproducteur suivant ».

Il a subdivisé la dispersion en **dispersion natale** (déplacement d'un individu entre le lieu de naissance ou le groupe natal avec le premier emplacement ou groupe reproducteur) et la **dispersion de reproduction** (déplacement qui concernent des individus adultes qui se sont déjà reproduits). Nous avons défini le phénomène de dispersion, lorsqu'un animal a quitté de manière permanente son territoire natal. Nous avons défini une meute natale, lorsqu'un loup était un membre lors de sa capture. Les loups qui sont restés fidèle à leur site de naissance ont été dénommés *biders* (Packard et Mech 1983) (c'est-à-dire des animaux qui sont nés dans une meute et qui ne l'ont pas quitté).

Un loup peut rester dans son territoire natal, mais peut se séparer du groupe pour plusieurs jours ou des semaines avant de le quitter réellement. Nous avons compté les jours entre le dernier instant où l'animal était avec la meute et la date où il a quitté de façon permanente son territoire natal. Nous avons défini une séparation spatiale, lorsqu'un membre d'une meute était séparé des autres membres du groupe, tout en restant dans le territoire. Nous avons classé certain loup comme « **itinérants** » lorsqu'ils ont fait des déplacements **extraterritoriaux** ou lorsqu'ils ont fréquenté > 1 meute dans une saison donnée (Messier 1985). La séparation temporelle et la séparation spatiale ont été considérées comme des déplacements de pré-dispersion.

Nous avons corrélé le taux de dispersion et l'âge de dispersion avec la taille maximale du groupe (adultes + louveteaux) auquel un disperseur a appartenu à l'âge  $\leq 12$  mois avant son départ. Nous avons inclus ces disperseurs seulement lorsqu'ils étaient avec des membres d'une meute au moins 1 mois avant la dispersion. Nous avons calculé le taux de dispersion en divisant le nombre de disperseurs par année donnée par le nombre maximum de loups marqués durant la même année (Gese et Mech 1991).

Nous avons estimé le centre du territoire natal et les territoires de dispersions en se basant sur la ligne isoplèthe de 25 % de la méthode adaptative de kernel (Kie et al. 1994). Nous avons employé seulement les localisations qui étaient > 2 jours, pour avoir une indépendance entre chaque point. Nous avons utilisé le théorème pythagorien EXCEL (Microsoft 5.0) pour calculer la distance de dispersion qui sépare

le point central du territoire natal, du point central du territoire une fois installé. Huit cas de dispersion ont été déterminés à la mort de l'animal (par le retour du collier) mais par peu d'autres données de post-dispersion. Concernant ces animaux, nous avons utilisé la localisation de la mortalité comme point final de la dispersion. **Toutefois ces loups pouvaient ne pas avoir terminé leur dispersion à l'heure de leur mort.** Par conséquent, cette information peut conduire à une sous-estimation des distances réelles de dispersion.

Pour déterminer la direction de dispersion, nous avons relié le point central du territoire natal au point central du territoire d'installation (ou du point de mortalité), et nous avons mesuré l'azimut résultant. Nous avons classé les azimuts dans 2 groupes directionnels : (1) nord = 271-90° ; et (2) sud = 91-270°. Le nombre d'échantillons était trop faible pour diviser les azimuts en plus de catégories ou pour comparer des différences de direction entre les sexes.

Le mois du départ et l'âge de l'animal lors de la dispersion était estimé à une date à mi-chemin entre la date où les loups étaient localisés pour la dernière fois, dans leur territoire natal et ont été localisés la première fois de façon permanente loin de celui-ci. Deux exceptions à cette méthode d'évaluation (mois et âge lors de la dispersion) concernaient les loups 8502 et 8808, qui ont été capturés comme louveteaux et marqués à l'oreille mais pas équipé d'un collier émetteur. Le loup 8502 a été tiré un an après son marquage, ainsi nous avons estimé sa date de dispersion à mi-chemin entre 12 mois et sa mort. Nous avons employé cette évaluation de date de dispersion, parce que le plus jeune âge de dispersion rapporté était de 12 mois, ainsi nous avons présumé que 12 mois était l'âge le plus jeune pour qu'un loup puisse disperser. Le loup 8808 a été localisé la première fois, 57 mois après son marquage, ainsi nous avons omis l'âge et le mois pour les analyses de dispersion.

Nous avons estimé les taux annuels de survie des animaux disperseurs et philopatriques en utilisant le programme MICROMORT (Heisey et Fuller 1985). Nous avons supposé la première date de naissance au 15 avril, et l'âge le plus jeune possible de dispersion à 12 mois, et c'est à cet âge que les loups doivent choisir de partir ou rester dans la meute. Pour les philopatriques et les disperseurs dont la date exacte de la mortalité était inconnue, nous avons choisi la date de mort à mi-chemin entre le dernier endroit connu et le premier de la mortalité (Pletscher et al. 1997). Les dimensions de l'échantillon étaient faibles et les mortalités étaient distribuées de façon égale, ainsi nous avons mis des données en commun à travers les intervalles mensuels et annuels (Heisey et Fuller 1985).

Nous avons posé comme base le fait que les loups ne se reproduisent pas avant l'âge de 22 mois minimum (Mech 1970). Le statut reproducteur des femelles a été déterminé par la constatation d'un état de lactation lors de la capture (Mech et al 1993) ou par observation de comportements de dominance ou d'accouplements depuis l'avion pendant les vols de radio-téléométrie. Le statut reproducteur des mâles a été déterminé en fonction de la taille des testicules comparée à d'autres animaux de statut reproducteur connu capturés la même année, et par observation des comportements de dominance ou d'accouplement depuis l'avion. Si un loup avait le statut de reproducteur l'année 1, et qu'il est resté dans la même meute l'année n+2, et qu'aucun autre reproducteur du même sexe était détecté, et si les louveteaux étaient petits, nous supposons alors que ce loup était le reproducteur de l'année n+2. Pour établir le statut reproducteur, nous avons également considéré les modèles d'assistance aux tanières, mais aussi en excluant les paternités par des analyses génétiques à *posteriori* (Forbes et Boyd 1996).

Nous avons comparé la contribution reproductrice pour les individus disperseurs et philopatriques en fonction de l'âge des animaux. Un mâle ou une jeune femelle qui a eu des louveteaux a été considéré comme ayant participé à la reproduction. Chaque année, un loup qui s'est reproduit a été enregistré comme 1 événement de reproduction (1 portée) pour cet âge.

## Essais Statistiques

On a considéré tous les échantillons comme aléatoires et indépendants. Autant que possible, nous avons utilisé les essais paramétriques (t-tests) pour comparer des moyennes de population. Tous les essais statistiques ont été considérés significatifs lorsque  $P \leq 0.05$ .

## RESULTATS

### Captures

Nous avons capturé et avons marqué 58 loups (17 M, 41 F) de 1979 à 1997 dans le secteur d'étude. En plus, P. Paquet (université de Calgary, université du Montana, de Missoula, au Montana, États-Unis) a suivi par radio-télémetrie des loups supplémentaires en dehors de notre secteur d'étude, et certaines de leurs données de dispersion sont citées de façon anecdotique.

Vingt-huit (28) loups ont quitté leur territoire et 3 loups l'ont fait deux fois, se montant à 34 cas de dispersions (figs. 1, 2). Trente et un loups ont quitté de façon permanente leur territoire natal et ont été situés ultérieurement dans un secteur disjoint de leur ancien territoire. Trois loups supplémentaires (8550, 9065, 9066) ont été classés comme animaux disperseurs, bien qu'ils n'aient pas répondu aux critères défini ci-dessus. Les femelles 9065 et 8550 ont tout d'abord quitté leurs groupes nats, pour s'installer dans un nouveau territoire qui a englobé une partie de leur ancien territoire, puis elles se sont reproduites dans ce nouveau territoire. À partir de ce moment-là, elles n'ont plus jamais été vues en compagnie de ses anciens compagnons. **Par la suite le loup 9065 a fait des déplacements de pré-dispersions**, juste avant la perte de son signal radio ; ainsi, nous avons supposé qu'elle ait fait une deuxième dispersion (Mech et al. 1998). La femelle 9066 s'est dispersée de son groupe natal à l'âge de 12 mois et a rejoint un couple nouvellement formé (dont ni l'un ni l'autre n'était apparenté) pendant 2 mois. Elle a fait des déplacements de pré-dispersion quelques jours avant la perte de son signal radio, et elle n'a plus jamais été localisée. Les 9 autres loups qui ont disparu ont été exclus de l'analyse, parce que leur transmission radio a cessé et que les individus n'ont fait aucun déplacement de pré-dispersion. **Aucun des animaux disperseurs connus, n'a fait de déplacement de pré-dispersion.**

### Comportement de pré-dispersion

La plupart des loups ont quitté leurs territoires assez rapidement après la séparation de leur groupe natal (tableau 1), avec des mâles se dispersant plus rapidement que des femelles après séparation du groupe ( $U = 40.5$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 24$ ). Dix de 23 (43 %) loups qui se sont dispersés ont fait des **incursions** à partir de leur meute et ont rejoint le nouveau groupe dans les 3 mois après leur départ définitif. Les 13 loups restants ont toujours été situés avec d'autres membres du groupe, pendant les 3 mois avant la séparation permanente. **Avant la dispersion mais après la séparation du groupe, la plupart des loups sont restés éloignés de leurs anciens congénères.** Le modèle typique du comportement de pré-dispersion est le suivant : un disperseur potentiel reste avec sa meute, fait soudainement une coupure permanente, erre autour du territoire pendant quelques jours, et se disperse alors, vers un nouveau territoire.

**Tableau 1.** Sexe et nombre de jours avant la dispersion des meutes (n = 24) de la région du parc national des Glaciers, 1985-97

Number of days separated from pack	Males	Females
1	4	3
2	1	1
3	0	3
5	0	1
6	0	2
7	1	0
10	0	3
17	0	1
18	0	1
29	0	1
46	0	1
94	0	1

Il y a 6 exemples de meutes dans le secteur d'étude qui ont temporairement accepté dans leur groupe, des loups qui n'en faisaient pas partie. Ces animaux étaient des femelles âgées de 12, 18, 21, 26, 27, et 74 mois, lors de ces interactions. Les 2 loups les plus anciens étaient étrangers aux groupes qu'ils ont visités, mais les 4 loups plus jeunes ont rencontré des meutes adjacentes d'étroites parenté. Quatre de ces loups ont été observés avec > 1 groupe lors de la saison d'élevage des jeunes et ont semblé appartenir à des groupes multiples pendant un an. Nous avons constaté 2 incidents de déplacements extraterritoriaux occasionnés par des meutes entières sur les territoires des meutes voisines, au cours des mois de décembre et janvier.

**Tableau 2.** Estimations de la population de loups gris et fréquence des loups marqués âgés de  $\geq 12$  mois qui se sont dispersés à partir de la Région du parc national des glaciers, 1982-97

Year	Maximum <sup>a</sup> population	Maximum pack size	Tagged wolves <sup>b</sup>		Tagged wolves that dispersed <sup>c</sup>	
			n	%	n	%
1982	9	9	0	0	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
1983	8	8	0	0	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
1984	7	7	0	0	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
1985	14	13	2	14	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
1986	14	13	5	36	3	60
1987	27	10, 9, 8	8	30	3	38
1988	33	14, 11, 3	11	33	3	27
1989	31	11, 10, 8	12	39	2	17
1990	33	13, 11, 8	13	39	3	23
1991	31	14, 9, 7, 3	16	52	5	31
1992	43	14, 11, 10, 9	13	30	1	8
1993	54	19, 18, 10, 6	22	41	4	18
1994	36	14, 11, 11	17	47	5	29
1995	40	16, 16, 7	11	28	1	9
1996	35	19, 10, 5	10	29	2	20

### Caractéristiques de dispersion

Le taux de dispersion (tableau 2) n'était pas en relation avec la taille maximale du groupe de l'année précédente concernant le groupe de l'animal se dispersant ( $r = -0.04$ ,  $F = 0.89$ ,  $n = 19$ ), ce qui montre que la taille de groupe n'a pas influencé le taux de dispersion. Quatorze loups ont dispersé < 50 kilomètres (fig. 1), et 16 loups ont dispersé  $\geq 50$  kilomètres (fig. 2). Nous avons omis de tracer 4 des 34 cas de dispersion, parce que les 840 kilomètres de dispersion de la femelle 8551 (Ream et al. 1991) ont été considérés comme annexe ; les loups 9065 et 9066 ont fait des déplacements de pré-dispersions avant que leur émetteur tombe en panne et nous avons supposé qu'ils s'étaient dispersés dans des directions inconnues. L'emplacement où le loup n° 9167 est mort demeure inconnu, parce que son collier-émetteur a été trouvé dans le garage d'un chasseur peu coopératif.

Les distances de dispersion des mâles ( $n = 10$ ) et des femelles ( $n = 20$ ) n'étaient pas différentes ( $U = 171.5$ ,  $P = 0.47$ ,  $n = 30$ ). La distance moyenne combinée de dispersion pour les mâles et les femelles était de 96,3 kilomètres (SE = 14,5), avec une gamme de 15,6 à 254,9 kilomètres.

Les loups ont eu tendance à se diriger vers le nord ( $\chi^2_1 = 7,26$ ,  $P = 0.01$  ; Figues. 1. 2) ; 74 % ( $n = 31$ ) des dispersions étaient au Nord. Les loups ont dispersé au cours de tous les mois, avec une tendance non significative à partir en Janvier-Février et Mai-Juin (tableau 3). Les mâles ont eu une tendance non significative à disperser le premier semestre (Janvier-Juillet), tandis que les femelles ont dispersé tous les mois.

L'âge au moment de la dispersion n'était pas corrélé avec la taille maximale du groupe de l'animal disperseur, pendant les 12 mois avant sa dispersion ( $r = 0.003$ ,  $P = 1.00$ ,  $n = 28$ ). Nous n'avons trouvé aucune différence entre les mâles et les femelles pour l'âge moyen de dispersion ( $U = 138$ ,  $P = 0.54$ ,  $n = 33$ ). L'âge moyen combiné de la dispersion pour les animaux des deux sexes était de 35,7 mois (écart-type = 20.2, gamme = 12-90). La plupart des loups marqués à l'âge louveteaux ou yearlings,

n'ont pas dispersé pendant plusieurs mois ou années, ce qui a fourni des évaluations assez précises sur leurs âges. Six loups étaient relativement vieux quand ils ont dispersé (57-90 mois).

Tableau 3. Sexe et mois de 33 dispersions de loups gris de la région du parc national des Glaciers, 1985-1997

Month dispersed	Males	Females
Jan	1	3
Feb	1	3
Mar	1	1
Apr	0	3
May	2	2
Jun	2	2
Jul	2	1
Aug	0	2
Sep	0	3
Oct	0	2
Nov	0	1
Dec	0	1

Le rapport des sexes des loups capturés (17 M : 41 F ; 71% F) a favorisé les femelles ( $\chi^2_1 = 9.93$ ,  $P = 0.002$ ,  $n = 58$ ). Le sexe-ratio pour les disperseurs (10 M : 24 F, 71 % F); a également favorisé les femelles ( $\chi^2_1 = 5.77$ ,  $P = 0.02$ ) et il n'était pas différent du sexe-ratio des animaux capturés ( $\chi^2_1 < 0.001$ ,  $P = 0.99$ ). Ainsi, les mâles et les femelles ont dispersé proportionnellement au sexe-ratio de la population capturée.

Nous avons constaté 2 cas de dispersion de jeunes d'une même portée. Le mâle 8703 et la femelle 8857 ont dispersé approximativement 1 an indépendamment l'un de l'autre, et ont été situés ensemble dans un nouveau groupe à 150 kilomètres au Nord de leur territoire natal (Boyd et al. 1995). Le mâle 8703 a dispersé du groupe de Camas de GNP en mars 1988. Il n'était toujours pas localisé en juillet 1989, quand il a été trouvé avec le groupe de Highwood en Alberta. Sa sœur, la femelle 8857, a quitté le groupe de Camas en février 1989 pour devenir la femelle reproductrice du groupe de Highwood au printemps 1989. Ces 2 loups ont été retrouvés ensemble en 1989 avant que 8703 quitte le groupe de Highwood pour encore disperser.

La femelle 8962 a été pour la dernière fois localisée avec son groupe natal de Camas dans le GNP le 19 janvier 1991. Approximativement 1 semaine plus tard, le mâle 9013 a laissé le groupe de Camas. Les 2 animaux ont été vus dans la région de Ninemile (170 kilomètres de sud de leur territoire natal) en avril 1991 (R. Thisted, propriétaire d'un ranch, communication personnelle). La femelle 8962 est restée dans la région de Ninemile pour devenir la femelle reproductrice (M. Jimenez, université du Montana, communication personnelle), alors que le mâle 9013 passait à la crique de tige carrée, en Idaho. Ces 2 loups étaient observés la première fois dans la région de Ninemile pendant moins de 2 semaines, une fois que le groupe fut supprimé en raison de déprédations de bétails.

### Comportement après la dispersion

Pendant l'étude, nous avons constaté trente cas de mortalités concernant des loups marqués (tableau 4). La plupart de ces cas sont d'origine humaine (18/20 disperseurs, 6/10 philopatriques). La majorité des loups philopatriques ont résidé dans le territoire protégé GNP, et la majorité des disperseurs se sont retrouvés sur les terres provinciales et fédérales au Canada où il y avait moins de protection. Des cas de disperseurs morts qui n'avaient pas une origine humaine, 1 a été tués par une avalanche (Boyd et al. 1992), et 1 a été tué par d'autres loups. Au sujet de loups philopatriques, 1 animal a été tué par un cerf (*Cervus elaphus*), 2 ont été tués par d'autres loups, et pour un cas seulement, nous n'avons pu déterminer la cause. Le mois où les mortalités sont survenues pour les disperseurs et les philopatriques était semblable (tableau 4), mais l'échantillon était trop faible pour faire des analyses. Le taux annuel de survie pour les disperseurs ( $0,76 \pm 0,10$ ) et les philopatriques ( $0,77 \pm 0,14$ ) était semblable ( $Z < 0.001$ ,  $P > 0.50$ ).

Nous avons calculé la distance moyenne par rapport à un dispositif linéaire anthropogène (route ou ligne sismique) pour chaque animal mort (des incidents où > 1 loup était tué en même temps ont été

considéré comme 1 seul incident). La distance moyenne (0,13 kilomètre, écart-type = 0,15,  $n = 25$ ) par rapport à un dispositif linéaire humain pour les cas de mortalités humaines était plus grande ( $U = 318.5$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 36$ ) que pour les mortalités non humaines (0,85 kilomètre, écart-type = 0,87,  $n = 11$ ). Vingt et une des 25 mortalités d'origines humaines se sont produites à moins de 200 m d'une route (15 tués par balle, 4 empoisonnés, 2 piégés).

**Tableau 4.** Mortalités mensuelles des loups gris ( $n = 30$ ) pour les individus disperseurs et reproducteurs dans la région du parc national des Glaciers, 1985-97

Status	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
Disperser	2	1	2	2	0	0	1	2	2	3	3	2
Bider	0	1	2	0	0	0	1	1	1	2	2	0

Treize de vingt-trois loups disperseurs (57 %) ont trouvé un compagnon la première saison de reproduction après leur dispersion, et tout sauf 2 de ces derniers se sont reproduits la première saison de reproduction. Le nombre de reproducteurs connus pour les disperseurs ( $n = 58$ ) et les philopatriques ( $n = 61$ ) était semblable (tableau 5), mais les disperseurs se sont plus reproduits que les philopatriques ( $\chi^2_1 = 16.95$ ,  $P < 0.001$ ). Les résultats des événements de reproductions ont été connus pour plus de femelles ( $n = 84$ ) que de mâles ( $n = 35$ ).

### Formation des groupes

Nous avons constaté la formation de 13 meutes entre 1982 et 1997. Une dizaine de ces groupes se sont établis dans des secteurs où il n'y avait aucun loup reproducteur, ce qui a considérablement augmenté le processus de recolonisation. Trois de ces 13 groupes (sage crique, sud de Camas, spruce crique) se sont formés suite à un **dédoulement du groupe** (Meier et al. 1995), ou par l'apparition d'une nouvelle meute qui a usurpé une partie du territoire natal des fondateurs.

**Tableau 5.** Production de louveteaux par des loups gris de différents âges et les sexes, pour les individus reproducteurs et disperseurs de la région du parc National des Glaciers, 1985-1997

Sex	Age (yr)	Pups produced?			
		Biders		Dispersers	
		Yes	No	Yes	No
M	2	0	8	0	1
F	2	2	16	2	1
M	3	0	4	1	2
F	3	4	7	4	3
M	4	0	1	3	2
F	4	3	5	3	2
M	5	0	0	4	2
F	5	5	0	4	2
M	6	0	0	4	1
F	6	3	1	5	0
M	7	0	0	1	0
F	7	0	2	2	1
M	8	0	0	1	0
F	8	0	0	2	1
M	9	0	0	0	0
F	9	0	0	1	1
M	10	0	0	0	0
F	10	0	0	1	1
Total M		0	13	14	8
Total F		17	31	24	12
Total M + F		17	44	38	20

## DISCUSSION

### Caractéristiques de dispersion

La cause précise de la dispersion des loups reste inconnue. Les loups vivant dans des secteurs avec un nombre de proies insuffisantes, peuvent être sujet à des carences alimentaires et à une augmentation de pression sociale, ce qui encourage leur départ (Zimen 1982, Messier 1985, Balard et al. 1987). Nous n'avons trouvé aucun cas de loup mort par famine et aucun cas de loup tué par un congénère avant 1993. Cependant, les populations d'ongulés dans le secteur d'étude étaient en diminution depuis au moins 1993 (Kunkel 1997), et nous avons constaté plus tard 4 incidents de loups tuant d'autres loups

(20 % de mortalités depuis 1993 ; Boyd-Heger 1997). Les cas de mortalités provoquées par des différends intraspécifiques tendent à augmenter dans des populations soumises à des limitations de nourriture ou d'espace (Mech 1977a, Fritte et Mech 1981, Wydeven et al 1995, Mech et al 1998). Nous avons observé une légère, et non significative diminution ( $\chi^2_1 = 0.28, P > 0.50$ ) du taux de dispersion avec des diminutions de population d'ongulés depuis 1993 (tableau 2), avec un taux moyen, de dispersion de 29,1 % de 1986 à 1992 et 19,0 % de 1993 à 1996.

Les loups dans notre secteur d'étude étaient répartis dans des groupes séparés, entourant les territoires hivernaux des ongulés qui étaient largement répartis sur l'ensemble du territoire. Un loup en dispersion dans les Rocheuses centrales pouvait avoir moins de chances de rencontrer des proies ou des compagnons potentiels pour l'aider à capturer des proies dans les paysages homogènes de l'Ouest des États-Unis. Les taux de dispersion ont diminué légèrement dans notre secteur d'étude, pendant des périodes de densités inférieures en ongulés. Pendant des périodes de manque de nourriture, les loups au Minnesota ont réduit leurs déplacements pour conserver leur énergie (Mech 1977b). La nécessité de conserver l'énergie serait encore plus grande dans les Rocheuses centrales, où les loups voyagent probablement plus loin entre les territoires hivernaux des ongulés qui sont plus largement dispersés. Ailleurs, la concurrence en pleine croissance pour l'accès aux ressources (abondance inférieure de proies) a augmenté l'effort de recherche pour les populations saturées, que l'arrivée de loups supplémentaires a accru par la suite (Messier 1985, Ballard et al. 1987, Peterson et Page 1988, Gese et Mech 1991).

Nous avons comparé nos données aux 8 articles les plus complets sur la dispersion, pour évaluer les différences entre les populations en voie de colonisation et les populations établies (tableau 6).

Les distances moyennes de dispersion dans notre secteur d'étude étaient intermédiaires avec celles rapportées dans d'autres territoires (tableau 6). Une vieille femelle de plus de 20 mois (Ream et al. 1991) a fait la plus longue dispersion à partir de notre secteur d'étude (840 kilomètres), bien que la plupart des dispersions records rapportées étaient toutes faites par des mâles. Les distances de dispersions records constatées dans d'autres études, s'étendent de 390 à 886 kilomètres, avec de plus longues dispersions qui tendent à se produire dans des milieux de montagnes (Van Camp et Gluckie 1979, Fritte et Mech 1981, Berg et Kuehn 1982, Fritte 1983, Ballard et al. 1987, Gese et Mech 1991, Mech et al. 1995, Mech et al. 1998). Les variations des cas de longues dispersions peuvent être expliquées par des différences de densité de loups, de variation comportementale individuelle, de disponibilité de proie, de densité humaine, et d'aspects du paysage. Les loups qui vivent dans des milieux de montagne ou dans des secteurs à faible densité de loup peuvent parcourir des distances excessives pour trouver un habitat, des proies, ou un partenaire approprié.

Plusieurs autres cas d'animaux en dispersion à l'intérieur ou aux alentours du secteur d'étude ont contribué à la recolonisation des Rocheuses centrales. Par exemple, un mâle d'un an s'est dispersé à 280 kilomètres de Missoula, dans le Montana, au Nord-Est de Washington (M. Jimenez, université du Montana, communication personnelle). Une femelle adulte s'est dispersée à 470 kilomètres depuis le parc provincial de Peter Lougheed en Alberta, jusqu'à Deer Lodge au Montana (P. Paquet, université de Calgary, communication personnelle ; J. Fontaine, États-Unis Fish and wildlife Service, com. pers.). Une femelle adulte équipée d'un émetteur satellite dans le parc provincial de Peter Lougheed, en Alberta, s'est déplacée vers le Sud de l'Alberta, puis le Sud-Est de la Colombie Britannique, en traversant le Montana, la région de GNP, et Kellogg en Idaho, avant d'être abattue près de Canal Flots, en Colombie britannique (C. Callaghan, université de Guelph, com. Pers. ; P. Paquet, université de Calgary, com. Pers.). Ces différents événements anecdotiques sont intéressants, et nous les rapportons pour montrer les énormes déplacements qui se produisent fréquemment dans les Rocheuses centrales, pour leur contribution au rétablissement des populations. Si des corridors de paysages sont maintenus et la persécution humaine est réduite au minimum, les loups ont de grands potentiels pour recoloniser des secteurs éloignés des noyaux de populations établies (Mech 1995).

La **direction** de dispersion est affectée apparemment par des **politiques de gestion, des disponibilités de terres, et par des phénomènes d'attraction** entre membres. La plupart des loups dans notre étude (74 %) se sont dirigés dans une direction nordique vers des populations de loups à haute densité, présente au Canada (source originale de colonisation de GNP). Cependant, notre capacité à détecter la direction des cas de dispersion a pu être affectée par différentes politiques de gestion pour les loups au Canada et aux États-Unis. Des loups découverts ou tués légalement au Canada étaient rapportés aux autorités, plus que ceux illégalement tués aux États-Unis. Dans les deux pays, le chasseur ou l'agence localement responsable de la gestion des loups nous a rapporté la plupart des animaux morts. Néanmoins, 74 % (n = 34) de nos cas de dispersion résultaient d'animaux vivants suivis par radio-téléométrie. Aucun cas de dispersion n'a été découvert par l'intermédiaire de mortalités illégales. Un autre facteur qui a pu affecter la direction de dispersion était la disponibilité des territoires sans conflit avec l'utilisation humaine. **Wydeven et al. (1995) ont rapporté les cas de dispersion d'une population de loups en voie de colonisation dans le Wisconsin, par rapport aux populations à haute densité du Minnesota (source d'origine pour les colonisateurs du Wisconsin).** Cependant, quelques loups en dispersion ont voyagé dans des secteurs à faible densité de loups mais à des densités humaines élevées (Mech et al. 1995, cette étude). Ray et al. (1991) ont proposé la **théorie d'attraction conspécifique** par laquelle les animaux dispersent préférentiellement vers des emplacements occupés par d'autres loups. Cette théorie peut expliquer pourquoi la plupart des disperseurs de GNP se sont déplacés au Nord vers des populations de loups à haute densité. Les loups parviennent à trouver d'autres loups par le biais des marquages olfactifs et des hurlements (Mech 1970, Peters et Mech 1975, Harrington et Mech 1979). Lors de leurs itinéraires de déplacements, ils peuvent détecter des marquages olfactifs, longtemps après leurs dépôts. **Des loups appartenant à une même meute qui se sont dispersés à des mois ou des années d'intervalle ont terminé dans le même secteur à trois reprises dans notre étude.**

Le modèle temporel de dispersion a semblé être influencé par la **dimension sociale ou l'influence alimentaire**. La dispersion a atteint un pic en Janvier-Février et un autre en Mai-Juin (tableau 3). Les mois de Janvier et Février correspondent à la période de formation des couples et à celle de la reproduction, et donc à une période d'agression exacerbée (Zimen 1982, Packard et al. 1983) ce qui peut encourager les départs. La saison de dispersion change considérablement suivant les études, mais la plupart des auteurs ont rapporté des pics de dispersion pendant la saison de reproduction (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Mech 1987, Fuller 1989, Gese et Mech 1991, Ballard et al. 1997, Mech et al. 1998). Cependant, Fritte et Mech (1981) ont rapporté que 50 % (n = 8) des cas de dispersion se sont produits en fin d'année (Sept-Déc), et 50 % (n = 8) durant la saison de reproduction (Janvier-Mars).

**Les ongulés sont plus vulnérables à la prédation des loups de la fin de l'hiver au début du printemps** (Mars-Avril). Les taux inférieurs de dispersion rapportés pendant cette période peuvent refléter une abondance de ressources disponibles de nourriture et un temps d'effort relativement faible entre la saison de reproduction et de mise bas. Les disperseurs potentiels peuvent subir une pression sociale importante, de la part d'individus dominants lors des premières semaines d'élevage des jeunes (Mai-Juin), quand les parents augmentent le niveau d'interactions sociales avec leurs nouveaux jeunes. Cet événement supplémentaire induit par les animaux dominants élevant les jeunes, peut expliquer la deuxième impulsion de dispersion observée dans notre étude.

**Les yearlings ont 2 choix de dispersion possible dans les secteurs de proies abondantes : (1) disperser tôt dans leur vie et tirer profit des conditions environnementales favorables (Fritte et Mech 1981), ou (2) rester dans leur meute natale pour tirer parti des avantages liés à la vie en meute (notre étude).** Les facteurs qui affectent ce choix incluent la taille du groupe, la densité des concurrents intraspécifiques, la distance avec un compagnon potentiel le plus proche, les dispositifs de paysage, et la fréquence des rencontres avec les groupes territoriaux résidants, qui peuvent avoir comme conséquence la mortalité du transgresseur.

Fritte et Mech (1981) ont constaté que la plupart des disperseurs étaient des animaux âgés d'un an, dans le cas d'une population en **voie de colonisation** avec des **proies abondantes** (Nord-Ouest du Minnesota). Ces disperseurs relativement jeunes, maximisaient leur forme physique en dispersant tôt dans leur vie pendant des conditions favorables. Ce secteur a hébergé des populations à densité relativement faible de concurrents potentiels, y compris des coyotes (*Canis latrans*) et des ours noirs (*Ursus americanus*).

Les loups dans notre secteur d'étude ont coexisté avec plusieurs grands et moyens carnivores, comprenant des coyotes, des lynx (*Lynx canadensis*), des pumas (*Felis concolor*), des ours noirs, des ours grizzly (*Ursus arctos horribilus*), des gloutons (*Gulo gulo*), et de nombreux charognards mammifères et oiseaux. Cette pléthore de carnivores a pu diminuer les occasions d'appropriation de nourriture pour des disperseurs solitaires et avoir encouragé un **comportement d'attente**. Ainsi, des jeunes loups arrivés à maturité peuvent rester avec leur groupe natal plus longtemps pour tirer un bénéfice de l'adhésion du groupe, ayant pour résultat un âge moyen plus élevé des individus disperseurs. **Un pourcentage plus élevé d'animaux disperseurs dans notre secteur d'étude concernait des loups adultes par rapport à d'autres secteurs** (tableau 6). De plus jeunes loups ont pu rester avec le groupe plus longtemps dans la région de GNP, parce que les avantages liés à l'attente (sécurité, fourniture de nourriture) étaient plus importants que les risques encourus par la dispersion (risques inconnus, mortalité potentiellement accrue). Les avantages tirés en restant avec les dominants ont pu inclure la défense de carcasse fraîchement tuée contre d'autres meutes de loups mais aussi contre les grizzlys, la facilité de capturer de grandes proies par la **chasse coopérative**, et l'avantage d'être nombreux pendant la rencontre d'autres meutes ou lors de la violation des frontières territoriales. En décembre 1995, un groupe de 17 membres du Sud a enfreint le territoire d'un groupe de 7 membres du Nord et a tué le mâle alpha du groupe du Nord. Un loup supplémentaire a été trouvé mort peu après ; il n'était pas marqué, mais était probablement un membre du groupe du Nord. Ces différends entre meutes se sont produits dans un grand secteur d'hivernage de cerf de virginie (*Odocoileus virginianus*), **ce qui soutient les observations faites par Messier (1985), Forbes et Theberge (1995) à propos des déplacements extraterritoriaux de meutes entières pour exploiter des cerfs de virginie en hivernage.**

Dans les secteurs à faible abondance de proies et à densité plus élevée de loups, les jeunes loups dispersent apparemment à un taux plus élevé que les adultes. Messier (1985), Ballard et al. (1987), et Gese et Mech (1991) ont rapporté un taux de dispersion des yearlings plus élevé pendant des périodes de densité de diminution des proies. Les loups dans le Nord-Est du Minnesota (Mech 1977a) ont dispersé à un plus jeune âge dans une population saturée, que les loups en voie de colonisation dans notre étude. Gese et Mech (1991) ont déclaré que la dispersion des adultes n'était pas affectée par les différences de densité de loups.

Étant donné la survie identique entre les mâles et les femelles, et la vulnérabilité identique face aux captures, le rapport des sexes des animaux capturés toutes catégories d'âges confondues devraient refléter le rapport des sexes des louveteaux. **Le rapport des sexes est en faveur des femelles que ce soit pour les animaux capturés ou les individus disperseurs** (tableau 6) ; aussi nous pensons que sexe-ratio des animaux disperseurs n'a pas été influencé (Puisque le sexe ratio de l'échantillon d'animaux capturés représente la population dans son ensemble). Cette tendance est également constatée dans d'autres populations en voie de colonisation ou en croissances au Minnesota (Fritte et Mech 1981, Fuller 1989) et au Wisconsin (Wydeven et al. 1995). Les sexes ratio qui sont en faveur des mâles ou égaux (tableau 6) **concernent des populations stables ou décroissantes** (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Gese et Mech 1991, Ballard et al. 1997, Mech et al. 1998). Mech (1975) a proposé que les loups dans les populations saturées (stables ou décroissantes) avec une alimentation limitée, produisent un nombre disproportionné de louveteaux mâles, et les populations à faibles densités, ont des rapports de sexe égaux ou un nombre disproportionné de louveteaux femelles. Un plus grand nombre de femelles augmenterait potentiellement le taux de croissance de la population, mais il ne

semble pas y avoir un modèle significatif de dispersion d'un sexe plus qu'un autre si l'on considère les études à plus long terme (tableau 6).

### Déplacements et comportement de Dispersion

Les loups solitaires qui se sont dispersés ont habituellement trouvé d'autres loups peu de temps après avoir quitté leur territoire natal ( $x = 66$  jours, gamme = 2 à 202), en dépit d'une distribution non contiguë de meutes et d'une population à faible densité. Fritte et Mech (1981) ont rapporté une durée moyenne entre la dispersion et l'accouplement voisin de 16,5 jours (gamme = 8-30) dans une population en **voie de colonisation**. Gese et Mech (1991) ont rapporté un temps moyen de 112 jours (gamme = 2.2 à 5.1 mois) dans une population **saturée**. Messier (1985) a décrit la dispersion comme étant un processus prolongé et dynamique qui se construit sur plusieurs mois ou plusieurs années dans une population saturée qui vit dans un milieu relativement homogène. **Dans notre cas, nous avons observé le contraire : les loups ont engagé très peu de déplacements extraterritoriaux par rapport à d'autres études.** Une fois que les loups se sont séparés de façon permanente de leur groupe, ils se dispersaient assez rapidement. Un cas de dispersion rapide a également été observé par Fritte et Mech (1981) ainsi qu'un accouplement rapide dans une population en voie de colonisation dans le Nord-Est du Minnesota. **La recolonisation des populations à faible densité peut produire des individus disperseurs qui auront des probabilités limitées pour trouver des compagnons tout près ce qui peut encourager plus rapidement un départ pour trouver un ou des compagnons.** La répartition de meutes non continues dans un terrain montagneux peut encourager les loups à se disperser plus loin et à continuer leur voyage une fois que la dispersion a commencé. La nature **hétérogène** et linéaire du terrain montagneux implique une **distribution inégale** des ongulés, ce qui oblige les loups à se déplacer plus loin et plus rapidement à la recherche de nourriture.

### La dispersion était-elle une bonne stratégie ?

Les loups en dispersion sont à l'origine de la recolonisation des Rocheuses ce qui fut crucial au rétablissement de la population. L'abondance des proies, les différends sociaux, et les nombreuses occasions de reproduction ont certainement influencé les tentatives de dispersion mais aussi leurs résultats. Ces facteurs peuvent varier dans leur importance entre les écosystèmes. Cependant, la fonction finale de la dispersion, c'est-à-dire l'accroissement du nombre d'individus reproducteurs, demeure le même pour les individus qui ont fait le choix de se disperser.

**Le potentiel de détection de congénères a pu favoriser la reproduction pour les individus disperseurs** et pas pour les philopatriques, parce que les meutes nouvellement constituées par un disperseur étaient généralement plus petites que leur meute de naissance. Ainsi, il nous était plus facile de détecter les cas de reproductions pour les animaux disperseurs. Le statut reproducteur est plus facile à confirmer pour les femelles que pour les mâles, parce que les femelles sont aux tanières plus fidèlement que les mâles, à cause de la lactation et de la permanence du développement mammaire de post-lactation, tandis que la taille des testicules change avec la saison et le statut. Cependant, la *pseudo* lactation peut compliquer l'évaluation du statut de reproduction des femelles (Mech et Seal 1987, Mech et al. 1993).

Seul le mâle et la femelle alpha se reproduisent dans la plupart des meutes (Mech 1970). Si les taux de mortalité sont relativement élevés pour les disperseurs où les opportunités de se reproduire sont limitées, en restant au sein de sa meute un individu peut augmenter sa survie, tout en restant lié au groupe par une participation à l'approvisionnement des louveteaux. Cependant, nous avons trouvé des taux de survie équivalents pour les disperseurs et les philopatriques. **Par ailleurs, les disperseurs ont produit plus de progénitures** (tableau 5). Il semblerait préférable que les non reproducteurs dispersent plus jeune. Cependant, les loups peuvent améliorer leur survie et leurs connaissances en matière d'élevage des jeunes en restant dans un territoire familial qui par ailleurs est protégé, en retardant leur départ. **Gese et Mech (1991) ont constaté que la probabilité de se reproduire suite à une dispersion, augmentait avec l'âge lors du départ.**

Actuellement les populations de loups des Rocheuses centrales sont contiguës avec les loups récemment disperseurs des régions de Colombie britannique, d'Alberta, de l'Idaho, et du Montana. Lors de la recolonisation, les loups résidents étaient souvent tolérants avec les visiteurs, ce qui est une situation rare pour des populations de loups établies (Mech 1970). Cependant, Meier et al. (1995) ont rapporté 8 cas de loups étrangers rejoignant des groupes établis dans une population stable dans le Parc National du Denali, en Alaska. Les populations de loups en voie de colonisation peuvent avoir un système social moins rigide, ainsi cela peut permettre aux loups étrangers de visiter ou d'aller vers des membres appartenant à d'autres meutes plus facilement (Ballard et al. 1987). Les loups disperseurs ont trouvé des compagnons ou ont rejoint des meutes assez rapidement après avoir laissé leur ancien territoire, augmentant ainsi leur rétablissement.

Le sud-Ouest de l'Alberta sert d'exemple de recolonisation d'un secteur devenant à la fois « une source et un puits ». Les populations situées au Sud-Ouest de l'Alberta ont considérablement augmenté au cours des années 80 et sont devenues à leur tour « des populations sources » pour fournir des individus qui se disperseront vers le Montana.

Le sentiment anti-loup s'est développé rapidement dans le Sud-Ouest de l'Alberta au début des années 90, avec comme résultat une suppression d'approximativement 95 % de la population entre le parc provincial de Peter Lougheed et GNP (45 loups ont été tué entre 1994 et 1995 ; C. Callaghan, université de Guelph, com. Pers. ; P. Paquet, université de Calgary, com. pers.). Cette région d'Alberta fortement exploitée est devenue un « goulot d'étranglement » pour les loups en provenance du Montana et de Colombie Britannique. Parallèlement, les densités du Montana ont grimpé, au point que le Montana est devenu une source pour recoloniser l'Alberta. Cependant, les nombreux cas de dispersion de longues distances et les reproductions réussies ont permis la recolonisation continue de l'ensemble des Rocheuses centrales.

## Implications de gestion

Depuis 1996, 8 meutes ont colonisé le Nord-Ouest du Montana par l'intermédiaire d'animaux en dispersion (2 dans le GNP, 6 ailleurs). En plus, 35 loups Canadiens ont été réintroduits dans le centre de l'Idaho et 31 ont été réintroduits dans le Parc National de Yellowstone entre 1995 et 1996 (Bangs et Fritts 1996, Fritts et al. 1997) facilitant les efforts de rétablissement démographiques et génétiques (Forbes et Boyd 1996). Ces 3 secteurs sont proches d'atteindre 10 couples reproducteurs chacun, sur une durée de 3 années successive (Montana du Nord-Ouest, Idaho central, Greater Yellowstone Ecosystème ; U.S. Fish and Wildlife Service, 1987). La combinaison de la recolonisation et de la réintroduction, devrait considérablement augmenter le taux de rétablissement, aussi longtemps qu'il y aura des loups en dispersion entre ces territoires pour maintenir une variabilité génétique et pour favoriser la viabilité des populations.

Le rétablissement des populations de loups n'est pas assuré, cependant, il peut être affecté significativement par des événements environnementaux stochastiques et des pressions politiques. Approximativement 40 à 50 % de la population de cerfs de virginie du Nord-Ouest du Montana sont morts pendant un hiver exceptionnellement rude en 1996-97. Cette diminution du nombre de cerfs de virginie a pu contribuer à une augmentation des cas de déprédations (*prédation sur les animaux domestiques*) (Bangs et al. 1999). Ainsi, le nombre de loups reproducteurs accouplés au Nord-Ouest du Montana, a diminué de 8 à 6 en 1998 (Bangs et al. 1999). En mars 1999, les loups se dispersants depuis YNP n'ont pas survécu pour se reproduire à l'extérieur du parc (D. Smith, parc national de Yellowstone, com. pers.). Bien que l'effort de réintroduction au YNP ait été présenté comme un succès de restauration d'une population, la connectivité entre les individus disperseurs de YNP et d'autres populations doit encore être démontrée. Les animaux se dispersant entre les territoires du Yellowstone, du Montana et de l'Idaho augmentera le rétablissement des populations de loups et participera à l'accomplissement des buts de gestion. Les gestionnaires peuvent affecter le rétablissement positif en maintenant la connectivité des paysages et en réduisant au minimum les mortalités dues aux humains.

La dispersion était une stratégie réussie pour la re-colonisation des Rocheuses centrales et fut primordiale pour le rétablissement des populations de loups. Les loups colonisateurs se sont déplacés sur de vastes territoires, plutôt que dans des couloirs définis, et ces raccordements plutôt indéterminés sont importants pour un rétablissement continu. La majorité des animaux sont apparus dans l'Ouest des États-Unis en dehors des parcs et des secteurs de nature sauvage. Les décideurs devraient se rendre compte que le proverbe « le loup est à la porte » est devenu une réalité pour des territoires pas encore suspectés comme habitats potentiels. Les changements faits par les humains sur le paysage (par exemple, les changements d'habitat qui augmentent les populations de cerfs communs) ont créé de facto un habitat à loups dans des secteurs où ils sont en conflit avec les activités humaines. Les événements stochastiques et l'intolérance humaine peuvent compromettre la survie de ces groupes semi-isolés. Comme Fritte et Carbyn (1995 : 26) l'ont écrit : « il n'y a aucun seuil de population ou de type de gestion qui garantisse la survie à long terme d'une population de loups gris ».

Table 6. Gray wolf dispersal data from various North American studies.

Source	Location	Dispersal Age <sup>a</sup>			n	Population status <sup>b</sup>	Dispersal sex ratio (% F)	Capture sex ratio (% F)	Male mean dispersal distance (km)	Female mean dispersal distance (km)
		Pups (n)	Yearlings (n)	Ad (n)						
This study	GNP <sup>c</sup>	1	11	21	33	I,S	71	71	113	78
Fritts and Mech (1981)	Minnesota	0	7	1	8	I	63	59		
Peterson et al. (1984)	Alaska	1	11 <sup>d</sup>	6	18	S	28	48		
Ballard et al. (1987)	Alaska		18 <sup>e</sup>	20	38	D	26	45 <sup>f</sup>	84	114
Fuller (1989)	Minnesota	11	11 <sup>d</sup>	6	28	I		56		
Geise and Mech (1991)	Minnesota	17	40	18	75	D,S,I	48	49	88	65
Wydeven et al. (1995)	Wisconsin	1	8	7	16	D,I	63	54	65	144
Ballard et al. (1997)	Alaska	1	7	13	21	I,D	38	49	154	123
Mech et al. (1998)	Alaska	2	24	25	51	S	48	49	83	83

<sup>a</sup> Pups <12 months old; Yearlings = 12-24 months old; Adults >24 months old.

<sup>b</sup> D = decreasing; I = increasing; S = stable.

<sup>c</sup> GNP = Glacier National Park and adjacent areas ≈50 km from GNP, including parts of Montana, British Columbia, and Alberta.

<sup>d</sup> Author combined yearlings and 2-year-olds.

<sup>e</sup> Author defined as ≈24 months of age.

<sup>f</sup> Author reported even sex ratio for yearlings and pups, but adult sex ratios were skewed toward large males due to intentional selection of larger wolves.