

Utilisation par les loups de leur territoire estival dans le nord-est du Minnesota

Wolf Use of Summer Territory in Northeastern Minnesota

DOMINIC J. DEMMA,^{1,2} *Department of Fisheries, Wildlife and Conservation Biology, University of Minnesota, 1980 Folwell Avenue, St. Paul, MN 55108, USA*

L. DAVID MECH,³ *United States Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 37th Street, SE, Jamestown, ND 58401-7317, USA*

The Journal of Wildlife Management, vol. 73 (3), pp 380-384

Résumé

Les déplacements de loups (*Canis lupus*) pendant l'été en 2003 et 2004 dans la forêt nationale supérieure s'organisaient autour des sites de rendez-vous mais s'étendaient aussi au-delà. En dehors de ces sites de rendez-vous, les loups avaient différentes aires journalières qu'ils utilisaient en effectuant des **rotations**. Le taux moyen de recouvrement journalier (cf. explication plus bas) était de 22% (écart-type de 0,02) et celui des loups reproducteurs était significativement plus important que celui des non-reproducteurs (moyenne = 25% contre 16%, respectivement). L'utilisation **cyclique** des aires journalières peut améliorer la chance de succès à la chasse. Les gestionnaires cherchant à déplacer une meute au complet doivent maintenir un contrôle suffisamment long afin que tous les membres de la meute puissent être capturés.

INTRODUCTION

Une caractéristique propre aux loups (*Canis lupus*) est leur capacité à se déplacer sur de longues distances. Peu d'autres mammifères se déplacent autant chaque jour (voir article de Mech paru en 1970). Les déplacements ont deux fonctions pour les loups : trouver de la nourriture et maintenir leur territoire. Au cours d'une année, les mouvements d'une meute ont deux phases : 1) des mouvements en été, **centrés** sur les sites de rendez-vous, et 2) des mouvements **nomades**, en hiver (Mech et Boitani, 2003).

Pendant l'été, les mouvements des loups sont généralement centrés sur les tanières ou sur les sites de « rendez-vous » à partir desquels chaque adulte se déploie vers les secteurs de chasse. Les adultes reviennent ensuite apporter la nourriture à leur progéniture (Murie 1944 ; Mech et al. 1998, 1999 ; Jedrzejewski et al. 2001 ; Packard 2003). Les adultes reproducteurs doivent aller chercher la nourriture et retourner à la tanière fréquemment pour s'occuper des petits, qui représentent tout « l'investissement reproducteur » du couple pour l'année (Mech et Boitani 2003). Les autres membres de la meute restent proche du site de rendez-vous, pas seulement pour s'occuper et nourrir les petits (Packard 2003) mais aussi pour maintenir des liens sociaux avec les autres membres de la meute (Mech et Boitani 2003). Cela peut éventuellement leur permettre d'obtenir de la nourriture (Mech 1995).

Pendant la journée, la tanière et les sites de rendez-vous sont vraisemblablement occupés par de multiples adultes de la meute. Cependant, les mâles reproducteurs fréquentent moins les aires voisines de la tanière que les femelles reproductrices. **La fréquentation des loups non reproducteurs est quant à elle variable** (Harrington et Mech, 1982 ; Ballard et al. 1991). **Bien que les loups puissent partir des sites de rendez-vous ensemble, ils chassent seuls** (Ballard et al. 1991, Mech et al. 1998, Demma et al. 2007) **et reviennent seuls** (Peterson 1977, Mech et Merrill 1998).

La plupart des études sur l'activité estivale des loups se concentrent sur l'utilisation par la meute des tanières ou des sites de rendez-vous (Murie 1944, Harrington and Mech 1982, Mech 1988, Ballard et al. 1991). Cependant, on sait peu de choses sur les mouvements journaliers des loups et sur l'utilisation spatiale des territoires en dehors des sites de rendez-vous. Mech et al. (1998, Fig. 5.5) ont étudié ces mouvements chez deux loups résidant dans des zones de mise-bas de caribou (*Rangifer tarandus*) du

parc national Denali en Alaska. Pour cela, ils les ont équipés de colliers émetteurs GPS qui collectaient toutes les heures leur position deux semaines durant. Pendant et après le pic de mise-bas des caribous, les loups se déployaient à partir de la tanière chaque jour vers les zones de mise-bas puis revenaient en utilisant des routes variables. Mech et al. (1998) en ont conclu que ces changements de route de chasse permettaient d'accroître les chances de surprendre les proies.

Jedrzewski et al. (2001, 1993) ont étudié l'utilisation saisonnière des territoires des loups en Pologne en utilisant la radio-télémetrie et ont trouvé que durant le printemps et l'été les mouvements des loups étaient concentrés autour des sites de rendez-vous et que les aires utilisées durant des jours consécutifs se recouvraient de manières importantes. Pendant l'automne et l'hiver, ces loups se déplaçaient beaucoup plus et utilisaient leur territoire par rotation sur un cycle de 6 jours en moyenne (tous les 6 jours une aire donnée est revisitée). Jedrzewski et al. (2001) en ont conclu que cette utilisation cyclique vise au maintien du territoire mais peut aussi éviter un comportement de méfiance des proies, néfaste pour la chasse. Charnov et al. (1976) ont inventé le terme de « dépression comportementale des proies » pour décrire une plus grande vigilance des proies en réponse à la présence de prédateurs, ce qui diminue le taux de succès à la chasse.

Cependant, personne n'a encore examiné l'utilisation spatiale du territoire d'une meute de loups ailleurs. Nos objectifs étaient d'1) examiner les mouvements quotidiens des loups reproducteurs et non reproducteurs et de 2) mettre en évidence une éventuelle utilisation cyclique des territoires d'une meute de loups en été.

Zone d'étude

Nous avons conduit notre étude dans une aire de 1 300 km² au cœur de la forêt nationale supérieure (48°N, 92°W ; Fig. 1). Nelson et Mech (1981) ont fourni une description détaillée de l'aire d'étude. La densité des loups a été estimée à 30-36 individus/1000 km² pendant l'étude (Mech 2009). Des cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) sont présents avec une densité de 12-15 individus/10km² (M. H. Dexter, Minnesota Department of Natural Resources, rapport non publié). Ils constituent la majorité des proies des loups dans cette aire (Frenzel 1974 ; Nelson et Mech 1981, 1986). Les meutes résidant dans cette région étaient celles de Camper Lake, Isabella River, Pike Lake et Stony River.

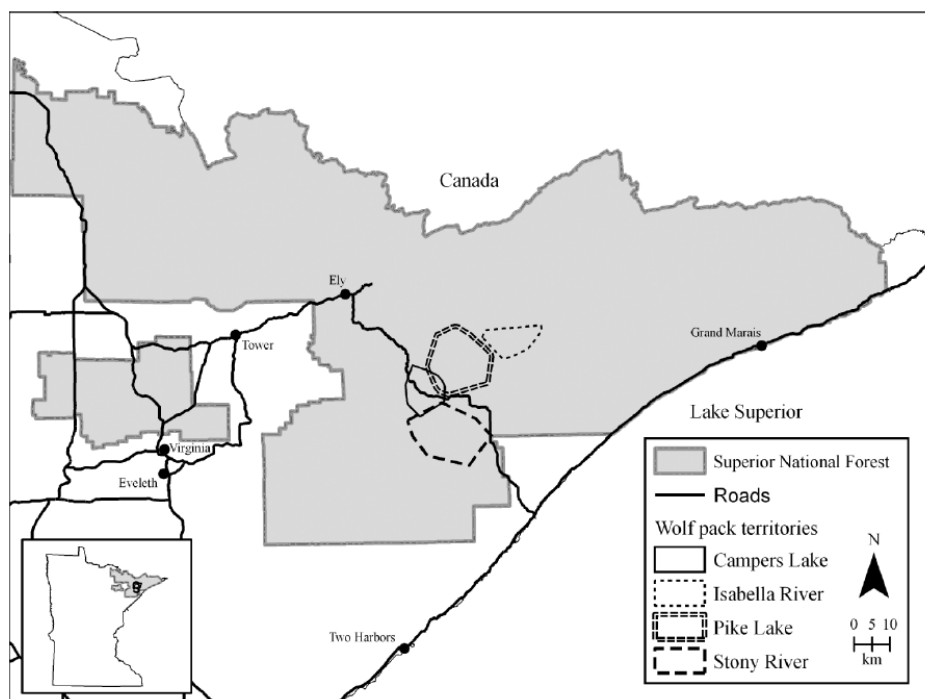


Figure 1 Territoires estivaux des meutes de loups équipées de colliers GPS étudiées en 2003-2004 dans la forêt nationale supérieure du nord-est.

METHODE

Pendant les périodes de Mai-Juin 2003/2004, nous avons suivi, immobilisé et examiné 8 loups en utilisant les techniques standards (Demma et al. 2007). Nous avons équipé les loups de collier GPS stockant les données que nous récupérons ensuite. Les colliers étaient programmés pour obtenir leurs positions à intervalles réguliers (Système de Télémétrie Avancée, Inc. [ATS], Isanti, MN ; Televilt, Lindesberg, Suède ; et Vectronic Aerospace, Berlin, Allemagne) : les 6 colliers Televilt relevaient leur position toutes les 10 min et le collier ATS et Vectronic toutes les 15 minutes, 24 heures sur 24. Nous n'avons pas testé si la précision de mesure était la même pour les deux types de collier. Nous nous attendons à ce que la position des colliers s'écarte de la vraie position de 5 et 30 mètres pour 50% à 95% du temps respectivement (Moen et al. 1997, Dussault et al. 2001). Nous estimons la précision de mesure acceptable pour déterminer la fraction du territoire utilisée chaque jour par les loups avec notre méthode (voir plus loin).

Pour minimiser les erreurs de mesure de déplacement des loups résultant de la capture et de l'immobilisation, nous avons exclu les positions GPS collectées pendant les 5 jours suivant la capture. Nous avons également exclu des analyses spatiales une jeune louve (895) qui s'est éloignée de son territoire natal durant 4 jours pendant la durée de l'étude. Nous avons tracé toutes les données GPS avec ArcMap et avons utilisé les outils d'analyse Hawth (2007) pour calculer les fractions du territoire utilisées chaque jour par les loups et les déplacements caractéristiques.

Nous avons visuellement examiné les positions GPS relevées pour chaque loup afin de déterminer les zones de concentrations de points. Parmi ces zones, nous avons défini les sites de rendez-vous comme celles utilisées de manière récurrente (Mech et al. 1998, Jedrzejewski et al. 2001, Merrill et Mech 2003). Nous avons caractérisé l'assiduité de chaque loup aux sites de rendez-vous en recherchant les jours de présence dans ces lieux.

Nous avons déterminé les fractions du territoire utilisées chaque jour par les loups en utilisant la méthode du plus petit polygone convexe (MCP) (Mohr 1947). Nous avons calculé les MCPs sur chaque période de 24 heures (1200-1159 h), en utilisant 100% des points GPS enregistrés, et nous avons considéré ces positions comme représentatives de la fraction minimale du territoire utilisée chaque jour par les loups équipés des colliers GPS. Nous avons choisi cette méthode parce qu'elle était adaptée à nos objectifs qui étaient d'estimer l'ordre de grandeur de la fraction de territoire occupée chaque jour sans prendre en compte la densité spatiale de la distribution de points. De plus, le nombre de points que nous avons utilisés pour déterminer les fractions journalière (moyenne = 63 points, écart-type=1) et l'absence de grande barrière naturelles limitant les mouvements à l'intérieur du territoire des loups minimiseraient deux des principales erreurs de la méthode MCP (White et Garrott 1990).

Nous avons examiné l'utilisation des territoires estivaux des loups individuellement. Pour mettre en évidence une **rotation** dans l'utilisation des aires du territoire, nous avons tout d'abord calculé le recouvrement des portions journalières de deux jours consécutifs pour chaque période d'étude d'un loup équipé d'un collier. Nous avons ensuite enregistré ces données de recouvrement afin de calculer une moyenne pondérée du taux de recouvrement journalier pour tous les loups, reproducteurs ou non-reproducteurs. Nous avons défini « l'utilisation en rotation » comme l'utilisation de différentes aires journalières du territoire et avons considéré que l'on pouvait parler d'utilisation en rotation si le taux de recouvrement journalier moyen des loups était inférieur à 50%. Nous avons effectué un double échantillonnage pour mettre en évidence d'éventuelles différences entre les taux de recouvrement journalier moyens pour les loups reproducteurs et les non-reproducteurs.

Pour mettre en évidence un schéma d'utilisation régulière [du territoire] pour chaque loup, nous avons examiné les taux journaliers de recouvrement sur des périodes de 10 jours consécutifs à l'aide des tables de données correspondant à chaque loup. Nous avons déterminé les taux de recouvrement journalier entre le jour 1 de la période et les 9 autres jours suivants (par exemple, taux de recouvrement entre les jours 1 et 2, 1 et 3, 1 et 4 et ainsi de suite jusqu'aux jours 1 et 10). Ensuite, en utilisant le jour

2 comme jour initial, nous avons déterminé les recouvrements entre ce jour et les 9 suivants. Nous avons répété cette analyse en traitant de manière systématique tous les jours de la base de données comme jour initial, puis nous avons déterminé le recouvrement entre la fraction territoriale de ce jour avec les 9 jours suivants. Une augmentation significative de la moyenne du recouvrement de n'importe quelle paire de jour (1-5 par exemple) [moyenne prise avec tous les jours comme jour initial] serait une preuve d'un schéma régulier de réutilisation des aires territoriales pendant la période d'étude.

RESULTATS

Pendant 2 étés, nous avons suivis 8 loups provenant de 4 territoires de meutes. Durant l'année 2003, nous avons capturé et marqué d'un collier radio 4 membres de la meute de Pike Lake (2M, 2F) et une femelle dans chacune des meutes de Campers Lake et Isabella River (Table 1). Tous les loups étaient âgés de 1 à 2 ans, et aucun ne montrait de signe de reproduction, à l'exception de la femelle âgée de 2 ans de la meute de Campers Lake qui allaitait quand nous l'avons capturée. Pendant l'année 2004, nous avons capturé et marqué deux loups reproducteurs, un mâle de 8 ans de la meute de Pike Lake et une femelle de 2 ans de celle de Stony River.

Nous avons récupéré 7 des 8 colliers GPS. La période d'étude GPS moyenne des colliers Televilt fut de 26 jours (entre 14 et 32 jours pour 5 loups). Les périodes d'étude GPS pour les colliers ATS et Vectronic furent respectivement de 48 et 69 jours (tableau 1). Le nombre moyen de positions GPS pour les colliers Televilt fut de 1603 (de 933 à 2281 pour 5 loups). Les colliers ATS et Vectronic collectèrent respectivement 2880 et 4201 positions. L'intervalle moyen entre deux positions pour les colliers Televilt fut de 24 minutes (SE = 2, n = 5), ce qui est équivalent à ceux des colliers ATS et Vectronic (Tableau 1). Le taux de succès d'acquisition de positions moyen pour les colliers Televilt fut de 43% (SE = 4, n = 5) et ceux des colliers ATS et Vectronic furent respectivement de 65 et 64%.

Tableau 1. Données d'utilisation des colliers GPS pour l'étude de 2003-2004 dans la forêt nationale supérieure au nord-est du Minnesota aux États-Unis. Tous les colliers étaient de marque Televilt avec un taux d'acquisition de 1/10min sauf mention spéciale

| Wolf no. ^a | Sex | Age (yr) | Pack ^b | GPS study period dates | Study duration (days) | No. GPS locations | Mean location interval (min) | Location acquisition success rate (%) |
|------------------------|-----|----------|-------------------|-----------------------------------|-----------------------|-------------------|------------------------------|---------------------------------------|
| 883 | F | 1 | PL | 3 to 5 Jun 2003 | 32 | 1,669 | 28 | 37 |
| 889 | M | 1 | PL | Collar never recovered | | | | |
| 893 | F | 2 | CL | 11 Jun to 11 Jul 2003 | 30 | 2,126 | 20 | 50 |
| 895 | F | 1 | PL | 11 Jun to 3 Jul 2003 ^c | 23 | 1,009 | 29 | 30 |
| 897 | F | 2 | IR | 26 Jun to 9 Jul 2003 | 14 | 933 | 21 | 48 |
| 901 | M | 2 | PL | 16 Jun to 17 Jul 2003 | 31 | 2,281 | 20 | 51 |
| 881 ^d | M | 8 | PL | 21 Jun to 7 Aug 2004 | 48 | 2,880 | 24 | 65 |
| 899 ^e | F | 2 | SR | 27 Jun to 3 Sep 2004 | 69 | 4,201 | 24 | 64 |
| \bar{x} ^f | | | | | 26 | 1603 | 24 | 43 |
| SD ^f | | | | | 8 | 620 | | |
| SE ^f | | | | | | | 2 | 4 |

^a Wolves 881, 893, and 899 were breeders; all others were nonbreeders.
^b CL = Campers Lake; IR = Isabella River; PL = Pike Lake; SR = Stony River.
^c Dispersed from natal territory after 16 Jun 2003.
^d Advanced Telemetry Systems (Isanti, MN) collar with location attempt rate of one per 15 min.
^e Vectronic (Vectronic Aerospace, Berlin, Germany) collar with location attempt rate of one per 15 min.
^f Televilt collars with location attempt rate of one per 10 min.

Les loups à collier GPS ont parcouru dans l'ensemble des zones MCP de 100 à 396 km² pendant leurs périodes d'études respectives. Il n'est pas apparu de relation entre la durée de la période d'étude et la taille globale de la zone MCP ($r^2 = 0,03$, $P = 0,72$). Les séries de données de positions de tous les loups munis d'un collier GPS comprenaient de 1 à 3 ensembles de positions rapprochées qui étaient visités régulièrement, et nous avons estimé que ceux-ci étaient des sites de rendez-vous. Les sites de rendez-vous représentent en moyenne 31% (SE = 5, n=6) des positions GPS de chaque loup. Si le loup a plus d'un site de rendez-vous, il a tendance à en utiliser un exclusivement, puis à l'abandonner et passer à un autre. Les loups reproducteurs (2F, 1M) furent présents sur les sites de rendez-vous 81 à 100% des jours. Les non-reproducteurs les visitaient de manière plus variée. Le loup 897, une femelle non-reproductrice de 2 ans fut présente dans le site de rendez-vous de sa meute 79% des jours. Deux

membres non-reproducteurs de la meute de Pike Lake, le loup 883, une femelle de 1 an, et le loup 901, un mâle de 2 ans, furent présents dans ou à proximité de leurs sites de rendez-vous respectivement 34% et 58% des jours.

Reproducteurs et non-reproducteurs se déplacent tous deux énormément dans leurs territoires et ont tendance à utiliser plusieurs zones quotidiennement. Le taux de recouvrement quotidien moyen fut de 22% (SE = 0,02, n=218) pour tous les loups. Il est plus important ($t_{216} = -2,12$, $P=0,04$) pour les reproducteurs (25%, SE=0,03, n=143) que les non-reproducteurs (16%, SE=0,03, n=75).

Il n'y a pas de tendance claire d'une réutilisation de zones de territoire spécifiques par les loups durant des périodes de 10 jours consécutifs. Pour chaque loup, le taux de recouvrement quotidien moyen diminue les paires de jours 1-2 à 1-10, et bien que tous les loups aient des paires de jours où le recouvrement augmente par rapport aux paires de jours précédentes, les augmentations étaient négligeables.

DISCUSSION

La distribution spatiale des mouvements des loups fut en général caractérisée par l'usage récurrent d'un site de rendez-vous, alterné avec des déplacements vers d'autres zones de leurs territoires. Nos trouvailles confirment celles de nombreuses autres études (Murie 1944, Van Ballenberghe et al 1975, Mech et al 1998, Jedrzejewski et al 2001, Merrill and Mech 2003) mais fournissent bien plus de détails. L'utilisation des sites de rendez-vous par les loups est variée. Les 3 loups reproducteurs, ainsi que le loup 897, une femelle de 2 ans non-reproductrice, ont utilisé de manière considérable et régulière les sites de rendez-vous, et y étaient en général présents quotidiennement. La plupart du temps, les déplacements de tous les loups présents dans le site de rendez-vous comprenaient la visite de zones éloignées de ceux-ci. L'usage du site de rendez-vous par 2 membres non-reproducteurs de la meute de Pike Lake était moins régulier. Le loup 901, un mâle de 2 ans, non-reproducteur, a utilisé le site de rendez-vous régulièrement, mais son comportement général fut d'être présent pendant plusieurs jours consécutifs, puis d'être absent à peu près le même nombre de jours. Le loup 883, une femelle de 1 an, non-reproductrice, a été présente sur le même site de rendez-vous seulement 5 fois, pour des périodes de 2 jours chacune, sur les 32 jours de son étude GPS.

L'utilisation régulière des sites de rendez-vous par nos femelles reproductrices, et l'utilisation variée par nos loups non-reproducteurs est proche de ce qui a été découvert lors de précédentes études (Fritts and Mach 1981, Harrington and Mech 1982, Ballard et al. 1991). Van Ballenberghe et al. (1975) ont conclu que la présence irrégulière sur les sites de rendez-vous était caractéristique des femelles reproductrices, mais ces découvertes se fondaient uniquement sur 1 à 2 essais de location par jour, et doivent donc être considérées avec précaution. Bien que les femelles reproductrices se déplacent régulièrement loin des sites de rendez-vous, nous avons découvert qu'elles y étaient présentes pendant un certain moment quasiment chaque jour.

Bien que les tanières et les sites de rendez-vous soient les points clés de leurs déplacements, les loups marqués d'un collier GPS ont régulièrement visité différentes zones de leur territoire chaque jour, ce qui suggère que les loups adoptent un comportement rotationnel comme stratégie pour leurs provisions l'été (Jedrzejewski et al. 2001). Pendant l'été, les proies vulnérables (principalement les faons et les petites proies) sont nombreuses, mais elles peuvent être très éloignées, et les loups doivent parcourir des distances considérables dans leur territoire pour effectuer leurs provisions (Demma et al. 2007). Le taux moyen de chevauchement des reproducteurs est plus important que celui des non-reproducteurs, ce qui est probablement dû au fait que les reproducteurs doivent effectuer de nombreux allers et retours au site de rendez-vous pour s'occuper et nourrir les petits (Mech et al. 1999). La présence des loups non-reproducteurs sur les sites de rendez-vous est plus aléatoire, par conséquent leurs déplacements semblent plus nomades.

Bien que l'usage fréquent des sites de rendez-vous par les reproducteurs implique une réduction de l'espace parcouru lors des excursions de chasse, la diversité de routes au départ du camp leur permet de chasser dans des zones auparavant non visitées. Puisque les loups possèdent apparemment une représentation spatiale précise de leur territoire (Peters 1979) et changent leurs routes de chasse afin de surprendre leurs proies, ceci afin d'augmenter la réussite de leur chasse (Mech et al. 1998, Jedrzejewski et al. 2001), il semble de même que nos loups partent intentionnellement des sites de rendez-vous vers une zone différente de celle dont ils reviennent, ce qui est proche de ce que Mech et al. (1998) ont trouvé. Varier les itinéraires de chasse permet également aux loups reproducteurs de patrouiller efficacement et de maintenir leur territoire (Peter and Mech 1975, Jedrzejewski et al. 2001).

Dans notre zone d'étude, 2 membres de la meute de Pike Lake (883 et 901) ont un MCP commun à 70% pendant la période de 19 jours où ils étaient tous deux équipés du collier GPS ; pourtant ils se sont retrouvés ensemble pour seulement 2% des positions (Demma et al 2007). Bien que les loups soient rarement localisés ensemble, et qu'ils parcourent des zones du territoire distinctes tout au long de la période d'étude, ils furent localisés dans la même zone générale 10 des 19 jours, et tous deux se trouvaient au même emplacement dans des intervalles de 24h à plusieurs occasions (Demma 2007), ce qui nous porte à croire que bien que les membres d'une meute se déplacent rarement ensemble pendant l'été, ils demeurent toujours profondément associés lorsqu'ils sont loin de leur site de rendez-vous. Les raisons d'un tel comportement ne sont pas claires, mais une explication possible est qu'ils visitaient les restes de la carcasse de proie tuée par un autre (Demma 2007). Nous ne savons pas à quel point la nature distincte et variable des déplacements individuels des membres d'une meute affecte les résultats de la chasse, mais leur présence irrégulière leur permettrait sûrement de maintenir un certain effet de surprise lorsqu'ils chassent.

Nous ne savons pas si les loups font preuve de déplacements cycliques dans les zones où leurs proies principales (ongulées) sont regroupées durant l'été (e.g., élan ou caribou), mais Mech et al. (1998) ont découvert que les loups chassant les caribous dans les zones de terres désertiques (toundra) pendant et après le pic des mises-bas se déployaient depuis la tanière chaque jour jusqu'à ces lieux, et utilisaient plusieurs routes différentes pour le retour. Bien que ces loups chassent d'habitude sur des terres désertiques (toundra), leurs trajets quotidiens variables sont caractéristiques de déplacements cycliques, au moins lors des départs et des retours à la tanière. Des recherches plus approfondies nous permettraient de caractériser l'importance de tout déplacement cyclique du loup dans son territoire, dans le cadre de ces systèmes loup-proie.