

Dispersion des loups (*Canis lupus*) dans le nord-est du Minnesota, 1969-1989

Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989

ERIC M. GESE¹

Department of Fisheries and Wildlife, University of Minnesota, St. Paul, MN 55108, U.S.A.

AND

L. DAVID MECH²

U.S. Fish and Wildlife Service, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD 20708, U.S.A.

Received February 1, 1991

GESE, E. M., and MECH, L. D. 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989. *Can. J. Zool.* **69**: 2946–2955.

Résumé

Nous avons examiné les modèles de dispersion de loups gris (*Canis lupus*) munis d'émetteurs-radio au sein de 21 meutes de la forêt nationale Supérieure, au Minnesota, de 1969 à 1989. Au total, 316 loups (542 loups-années) ont été capturés, munis d'un émetteur et suivis durant 21 ans par radio ; 75 ont été identifiés comme étant des individus disperseurs, des mâles autant que des femelles. Huit pour-cent des adultes, 75 % des jeunes de 1 an et 16 % des louveteaux se sont dispersés. La plupart des loups quittaient la meute à l'âge de 11-12 mois pour se disperser et quelques-uns le faisaient à l'âge adulte. C'est surtout en février-avril et en octobre-novembre que se faisait la dispersion. Les adultes parcouraient de courtes distances pour se rendre dans des territoires voisins, alors que les loups plus jeunes et les louveteaux parcouraient de courtes ou de longues distances. Les taux de dispersion des jeunes et des petits étaient plus élevés lorsque la population augmentait ou déclinait et ils étaient faibles lorsque la population était stable. C'est chez les adultes qu'on enregistrait le plus haut taux de succès des accouplements et de reproduction, alors que les jeunes de 1 an avaient un taux moyen de succès d'accouplement et peu de succès de reproduction et ces taux étaient tous deux faibles chez les louveteaux. Les jeunes de l'année et les louveteaux qui parcouraient de courtes distances avaient plus de chance de se trouver un nouveau territoire, ce qui reflète probablement la disponibilité d'espaces vacants dans les territoires avoisinants. Trente-cinq pour-cent des loups d'âge connu sont restés dans leur territoire d'origine pendant plus de 2 ans ; deux loups y sont restés plus de 7 ans. L'âge, au moment de la dispersion, le succès de la dispersion et la tendance au départ ne semblent pas liés à la masse relative des louveteaux au moment de la capture.

INTRODUCTION

Deux aspects de la dispersion sont souvent distingués, celui de dispersion juvénile (« *natal dispersal* » Greenwood 1980) et celui de dispersion adulte (« *breeding dispersal* » Greenwood 1980). Le premier est utilisé pour un déplacement de l'animal entre le point de sa naissance et celui où il se reproduira, s'il survit et peut s'installer pour s'apparier. Le second s'applique à des animaux adultes, qui ont déjà participé à la reproduction mais qui se déplacent vers un autre site où ils participeront à nouveau à la reproduction. La dispersion joue un rôle important dans la structure génétique, la distribution spatiale, la taille, la longévité, la composition, et l'organisation sociale de beaucoup de populations animales (Hamilton 1972 ; Lidicker 1975 ; Taylor et Taylor 1977). Les diverses hypothèses évolutives, concernant l'action d'éviter l'endogamie, la concurrence pour la

reproduction et la concurrence alimentaire, ont été proposées de manière définitive pour les modèles de dispersion chez les mammifères (Greenwood 1980 ; Moore et Ali 1984 ; Waser 1985). Les causes approximatives du phénomène de dispersion incluent les changements physiologiques (Burt 1949 ; Blair 1953 ; Holekamp 1984), les agressions intraspécifiques (Wynne-Edwards 1962 ; Christian 1970), l'augmentation de la pression sociale avec une nourriture limitée associée à une densité accrue (Snyder 1961 ; Van Vleck 1968 ; Christian 1971), une limitation des possibilités de reproduction, et un chargement d'ectoparasites.

Beaucoup d'articles ont été édités concernant la dispersion des loups (Ballenberghe 1983 ; Messier 1985a ; Ballard et al 1987 ; Mech 1987 ; Fuller 1989), pourtant la majeure partie de ces informations sont anecdotiques et sont basées sur de petits échantillons. Pour évaluer en juste proportion la dispersion des loups et son rôle dans la colonisation de nouveaux territoires, le maintien d'une population de loups, et sa biologie, les informations à long terme sont nécessaires. Mech (1987) a examiné les modèles de dispersion de 18 jeunes loups du lac Perch au Nord-Est du Minnesota de 1973 à 1984, mais l'évaluation impliquait seulement une meute de loups. Cet article examine les modèles de dispersion de loups munis de colliers émetteurs, au sein de 21 meutes au Nord-Est du Minnesota de 1969 à 1989.

AIRE D'ETUDE

L'étude a été réalisée dans la Forêt Nationale Supérieure (SNF), près du lac St Louis et de la région de Cook au nord-est du Minnesota (48°N de latitude, 92°W de longitude).

METHODE

RESULTATS ET DISCUSSION

Au total, 316 loups ont été capturés et équipés des colliers émetteurs entre les années 1969 et 1989. Beaucoup de loups furent suivis moins d'un an et furent reportés comme individus disperseurs les années suivantes. Ainsi, les 316 loups équipés de colliers émetteurs ont été suivis pendant 542 loup-années, représentant 358 adultes, 63 yearlings, et 121 louveteaux-années. Des louveteaux et des yearlings ont été décalés dans les classes d'âge au fur et à mesure de leur vieillissement. Le rapport des sexes (162 mâles, 154 femelles) était peu différent de la parité.

Sexe et âge des individus qui se dispersent

Des 316 loups munis de colliers émetteurs, 75 ont été déterminés comme individus disperseurs. L'âge a été déterminé pour 48 (64%) animaux se dispersant.

Les animaux disperseurs étaient composés de 39 mâles et 36 femelles, dont 24 % étaient des adultes (n=18), 53% des yearlings (n=40), et 23% des louveteaux (n=17). Des 542 loup-années accumulés pendant l'étude, 5% concernait des adultes, 63% des yearlings, et 14% des louveteaux. Des disperseurs adultes, 12 étaient des mâles et 6 étaient des femelles ; des disperseurs d'un an, 21 étaient des mâles et 19 étaient des femelles ; et des louveteaux, 6 étaient des mâles et 11 étaient des femelles.

La plupart des loups se dispersant ont quitté leur territoire natal à l'âge louveteaux ou yearling (Fig. 1). Beaucoup de loups ont quitté leur meute à l'âge de 11-12 mois, avec un autre pic à 17-19 mois.

Quelques animaux retardent « leurs départ » jusqu'à ce qu'ils soient adultes. Un loup d'âge connu n'a pas dispersé de sa meute natale avant qu'il n'ait atteint l'âge de 54 mois.

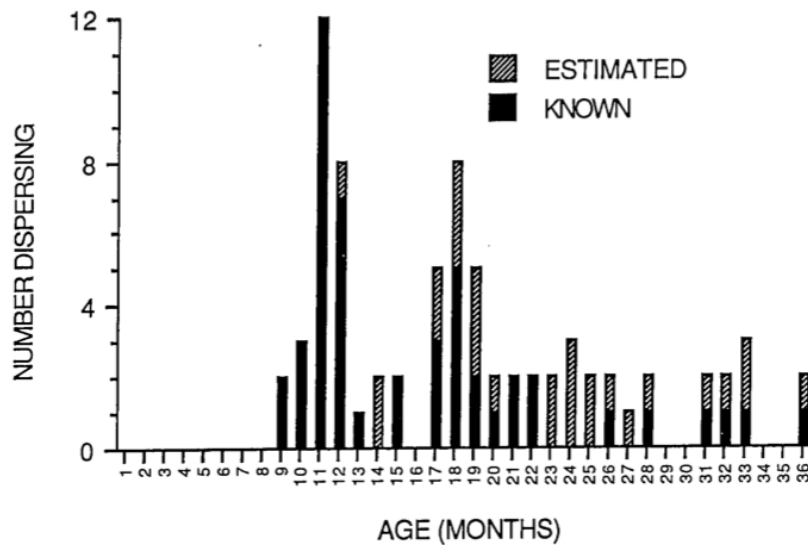


Fig. 1. Âge à la dispersion pour 48 loups d'âge connu et 27 d'âge estimé, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

Beaucoup d'études ont relaté la dispersion de loups. Ballard et *al* (1987) ont rapporté que 38 (28%) des 135 loups suivis se sont dispersés de leur secteur natal ; 74% de ces individus étaient des mâles et 40% étaient des femelles, et 50% des mâles avaient ≤ 24 mois. Peterson et *al* (1984) ont trouvé que 21 des 64 loups suivis par radio-pistage s'étaient dispersés de leurs meutes d'origines ; parmi ces individus disperseurs, aucune classe de sexe n'était plus importante, et 11 des 21 animaux étaient des yearlings. Fritte et Mech (1981) ont rapporté seulement 8 cas de dispersion parmi 39 loups au Nord-Ouest du Minnesota ; 7 de ces 8 animaux avaient < 24 mois. Dans Fuller (1989) comme dans notre étude, nous n'avons trouvé aucune différence dans le sexe-ratio parmi les disperseurs au Minnesota.

La tendance commune dans la dispersion de loups est une prépondérance de jeunes animaux. Les loups peuvent devenir sexuellement mûrs dès l'âge de 10 mois (Medjo et Mech 1976). Dans le cas de loups captifs, Zimen (1976) a noté que des jeunes individus de bas-rang exhibent des tendances de dispersion, apparemment en réponse aux agressions intraspécifiques ; car les adultes peuvent regarder ces jeunes loups comme des concurrents. Cette agression accrue pendant la saison de reproduction peut être déclenchée par la sécrétion d'hormones reproductrices (Seal et *al* 1979).

Le faible nombre de proies peut également forcer les jeunes loups subalternes à quitter leur meute, ou à la laisser volontairement (Zimen 1976, 1982). Messier (1985a) et Ballard et *al* (1987) ont rapporté un taux plus élevé de yearlings se dispersant dans un secteur à faible densité de proies, que dans un secteur à densité de proies élevée. Sur l'île Royale, la dispersion des loups a augmenté quand le nombre de proies a diminué (Peterson et Page 1988).

Période de dispersion

La fréquence des départs a varié tout au long de l'année. La plupart des loups ont dispersé à partir du mois de février jusqu'à avril et d'octobre à novembre. Les mâles et les femelles ont suivi cette tendance, mais la dispersion des femelles a atteint un pic en avril, et la dispersion des mâles en

octobre (Fig. 2). La dispersion des adultes a atteint un pic en février et en octobre, celle des yearlings a atteint un pic en avril et Octobre-Novembre, et celle des louveteaux a atteint un pic de février à avril (Fig. 3).

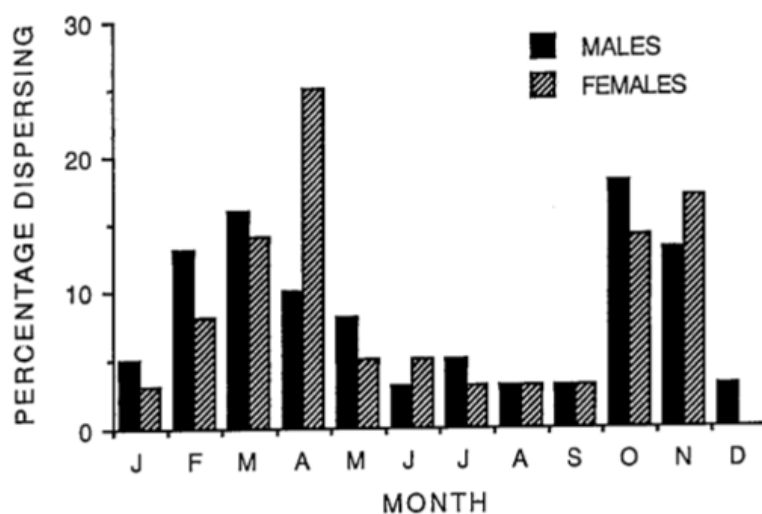


Fig. 2. Mois de dispersion de 39 loups mâles et 36 femelles, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

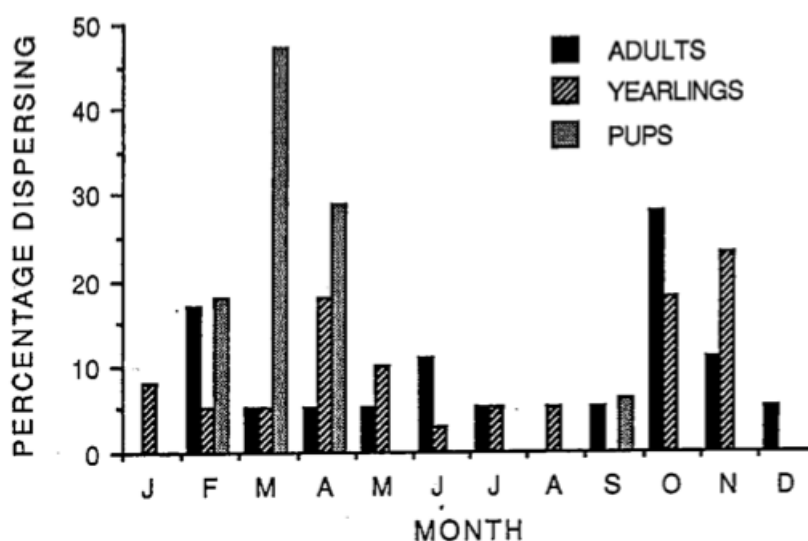


Fig. 3. Mois de dispersion pour trois classes d'âge de loups dispersés, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

En Alaska, Ballard et al (1987) ont rapporté le cas de loups se dispersant principalement à partir du mois d'avril jusqu'à juin et du mois d'octobre à novembre. Fuller (1989) a rapporté que la plupart des louveteaux se dispersent de janvier à mars, et les loups plus vieux se dispersent de septembre à avril. La plupart des autres études (Fritte et Mech 1981 ; Mech et Hertel 1983 ; Peterson et al 1984) ont montré que la dispersion des loups se produit habituellement pendant la saison de reproduction, quand l'agression est importante (Zimen 1976), ou avant les naissances. Les études des loups captifs ont montré que les adultes reproducteurs étaient plus agressifs envers les autres membres de la meute, pendant la saison de reproduction (Rabb et al 1967 ; Zimen 1976 ; Packard et al 1983).

Le pourcentage annuel des loups se dispersant a changé au fil des années (Fig. 4). La dispersion a augmenté de 1970 à 1974, puis a diminué l'année 1981. Deux hausses de dispersion se sont produites en 1984 et 1988. La dispersion a été estimée en divisant le nombre de disperseurs en année donnée par le nombre de loups avec les colliers-émetteurs en état de fonctionnement cette même année. Les évaluations étaient influencées par la variation élevée du nombre de yearlings munis de colliers, donc des individus pris en compte pour les calculs de dispersion, mais reflètent probablement le cas général des cas de dispersions.

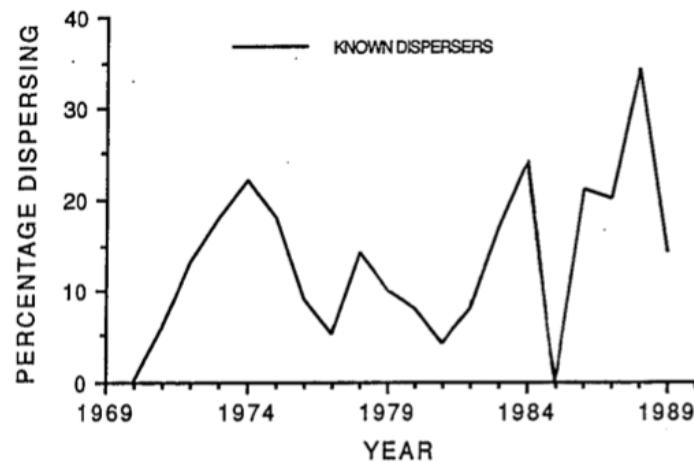


Fig. 4. Tendence générale de la dispersion annuelle des loups, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

De 1969-1970 à 1974-1975 la population de loups a diminué rapidement (Mech 1986), de 1975-1976 à 1984-1985 le taux de déclin a chuté et la population s'est stabilisée à un niveau faible, et de 1985-1986 à 1988-1989 le taux d'accroissement était faible mais en augmentation (Mech données non publiées). Pendant le déclin important, la dispersion des yearlings était de 70% et celle des louveteaux de 19% (tableau 1). Lorsque la population s'est stabilisée, 47% des yearlings et 4% des louveteaux quittaient leur meute. Pendant la phase d'augmentation récente, la dispersion des yearlings atteignait 83%, et celle des louveteaux 35%. La dispersion des loups adultes était indépendante des changements de niveau de population. Les yearlings et les louveteaux se sont dispersés à une fréquence plus élevée pendant les phases de déclin et d'augmentation que pendant celle plus stable.

Le niveau élevé de dispersion des yearlings pendant le déclin de la population était probablement dû à une baisse de population de cerfs de virginie. Une baisse de proie a souvent comme conséquence un taux plus élevé de départs (Messier 1985a ; Ballard et al 1987 ; Peterson et Page 1988), et peut être causé par la concurrence pour l'accès aux ressources. Quand la population de cerfs de virginie s'est stabilisée, la dispersion des yearlings et des louveteaux a nettement diminué. L'abondance de nourriture et la densité de loup se sont équilibrées, ce qui eût comme conséquence une meilleure survie des louveteaux. Pendant l'augmentation récente de la population, les proies devenant plus abondantes, la dispersion des yearlings et des louveteaux était en augmentation. La concurrence des ressources peut avoir diminué avec l'augmentation du nombre de proies, mais il y avait tout de même une concurrence pour la rencontre des partenaires avec les animaux « immobiles », favorisant de nouveau les départs pour trouver un compagnon.

Tableau 1. Interaction entre les différentes phases de changement de la population de loups et les schémas de dispersion, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

	Population trend	Age-class	No. of wolves available	Wolves dispersing	
				No.	%
1969–1970 to 1974–1975	Decline	Adult	76	5	7
		Yearling	10	7	70
		Pup	32	6	19
1975–1976 to 1984–1985	Stable	Adult	193	10	5
		Yearling	30	14	47
		Pup	66	3	4
1985–1986 to 1988–1989	Increase	Adult	89	3	3
		Yearling	23	19	83
		Pup	23	8	35

Distance et direction de dispersion

Les loups ont parcouru de 8 à 354 kilomètres après avoir quitté leurs territoires. Le plus long déplacement a été fait par un mâle âgé d'un an en 1987. La distance minimum moyenne parcourue par tous les disperseurs était de 77 kilomètres (médiane 35 kilomètres). La distance moyenne minimum parcourue était de 88 kilomètres (médiane 49 kilomètres) pour les mâles et de 65 kilomètres (médiane 37 kilomètres) pour les femelles. La distance minimum moyenne parcourue par les adultes, les yearlings, et les louveteaux étaient respectivement de 36 (médiane 19 kilomètres), 87 (médiane 38 kilomètres), et 95 kilomètres (médiane 66 kilomètres).

La distribution de la distance minimum parcourue par les loups dans les trois classes d'âge a prouvé que les adultes des deux sexes ont habituellement parcouru < 50 kilomètres de leurs territoires (Fig. 5). Les mâles d'un an se sont dispersés sur de courtes (< 50 km) et de longues distances (> 200 km), tandis que les femelles d'un an ont principalement dispersé sur de plus courtes distances. Les louveteaux ont dispersé de la même façon, quel que soit leur sexe sur des distances modérées, avec quelques cas de longues distances (Fig. 5). La distribution des distances parcourues, était sensiblement différente entre les trois classes d'âge.

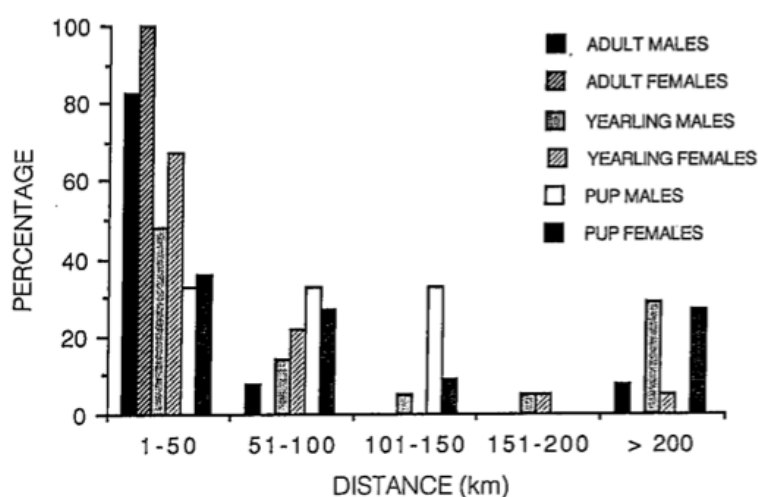
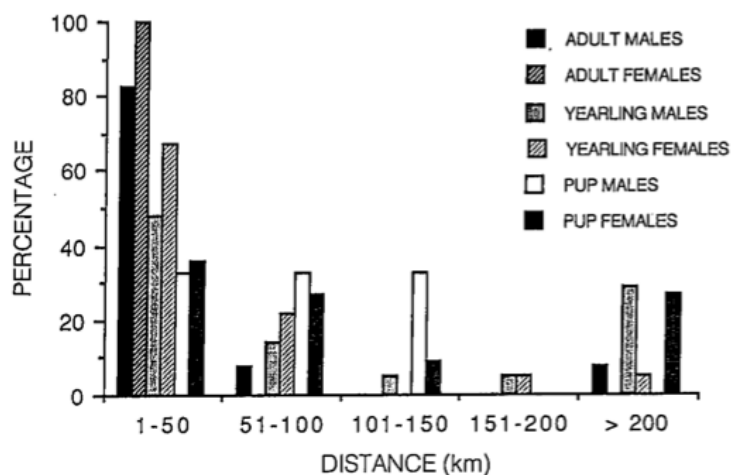


Fig. 5. Distance parcourue par les loups en dispersion dans trois classes d'âge, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

Le nombre de territoires sur lesquels les loups en dispersion sont passés, comme la distance parcourue, a été lié à l'âge (tableau 2). Dans la plupart des cas, les adultes ont traversé un territoire

adjacent ou voisin (tableau 2). Beaucoup de yearlings et la plupart des louveteaux ont dispersé sur des territoires voisins.

Tableau 2. Pourcentage de loups de trois classes d'âge se dispersant sur différents nombres de territoires éloignés du territoire d'origine, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989



Dans certaines études, une distance de dispersion très éloignée a différé suivant les sexes. Les mâles prédominent dans les dispersions de longues distances, citées dans les publications (Van Camp et Gluckie 1979 ; Ballard et al 1983 ; Fritte 1983). Peterson et al (1984) ont trouvé que des femelles ont dispersé sur des distances plus courtes que des mâles. En revanche, Ballard et al (1987) ont rapporté que des femelles avaient dispersé plus loin que des mâles. Dans Fuller (1989), Mech (1987), et dans cette étude, aucune différence dans la distance de dispersion n'a été trouvée entre les mâles et les femelles.

Au Nord-Ouest du Minnesota, les loups pouvaient trouver rapidement un secteur vacant, en parcourant de courte distance depuis leur secteur de naissance, en raison de la faible densité avec une population de loups en extension (Fritte et Mech 1981), tandis que Messier (1985a) a cité des déplacements de loups sur de grandes distances, pour trouver un territoire en raison de la saturation des habitats.

Au commencement, les déplacements se sont faits vers le Sud-Ouest 31% du temps, 27% le nord-est, 25% le nord-ouest, et 16% le sud-est. Les adultes et les yearlings ont dispersé également dans toutes les directions, tandis que les louveteaux ont dispersé principalement au sud-ouest. Les mâles de tous les âges ont dispersé également dans toutes les directions, tandis que les femelles ont eu tendance à éviter le Sud-Est (10%).

La direction finale vers laquelle un loup a accompli son déplacement de dispersion pour s'installer dans un nouveau territoire, ou a été tué, était le Sud-Ouest 31% du temps, 28% le nord-ouest, 26% le nord-est, et 15% le sud-est. Les adultes et les yearlings se sont généralement installés dans toutes les directions, tandis que la plupart des louveteaux se sont installés principalement au Sud-Ouest (Fig. 6). Les mâles de toutes les classe d'âges se sont installés la plupart du temps au nord et ont eu tendance à éviter le Sud-Est ; en revanche, les femelles se sont installées au Sud-Ouest, mais ont également évité le Sud-Est (Fig. 7). L'action d'éviter le Sud-Est est probablement dû au lac supérieur, agissant comme une barrière à la dispersion. Quel que soit le loup se dispersant à l'Est est forcé par l'emplacement du lac, d'aller vers le Nord-Est ou le Sud-Ouest le long du Lakeshore.

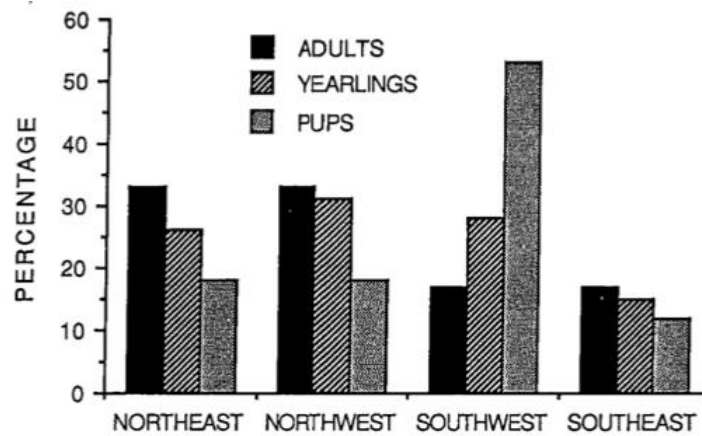


Fig. 6. La direction finale, par rapport au territoire natal, dans laquelle les loups dispersés de trois classes d'âge se sont installés, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

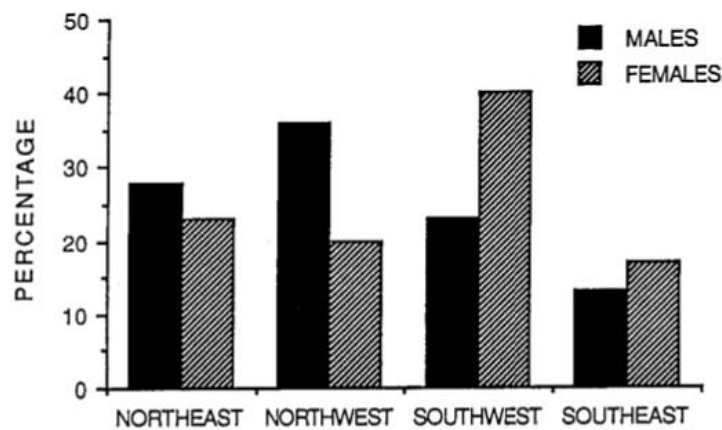


Fig. 7. Direction finale, par rapport au territoire natal, dans laquelle les loups mâles et femelles en dispersion se sont installés, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

Succès de dispersion

Le succès d'un loup pour trouver un territoire vacant ou pour être admis dans une meute pour former un couple, et pour produire des jeunes, détermineront en somme son succès de reproduction. Nous avons constaté que l'âge du loup affecte son succès de dispersion (tableau 3). Les animaux des trois âge-classes ont également réussi à s'installer dans de nouveaux territoires. **Les adultes ont eu un succès d'installation le plus important**, les yearlings modérément, et les louveteaux le plus faible. Les adultes ont eu plus de succès à se reproduire après la dispersion que les yearlings et les louveteaux (tableau 3).

Tableau 3. Pourcentage de réussite de l'installation, de l'accouplement et de la mise-bas dans un nouveau territoire pour les loups dispersés de trois classes d'âge, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

Age at dispersal	Settled		Paired		Denned	
	%	n	%	n	%	n
Adult	83	18	87	15	67	15
Yearling	68	31	61	28	31	26
Pup	67	12	25	8	25	8
χ^2	1.62		8.54		6.15	
P	>0.25		<0.025		<0.05	

La dispersion définitive, la plupart du temps sur de courtes distances (Fig. 5), a eu un degré élevé de succès pour l'installation, la formation d'un couple, et la production de jeunes dans un nouveau territoire (tableau 3). Nous avons étudié le rapport entre la distance de dispersion et le succès d'installation, en examinant la distribution des distances de dispersion pour les disperseurs qui ont réussi ou pas. Pour des adultes, la dimension de l'échantillon des disperseurs lointains était trop faible pour une analyse appropriée. Pour les yearlings et les louveteaux, il y avait un rapport significatif entre la distance de dispersion et le succès d'installation (tableau 4). Plusieurs des yearlings et des louveteaux se sont installés avec succès lors de déplacements sur de courte distance depuis leur territoire natal, tandis que les loups qui ont dispersé plus loin ont moins réussi. Peut-être que des adultes sont acceptés, ou peuvent s'établir, dans un nouveau secteur sur une distance courte en raison de leur taille, de leur âge, de leur expérience, et de leur maturité sexuelle. **En revanche, quand un yearling ou un louveteau disperse, la disponibilité de territoires vacants dans des secteurs voisins déterminera probablement leur succès d'installation.** S'il n'y a aucune disponibilité, les jeunes loups se déplacent probablement plus facilement en raison de leur jeunesse, de leur inexpérience, et immaturité sexuelle, ainsi ils continuent à disperser plus loin. Le temps nécessaire pour s'installer et former un couple dans un nouveau secteur était semblable parmi tous les âges, mais le degré de succès était élevé pour les adultes, moyen pour les yearlings et faible pour les louveteaux.

Tableau 4. Relation entre la distance de dispersion du territoire natal et le succès de l'installation du loup dans un nouveau territoire, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

Distance dispersed (km)	No. of adults		No. of yearlings and pups	
	Successful	Unsuccessful	Successful	Unsuccessful
1-50	13	3	21	3
51-100	1	0	3	4
101-150	0	0	0	3
151-200	0	0	0	1
>200	1	0	4	3
χ^2	0.64		15.19	
P	>0.95		<0.005	

Le succès dépend de l'abondance des proies, de la disponibilité des territoires vacants, et de la survie des compagnons (Fuller 1989). Fritte et Mech (1981) ont rapporté un degré élevé de succès d'installation pour les individus ayant trouvé un secteur vide et un compagnon (Nord-Ouest du Minnesota), dans un secteur de faible abondance de proies et de population insaturée de loups. Ils supposent que les disperseurs ont joué un rôle important dans l'augmentation de la population du Nord-Ouest du Minnesota, en créant de nouvelles meutes dans des secteurs exempts d'unités sociales existantes (Fritte et Mech 1981). Peterson et al (1984) ont trouvé un succès élevé d'animaux se dispersant sur la péninsule de Kenai (Alaska), lorsque les proies étaient abondantes. Ballard et al (1987) ont montré, dans un secteur à faible densité de loup et beaucoup de secteurs vides dû à une exploitation humaine, que la plupart des loups seuls sont allés par la suite avec des membres d'autres meutes, ou se sont accouplés avec un autre loup, ou ont été acceptés par un adulte dans une meute existante.

Les adultes et les yearlings ont dispersé dans toutes les directions, tandis que les louveteaux ont favorisé le Sud-Ouest. Nous avons examiné le rapport entre la direction finale de la dispersion et le succès d'installation, d'accouplement, et de production de jeunes, dans leur nouveau territoire pour tous les loups. Nous avons constaté que pour tous les âges combinés, le succès d'installation, d'accouplement, et de production de jeunes n'a pas différencié de manière significative pour les quatre cercles directionnels (tableau 5).

Nous avons examiné le rapport entre les changements de taille des populations de loups et le succès d'installation, de formation d'un couple et de production de jeunes. Nous n'avons trouvé aucun rapport significatif entre le succès et les changements de population, pour aucune de ces trois classes d'âge (tableau 6). Apparemment, les changements de population ont affecté les taux de dispersion des yearlings et des louveteaux, mais pas le succès de dispersion. Notre constatation est que le succès de dispersion n'a pas été influencé par des changements de population, par le succès apparemment élevé de la formation des couples et par le devenir d'une unité sociale, pour une population en extension (Fritte et Mech 1981). Cependant, la population du SNE était **saturée**, par conséquent aucun territoire n'était disponible, tandis qu'au nord-ouest du Minnesota, la population de loups qui était nouvellement protégée pouvait offrir des territoires **vacants** (Fritte et Mech 1981).

Tableau 5. Pourcentage de réussite de l'installation, de l'appariement et de la mise en terrier pour les loups se dispersant dans quatre directions finales, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

	% settled	% paired	% danned
Northeast	64	61	45
Southeast	82	80	33
Southwest	72	50	25
Northwest	71	69	61
χ^2	0.90	2.65	4.26
<i>P</i>	>0.75	>0.25	>0.10

Tableau 6. Pourcentage de réussite de l'installation, de l'accouplement et de la mise en gîte de loups de trois classes d'âge au cours de trois phases de changement de population, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

Age-class	Population trend	% settled	% paired	% danned
Adult	Decline	80	80	60
	Stable	90	89	62
	Increase	67	100	100
	χ^2	1.01	0.67	1.69
	<i>P</i>	>0.50	>0.50	>0.25
Yearling	Decline	60	60	40
	Stable	60	56	25
	Increase	73	64	29
	χ^2	0.65	0.18	0.34
	<i>P</i>	>0.50	>0.90	>0.75
Pup	Decline	100	0	0
	Stable	83	50	50
	Increase	25	25	25
	χ^2	5.12	1.34	1.34
	<i>P</i>	>0.05	>0.50	>0.50

Durée de dispersion

La durée de la dispersion s'est étendue de 1 semaine à 12 mois. Les loups adultes ont mis en moyenne $2,9 \pm 4$ mois entre le départ et l'installation ; les yearlings et les louveteaux ont mis en moyenne $2,0 \pm 2,8$ et $4,1 \pm 3,5$ mois, respectivement. Les mâles adultes ont mis sensiblement plus de temps que les femelles adultes (tableau 7). Aucune différence n'a été observée entre les sexes en ce qui concerne les yearlings et les louveteaux. La période entre la dispersion et la formation d'un couple avec succès, dans un nouveau territoire, variait de 1 semaine à 11 mois. Les adultes, les

yearlings, et les louveteaux ont mis en moyenne $3,7 \pm 3,9$, $2,2 \pm 2,5$, et $5,1 \pm 4,7$ mois, respectivement, entre leur départ et la formation d'un couple. Quel que soit la classe d'âge, il n'y avait aucune différence significative entre la période de dispersion et l'accouplement (tableau 7). Ces temps sont estimés seulement à partir d'individus qui ont réussi à s'installer et à s'accoupler.

Fritte et Mech (1981) ont rapporté un intervalle de temps court entre le départ et la formation d'un couple pour des loups au Minnesota du Nord-Ouest et ont cru que ceci indiquait une abondance de disperseurs dans une population non saturée de loups, avec une faible abondance de proies. En revanche, dans un secteur à faible disponibilité de proies, les loups ont dû disperser plus loin et voyager plus longtemps à la recherche de secteurs vides favorables à la reproduction (Messier 1985a, 1985b).

Tableau 7. Nombre de mois entre la dispersion, l'installation et l'accouplement pour les loups radios-équipés de trois classes d'âge, Superior National Forest, Minnesota, 1969-1989

Age-class	Sex	Settled			Paired		
		Mean	SD	n	Mean	SD	n
Adult	M	4.4*	4.7	9	4.9	4.5	9
	F	0.8	1.1	6	2.1	2.4	6
Yearling	M	3.0	4.1	7	3.5	3.7	6
	F	1.2	0.9	9	1.9	1.0	8
Pup	M	4.2	2.5	3	4.0	—	1
	F	4.1	4.0	7	5.4	5.3	4

*Significantly different from females in the same age-class; Student's *t*-test, $P < 0.05$.

Philopatrie natale contre dispersion

Nous avons examiné la prédominance d'animaux philopatrics (Waser et Jones 1983) et la dispersion pour les loups d'âge connu puisque capturés au stade louveteaux. Des 171 louveteaux capturés, 139 étaient équipés d'un radio-émetteur. De ces derniers, 74 louveteaux (dont nous connaissons la destinée) sont restés pendant > 1 année. Durant la 1^{ère} année, 17 louveteaux (23%) ont dispersé. Pendant leur 2^{ème} année, 25 ont dispersé, portant le total à 42 loups (57%) dispersant dans un délai de 2 ans. Quatre loups ont dispersé entre 28 et 32 mois, et deux quand ils avaient plus de 41 mois, portant ainsi le total de disperseurs à 48 (65%) des 74 animaux dont le destin a pu être déterminé. Les 26 loups restants sont restés dans leurs territoires natals pendant > 2 années. Beaucoup de ceux qui sont restés furent par la suite tués, ou pour la dernière fois, situés dans leur territoire natal, avant la panne du radio-émetteur à l'âge de 2 ou 3 ans. Sept loups avec les émetteurs en fonction sont restés dans leur territoire natal, après 3 ans ; deux loups sont restés > 7 ans.

Les yearlings et les autres membres de la meute n'influencent pas nécessairement la survie des louveteaux (Harrington et Mech 1982 ; Harrington et al 1983 ; Peterson et al 1984). Il est probable que les louveteaux qui restent, soient des dominants (Packard et Mech 1983), ayant un but certain de se reproduire dans la meute. Les loups philopatrics ont l'avantage d'acquérir un territoire proche, aussi bien qu'une survie accrue, en restant dans un territoire familial (Packard et Mech 1983 ; Peterson et al 1984 ; Messier 1985a).

Effet du poids sur la dispersion

Nous avons examiné le rapport entre le poids et l'âge lors de la dispersion, en utilisant le poids relatif des louveteaux (Van Ballenberghe et Mech 1975 ; Harrington et al 1983), ce qui a permis d'avoir des comparaisons valables ; nous n'avons trouvé aucun rapport significatif. Nous pouvions seulement capturer des louveteaux à partir d'août jusqu'à novembre, par conséquent nous ne pouvions pas surveiller leurs poids, au moment précis de la dispersion. En outre, comme les louveteaux se développent tout au long de la période de capture, nous ne pouvions pas directement comparer les poids d'individus attrapés, à cause des âges différents.

Nous n'avons également trouvé aucun rapport différent entre le poids relatif du disperseur et son succès de dispersion. Nous avons divisé les poids relatifs en trois classes : **léger** (<85% du poids relatif), **moyen** (85-115% du poids relatif) et **lourd** (> 115% du poids relatif), et avons examiné l'interaction entre la classe de poids et le succès de l'accouplement, de l'installation, et des mises bas. Il n'y avait aucune interaction significative entre la classe relative de poids et l'installation réussie, ou la reproduction.

Les analyses ci-dessus ont concerné seulement la cohorte de dispersion, ainsi nous avons également étudié l'interaction entre la classe relative de poids et la tendance d'accouplement réussie pour que le louveteau disperse. Nous avons constaté que 64% des louveteaux philopatrics avaient un poids relativement moyen, tandis que 23% des louveteaux disperseurs étaient légers, 44% étaient moyens, et 33% étaient lourds. Peut-être que les louveteaux plus légers sont les individus de rang inférieur dans le groupe (Knight 1978) et reçoivent la majeure partie de l'agression des compagnons plus grands ; ainsi, ils ne maintiennent pas leur poids en raison d'une moindre consommation de nourriture, ce qui entraîne des départs.

Incursions de pré-dispersion

Les incursions en dehors du territoire natal avant la dispersion étaient communes, pour beaucoup d'animaux disperseurs définitifs. **Le nombre d'incursions s'est étendu de 0 à 5, avec une moyenne de 0,97 incursions par loup disperseurs.** Quarante-sept pour cent (47%) des disperseurs n'ont fait aucune incursion, 31% ont fait 1 voyage, 11% ont fait 2 voyages, et 11% ont fait ≥ 3 voyages en dehors du territoire avant la dispersion. Les louveteaux philopatrics ont fait une moyenne de 0,81 incursions chacune (gamme 0 à 5). Cinquante-neuf pour cent (59%) des louveteaux philopatrics n'ont fait aucun voyage, 22 % ont fait 1 voyage, 7 % ont fait 2 voyages, et 11 % ont fait ≥ 3 voyages pendant l'année dans leur territoire natal, avant la mort ou la panne radio. Le nombre d'incursions entreprises par les individus se dispersants et les loups philopatrics n'a pas différencié de manière significative.

La **durée** des incursions extraterritoriales s'est étendue de 2 à 40 jours. **Les incursions conduites par des disperseurs et des louveteaux philopatrics ont duré en moyenne respectivement 14 jours** (gamme 2 à 40 jours) et 13 jours (gamme 2 à 27 jours). Les incursions des disperseurs duraient < 1 semaine (32%), de 1 à 2 semaines (26%), de 2 à 3 semaines (19%), ou > 3 semaines (23%). Les incursions faites par les louveteaux philopatrics duraient < 1 semaine (28%), 1 à 2 semaines (22%), 2 à 3 semaines (39%), ou > 3 semaines (11%). Dans les deux cas, aucune différence de durée sensible n'est observée.

La **distance** parcourue pendant les incursions extra-territoriales était en moyenne de 25 kilomètres (gamme 8 à 71 kilomètres) et 21 kilomètres (gamme 10 à 40 kilomètres) pour les louveteaux disperseurs ou philopatriques respectivement. Pendant une incursion de prédispersion, les disperseurs et les louveteaux philopatriques ont habituellement favorisé le Sud-Ouest (39%) ou le Nord-Ouest (29%) et ont évité le Sud-Est (14%) et le Nord-Ouest (18%). La direction de l'incursion n'a pas différé entre les disperseurs et les louveteaux philopatriques.

Le phénomène de pré-dispersion exécuté par les loups est bien connu (Fritte et Mech 1981 ; Van Ballenberghe 1983 ; Messier 1985a ; Fuller 1989). Les loups en dispersion montrent une variété de modèle de déplacement avant et après le départ du territoire natal. **Dans certains cas, la pré-dispersion a semblé être progressive, avec beaucoup de déplacements extraterritoriaux précédents, tandis que dans d'autres cas, les yearlings l'ont quitté rapidement** (Fritte et Mech 1981 ; Van Ballenberghe 1983 ; Mech 1987).

Fritte et Mech (1981) ont rapporté que la plupart des jeunes loups qui ont quitté leur territoire de façon précoce, ont formé de nouvelles unités sociales avec une probabilité élevée concernant le succès de reproduction, pour le cas d'une population à faible densité, nouvellement protégée et en augmentation. En Alaska, Van Ballenberghe (1983) a constaté que quelques loups sont revenus dans leur territoire, après une incursion de pré-dispersion, probablement en raison de la faible probabilité de rencontrer des conditions favorables dans une population en grande partie saturée.

Modèle de dispersion d'individu d'une même meute

Nous avons étudié la dispersion de louveteaux d'une même portée par rapport à la période, à la distance, et à la direction de dispersion. Les 48 disperseurs d'âge connu proviennent de 19 meutes. De ces meutes, nous avons eu seulement six paires et un trio qui ont dispersé ; aucun de ces louveteaux n'a dispersé ensemble. Deux paires ont quitté leur territoire pendant le même mois, mais ont dispersé dans des directions opposées. La plupart des louveteaux se sont dispersés à 5-6 mois d'intervalle. Les deux louveteaux du trio se sont dirigés dans la même direction, mais à 1 mois d'écart, et ils étaient à 72 kilomètres de distance quand leur déplacement de dispersion fut terminé. Deux paires de louveteaux ont dispersé approximativement à la même distance de leur territoire natal, mais dans différentes directions et à 5 mois d'écart.

Nous avons également examiné la période, la distance, et la direction choisie pour des louveteaux nés dans la même meute sur plusieurs années consécutives. La meute du Lac Perch (Mech 1987) a montré un degré élevé de variations dans ses modèles généraux de dispersion, utilisant des stratégies diverses en réponse aux occasions environnementales. Une autre meute (n=5) a montré une variation semblable pour des jeunes de mêmes parents sur plusieurs années consécutives, dispersant dans différentes directions et différentes distances à différents âges. De 14 portées nées au cours d'années différentes, seulement une fois deux jeunes de même parents (mâle) de différentes années ont dispersé dans la même direction avec une même distance, et se sont associés par la suite entre eux dans la même nouvelle meute et le même territoire.

La dispersion des parents n'influence apparemment pas celle de leur progéniture, ceci est illustré par un cas qui concerne un mâle adulte qui a dispersé à l'âge de 41 mois et à 14 kilomètres de distance vers le sud-est. Sa progéniture a également dispersé sur de courtes distances (19 et 11 kilomètres), mais dans différentes directions (sud-ouest et nord-ouest) et à différents âges (15 et 20 mois). Ainsi, il s'avère que les loups ont de grandes variations dans leurs modèles de dispersion, et

les individus génétiquement proches, montrent des différentes caractéristiques de dispersion (Mech 1987). La plasticité dans les stratégies de dispersion serait positive, en tenant compte de l'adaptation aux conditions environnementales. Les parents avec leur progéniture qui peuvent disperser sur de courtes distances, dans des territoires adjacents, ou sur de longues distances, faciliteront considérablement la survie et la propagation de leurs gènes.

Les dernières théories tentent d'expliquer que la dispersion des loups vise à éviter la concurrence des ressources, la concurrence de compagnons, et l'endogamie. Le rôle de chacun de ces facteurs dans la dispersion des loups est seulement spéculatif et exige davantage d'examen et d'essais. Il est évident que la concurrence des ressources alimentaires, pourrait jouer un rôle dans la dispersion des loups. Au Sud-Ouest du Québec, deux femelles d'un an ont eu tendance à se dissocier du groupe pour faire par la suite des incursions en dehors du territoire pendant des périodes de faible disponibilité de carcasses d'orignaux (Messier 1985a). Quand les proies ont décliné sur l'île Royale, un nombre plus important de loups ont quitté leurs meutes (Peterson et Page 1988). Pendant des périodes de disette alimentaire, l'agression peut augmenter au sein d'une meute, forçant de jeunes animaux subalternes à partir (Zimen 1976). L'agression augmente également pendant la saison de reproduction (Zimen 1976), au moment où la plupart des loups d'un an dispersent typiquement.

La compétition pour la recherche d'un compagnon joue également un rôle dans la dispersion des loups. Le stress augmente pendant la saison de reproduction, avec une augmentation concomitante de l'agression des loups dominants envers les dominés (Rabb et al 1967 ; Zimen 1982). Peut-être que les jeunes devenant matures, sont regardés par les plus anciens comme de futurs concurrents. L'état de frustration pour les animaux de la meute natale avant la dispersion est bien expliqué (Messier 1985a ; Mech 1987 ; Fuller 1989).

On **pense** que l'endogamie au sein d'une meute est chose commune (Mech 1966 ; Woolpy et Eckstrand 1979 ; Mech 1987). Les accouplements incestueux se produisent en captivité (Packard et al 1985) et probablement dans la nature (Peterson et al 1984). L'occurrence d'une dispersion sur de courte distance pour des meutes adjacentes contenant des individus potentiellement connexes aux disperseurs, plus l'observation de beaucoup d'animaux issus de longues dispersions, indiquent qu'un équilibre au sujet de l'endogamie peut exister (pour plus de détails voyez Mech 1987).

Nous proposons que les parents maximisent leur succès reproducteur de vie en produisant des jeunes (gènes) capable d'être des dominants dans une meute (Packard et Mech 1983), en se déplaçant sur un territoire adjacent, ou en dispersant sur une longue distance, doivent être des conditions (c.-à-d., des ressources ou des compagnons) satisfaisantes. La plasticité fournie par la disponibilité de différentes stratégies de dispersion (y compris la non dispersion) permet à un loup individuel de répondre à différentes occasions environnementales et sociales, augmentant de ce fait ses chances de survie et de passer ces traits à de futures générations.