

Utilisation des sites de rendez-vous en automne et en hiver par les loups dans le nord-est du Minnesota

Fall and Winter Homesite Use by Wolves in Northeastern Minnesota

FRED H. HARRINGTON¹ and L. DAVID MECH^{2,3}

¹Department of Psychology, Mount Saint Vincent University, Halifax, Nova Scotia B3M 2J6

²Patuxent Wildlife Research Center, U.S. Fish and Wildlife Service, Laurel, Maryland 20811

³Mailing address: North Central Forest Experiment Station, 1992 Folwell Avenue, St. Paul, Minnesota 55108

Harrington, Fred H., and L. David Mech. 1982. Fall and winter homesite use by Wolves in northeastern Minnesota. *Canadian Field-Naturalist* 96(1): 79-84.

Résumé

L'utilisation des sites de rendez-vous une fois que les loups (*Canis lupus*) les ont abandonnés a été étudiée au moyen de la radio télémétrie et des sessions de hurlements provoqués. Cette étude concerne deux meutes, qui se situent dans la Forêt Nationale Supérieure au Minnesota. Les louveteaux, les yearlings, et les adultes sont revenus par intermittence aux anciens sites de rendez-vous et ce jusqu'à quatre mois après avoir abandonné les lieux. Ils y sont habituellement revenus après une séparation avec le reste de la meute prolongée en début d'automne. Les retours ont parfois excédé une semaine. Certains sites de rendez-vous préférés en été furent revisités plus fréquemment. Les visites ont diminué au fil de la saison, soit parce que les tentatives de localiser la meute ont échoué, ou simplement parce que les séparations sont devenues rares. Tandis que leurs présences étaient temporaires sur les sites de rendez-vous, les loups seuls ont répondu sensiblement plus aux hurlements provoqués qu'ailleurs, ce qui laisse supposer que les sites de rendez-vous sont des endroits rassurant pour les loups séparés.

INTRODUCTION

Tout au long de l'été, les loups concentrent leur activité autour d'une série de sites de rendez-vous (*homesites* = HS) ou de secteurs d'élevage des jeunes (Murie 1944 ; Joslin 1967). Une fois que les louveteaux sont suffisamment développés pour se déplacer dans l'ensemble du territoire, l'utilisation du Homesite cesse, habituellement en début d'automne. Les études précédentes ont révélé que l'utilisation des HS se terminait une fois son abandon (Murie 1944 ; Joslin 1967 ; Theberge et Pimlott 1969 ; Van Ballenberghe et al. 1975). La présente étude examine en détails l'utilisation sporadique et de fin de saison du HS et de son implication pour l'écologie comportementale des loups.

Région d'étude

Cette étude a été conduite dans la Forêt Nationale Supérieure qui est située au nord-est du Minnesota, entre juin 1972 et avril 1974. L'habitat est constitué principalement d'une forêt mélangée de feuillus/conifères entremêlée de marais étendus et de cours d'eau (voir Ohmann et Ream [1971] pour plus de détails). L'altitude ne dépasse pas 600 m, le terrain est accidenté, et la visibilité est limitée. La forêt a maintenu une population d'environ 1 loup/26 km² (Mech 1973). Cette population est étudiée intensivement depuis 1968 (Mech et Frenzel 1971 ; Mech 1980).

METHODES

Les loups ont été capturés, puis équipés d'un collier-émetteur et après les avoir relâchés, nous les avons localisés deux fois par semaine ou davantage, depuis un avion, et chaque jour si possible, depuis

le sol en voiture (Mech 1974). Nous avons concentré nos investigations sur deux meutes contiguës. La meute du Lac Harris (MLH) a occupé un territoire de 130-180 km². Elle était constituée de quatre membres en 1972 (le couple reproducteur plus deux louveteaux) et cinq en 1973 (le même couple, un yearling, et deux louveteaux). La femelle reproductrice était munie d'un collier-émetteur pendant l'été 1973. Nous avons suivi assez étroitement les déplacements de la meute du HL pour déterminer la date d'abandon du HS, mais nous n'avons pu obtenir des données fiables au sujet de son utilisation après son abandon.

La meute voisine de Jackpine (MJP) a occupé un territoire plus étendu de 270 km². Il y avait sept membres pendant l'année 1972 (trois adultes [un seul équipé] et quatre louveteaux [tous équipés]). En 1973, trois adultes étaient accompagnés de deux yearlings (tous les deux équipés) et de six louveteaux (quatre équipés). Durant les deux années, le contact avec deux louveteaux, a été perdu pendant une durée de quatre à six semaines après l'abandon du HS.

Les observations aériennes, les indices de présence, et les réponses aux hurlements provoqués (voir ci-dessous) nous ont permis de cartographier les déplacements de chaque individu ou de meutes entières. Puisque les meutes étaient relativement petites, et que plusieurs membres étaient équipés d'un collier-émetteur, nous avons pu déterminer le moment où les individus se sont séparés du groupe (une meute étant définie lorsque le groupe contenait un couple reproducteur). Si plusieurs jours s'écoulaient entre la dernière localisation avec la meute et la première observation de l'individu seul, ou vice-versa, nous avons arbitrairement supposé que la séparation (ou la réunion) s'était produite à mi-chemin entre les deux observations. On a supposé que les individus étaient seuls (ou avec la meute), bien que plusieurs jours sans données pouvaient se produire entre les observations consécutives. Cependant, les animaux ont été enregistrés comme étant au HS seulement si on les avait réellement observés. Ainsi, si un animal était séparé durant cinq jours et situé au HS le jour 1 et le jour 5, mais sans aucun signe les jours entre, nous avons seulement enregistré deux jours de présence au HS. Ainsi nos données sous-estimeront la durée réellement passée au HS.

En même temps que nous étudions le hurlement des loups (Harrington et Mech, 1979) les individus marqués ont été localisé de nuit, si possible. Nous étions à moins de 500 m d'eux, lorsque nous avons essayé d'obtenir des réponses aux hurlements provoqués en utilisant des simulations humaines de hurlement de loup (Pimlott 1960). Les réponses vocales et les déplacements ont été enregistrés. Nous avons défini une session (S) comme étant une période continue passée à proximité d'un loup équipé d'un collier-émetteur (habituellement moins de 1 heure). Un test (T) correspond à une seule série de hurlements provoqués (environ 30 secondes). Habituellement une session comporte trois à cinq tests. Le taux de réponse (RR) a été mesuré par rapport à une session (RR/S) ou à un test (RR/T).

RESULTATS

Abandon des sites de rendez-vous

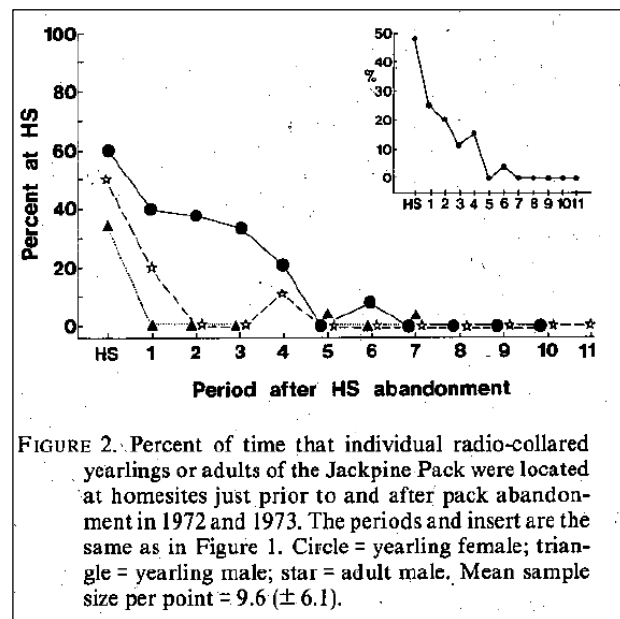
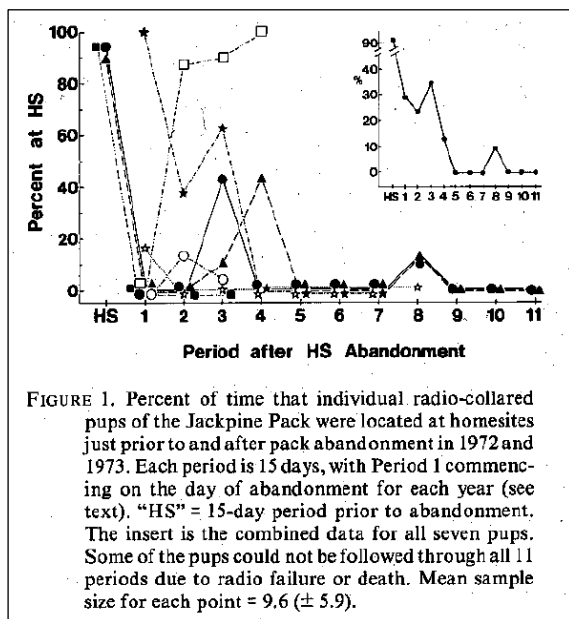
La meute du LH a abandonné l'utilisation continue du HS après la première semaine de septembre en 1972 et à partir du 15 août en 1973. En revanche, pendant ces mêmes années, la meute de JP a abandonné son HS respectivement le 1^{er} octobre et le 24 septembre. Cette différence de presque un mois entre les deux meutes peut être liée aux différences de développement physique entre les jeunes des deux groupes. Comparé aux poids standard (Van Ballenberghe et Mech 1975), les louveteaux de la meute du LH étaient sensiblement plus lourds (96 % du poids standard, n = 2) que les louveteaux de l'autre meute (64 % du poids standard, n = 8), et vraisemblablement plus avancés physiquement.

L'abandon du HS était souvent brusque. En 1972, les louveteaux de la meute JP se sont rarement éloigné du HS avant le 1^{er} octobre (deux fois, n = 26) et se trouvaient à des distances assez courtes (1,6 et 4 kilomètres). Cependant, deux semaines après l'abandon, ils se sont éloignés à une distance

moyenne de 8,3 kilomètres (n = 5) et se sont déplacés à au moins 4,7 kilomètres entre les localisations. L'abandon était également brusque pour la meute de JP en 1973 et pour celle du LH en 1973 (Harrington et Mech 1979), mais les données n'étaient pas suffisamment détaillées pour caractériser l'abandon du HS par la meute du LH en 1972. Ainsi au début du mois de septembre ou d'octobre, l'utilisation du HS s'est terminée, et la meute ou le louveteau comme unité, n'a pas revisité de tels emplacements jusqu'à l'été suivant.

Utilisation du site de rendez-vous après son abandon

Bien que les meutes ne soient pas revenues au HS après l'avoir quitté, des animaux seuls, y sont souvent revenu (Figures 1 et 2). La plupart de ces visites (92 %) se sont produites deux mois après l'abandon. Tous les individus équipés de colliers-émetteurs, y compris la louve de la meute du LH, sont revenues certaine fois à un HS, mais il y avait une variation individuelle considérable dans l'ampleur de l'utilisation du HS. Malheureusement, nous n'avons pas pu équiper le mâle alpha d'un collier pendant cette période.



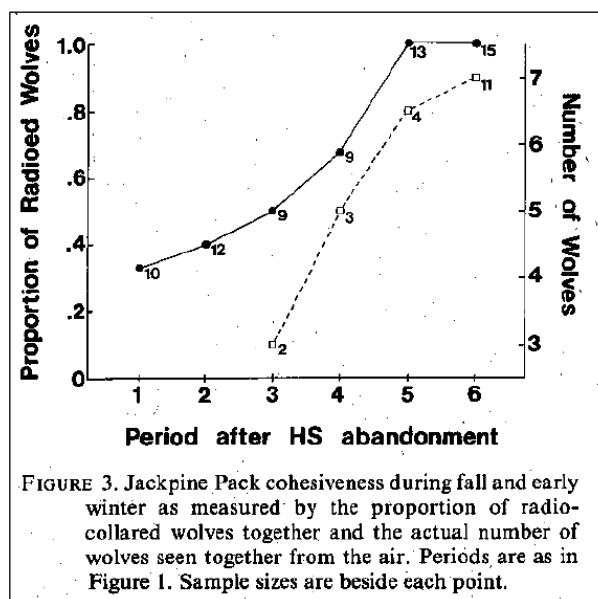
La plupart des cas d'utilisation des HS abandonnés ont concerné seulement un HS pour la meute JP. Pendant les années 1972 et 1973, la meute JP a utilisé au moins huit HS, mais un seul a été utilisé intensivement chaque été (55 et 71 jours, respectivement). Les autres ont été occupés jusqu'à 16 jours. Le site de rendez-vous utilisé intensivement est devenu plus tard le principal HS utilisé après l'abandon (51 de 67 loup-jours). Chacun des deux autres emplacements utilisés ont été visité par des animaux seuls, peu après les avoir relâchés d'un piège tout près. Ainsi la mobilité limitée provisoire a pu influencer l'utilisation des derniers emplacements.

Concernant le premier HS utilisé après l'abandon, la mobilité limitée n'a pas semblé être un facteur influençant. Les louveteaux ont été habituellement capturés à l'aide de pièges à palette, une à deux semaines avant qu'ils n'abandonnent le HS. Si les dommages ou le développement physique avaient limité les déplacements des louveteaux, l'utilisation du HS aurait dû diminuer graduellement après l'abandon des lieux par la meute. Au lieu de cela, un des sept jeunes, n'est pas retourné au HS pendant au moins deux semaines, et quatre sont restés éloignés pendant au moins un mois (Figure 1). Un des derniers à partir était un mâle peu développé (47 % du poids standard - Van Ballenberghe et Mech 1975) qui souffrait de malnutrition (Seal et al. 1975). Il a pu suivre le groupe pendant cinq semaines avant de disparaître début novembre de façon non expliquée.

Les adultes et les yearlings abandonnaient le HS graduellement (Figure 2). Deux des trois adultes ont été situés au HS deux semaines après l'abandon par la meute. Un femelle yearling a continué à visiter un HS pendant deux mois et s'est rarement déplacée avec la meute. Habituellement elle suivait le groupe, et stationnait sur les carcasses abandonnées. Une grande partie du reste du temps qu'elle passait au HS, elle était parfois en compagnie d'un ou de deux louveteaux. Cependant, elle n'a pas souvent accompagné les louveteaux dans leurs déplacements. Au lieu de cela, chacun se séparait alternativement de la meute, et se réunissait ensuite au HS.

Il paraît évident que la séparation du groupe ait incité beaucoup de visites après l'abandon du HS. Nous avons observé 38 cas impliquant des louveteaux, des yearlings, ou des adultes pendant des périodes qui se sont étendues de 1 à 30 jours ($x = 6,8$). Pendant 15 séparations, des individus sont retournés une ou plusieurs fois sur un HS, où ils sont restés pendant des périodes qui se sont étendues de 1 à 8 jours ($x = 1,8$, $n = 22$). Les séparations qui incluaient des visites au HS étaient en général longues ($x = 13,3$ jours, s'étendant de 2 à 20) ; les séparations sans visites au HS étaient sensiblement plus courtes ($x = 2,7$ jours, s'étendant de 1 à 8) (Mann-Whitney $U = 328,5$, $n = 15, 23$; $P < 0,001$). Pendant les séparations avec des visites au HS, les individus ont fait plus de visites au début de la séparation (22 de 48 localisations) qu'ils ne l'ont fait plus tard (16 de 44 localisations). Normalement, plusieurs jours ont séparé une visite au HS et une réunion avec la meute ($x = 6,5$ jours, $n = 14$).

Les séparations sont devenues rares début décembre, coïncidant avec une augmentation significative de la cohésion entre les membres de la meute, comme mesuré par la proportion d'animaux marqués situés ensemble et la taille réelle du groupe lors de l'observation (Figure 3). Cependant, avant fin novembre ou début décembre, la meute s'est déplacée unie, et les séparations étaient rares jusqu'à la mi-février (Harrington et Mech 1979).



Occasionnellement quand plusieurs animaux ont été situés ensemble sur un HS après son abandon, il a semblé y avoir peu de cohésion entre eux. Habituellement nous avons su par radio-pistage que chacun était revenu au HS indépendamment. Par exemple, le louveteau n° 5065 est revenu à un HS le 11 octobre, où il a été rejoint par un femelle yearling (n° 2445) le 17 octobre et le louveteau n° 5069 le 24 octobre. Cependant, pendant qu'ils occupaient ensemble le HS, ils étaient fréquemment séparés de 0,5 à 1,0 kilomètre de distance. Le 24 octobre, les deux louveteaux ont hurlé spontanément (sans être stimulé) pendant plusieurs heures. Pendant les hurlements, ils étaient situés à 50-100 m de distance l'un de l'autre, et ne se sont pas rejoints pendant l'épisode de hurlement, ce qui laisse supposer que leurs hurlements étaient faits par des animaux qui n'étaient pas au HS. Harrington a hurlé

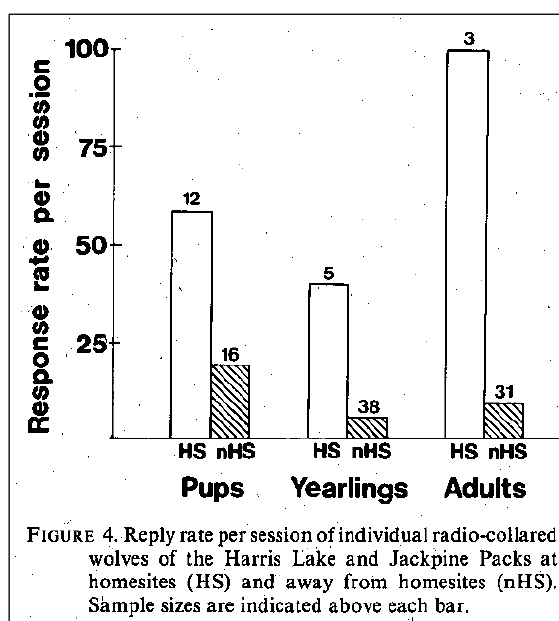
Harrington & Mech 1982
trad robot & RP <2005 & 10/01/2021
4

une fois que les louveteaux ont cessé, et ils se sont immédiatement déplacés pour se retrouver pendant qu'ils répondaient. Plusieurs jours plus tard le louveteau n°5069 est parti du HS, mais le louveteau n° 5065 est resté au moins encore une semaine. Le yearling était déjà parti.

Réponses aux hurlements provoqués

Une fois que l'utilisation continue du site de rendez-vous fut terminée, les animaux seuls n'étaient plus susceptibles d'y être trouvé. Cette section présente seulement ces cas, bien que les données concernant deux ou trois animaux soient mises en parallèle.

Les loups séparés de la meute, à l'exception des mâles alpha, répondent rarement aux hurlements simulés quand ils sont seuls et éloignés du site de rendez-vous (Harrington et Mech 1979) (Figure 4). Cependant, ils sont très sensibles quand ils sont au site de rendez-vous, même quand ils sont seuls (Fig. 4 : HS contre les non-HS, $G = 22,298$, $P < 0,001$). Par exemple, le mâle bêta n° 2449 n'a jamais répondu aux hurlements ailleurs qu'au site de rendez-vous ($n = 14$), en revanche il l'a fait quand il y était ($n = 3$). Le seul adulte à répondre à un endroit autre qu'au HS, s'il était seul, était un mâle alpha.



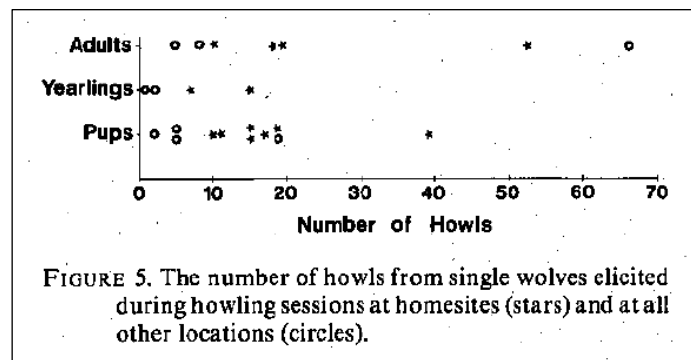
Pendant les sessions où ils ont répondu, les loups de la meute seuls ont répondu plus de fois au HS (59 %, $n = 56$) qu'ailleurs (35 %, $n = 49$; $G = 6,224$, $P < 0,05$). En dehors des HS, plus de la moitié des réponses ont été obtenues à partir d'un mâle alpha ; parce qu'il n'a jamais été situé seul à un HS, nous ne savons pas le taux de réponse dans ce cas de figure.

Le nombre de hurlements obtenus pendant une session, était sensiblement plus élevé au HS (Figure 5) (Mann Whitney $U = 24$, $P < 0,05$). En outre, toutes les sessions qui n'étaient pas faites au HS se sont terminées par le retrait de l'individu ou par l'arrêt de ses réponses. Cependant, pendant presque la moitié des sessions faites au HS, le loup n'a pas interrompu son hurlement jusqu'à ce qu'on quitte les lieux.

Les données concernant les deux adultes les plus réceptifs, présentent d'avantage d'intérêts. Bien que le mâle alpha n° 2499 ait hurlé à 66 reprises en dehors du HS, ces hurlements ont été obtenus en 16 épreuves. Ses deux plus longues séries étaient de sept et 11 hurlements. En revanche, le mâle bêta n° 2449 a hurlé 54 fois à un HS en seulement cinq épreuves. Ses plus longues séries étaient de 18 et 24 hurlements. Ainsi, les données suggèrent qu'une fois stimulées, les réponses d'un loup seul sont en général beaucoup plus longues lorsqu'il est à un HS.

En outre, nous avons constaté qu'un loup seul au HS (n = 20) n'est jamais parti lors des sessions de hurlements, indépendamment des cas qui ont duré une heure ou plus, qu'ils aient répondu ou pas. Cependant, en dehors du HS, les retraits se sont produits dans 32,5 % des sessions de hurlements (n = 77) ; elles étaient plus communes, et souvent immédiates, si l'animal répondait (50 % ; n = 8) que si l'animal restait silencieux (30 % ; n = 69). Le yearling mâle n° 2489, par exemple, a répondu à une série de hurlements avant de quitter l'endroit rapidement, de sorte que le contact radio a indiqué que dans un délai de 10 minutes il s'était éloigné de 3 à 5 kilomètres.

Un dernier exemple illustre bien cette différence entre le comportement d'un loup présent au HS et en dehors. Le louveteau femelle n° 2445 était située à 2 kilomètres d'un HS lorsqu'elle s'est séparée de sa meute pendant 1 à 2 jours avant le 6 novembre. Pendant une session de hurlements, elle a répondu seulement à une des cinq séries avec cinq hurlements, dont deux étaient anormalement courts (0,2 et 1,7 s). Juste après son dernier hurlement, elle a commencé à se déplacer, et a atteint le HS en 30 minutes. Elle a alors répondu à deux de quatre séries avec trois et 13 hurlements respectivement, puis elle est restée à l'emplacement durant toute la session.



DISCUSSION

Les études précédentes ont montré que l'utilisation des homesites est liée au développement des jeunes, et qu'une fois qu'ils peuvent se déplacer, l'utilisation du HS prend fin (Murie 1944 ; Joslin 1967 ; Clark 1971). Nos résultats sont conformes à cette vue, du moins en ce qui concerne l'abandon initial, puisque sa synchronisation fut corrélée avec le développement des jeunes. Cependant, nos résultats ont également indiqué que le HS a continué de jouer un rôle important pour les loups de toutes les classes d'âges après leur utilisation, pendant que l'élevage des jeunes finissait. Dans ce rôle postérieur, la mobilité limitée due au développement ou aux dommages n'a pas semblé être un facteur important.

Nos données montrent que le HS peut servir de refuge sûr où les loups peuvent se réfugier lorsqu'ils sont menacés, dérangés, ou séparés. La plupart des longues séparations, qui stressent sans doute les membres de la meute, particulièrement les jeunes, ont été caractérisées par des visites au HS. L'animal peut y séjourner pendant plusieurs jours et pas à cause d'individus étranger hurlant à proximité. Ainsi, dans ces cas, les HS peuvent être considérés comme de vrais sites de « rendez-vous », si l'emplacement lui-même n'apporte aucun intérêt majeur (c.-à-d. nourriture, présence de jeunes, etc.).

Nous avons constaté qu'en général, un seul HS est fréquenté de façon uniforme après son abandon, et que ce HS était souvent le plus utilisé au cours de l'été. Ceci montre que ce lien joue un rôle important dans le choix de cet emplacement préféré. Par exemple, les yearlings et les adultes se déplacent habituellement seuls ou dans de petits groupes pendant l'été (Joslin 1967 ; Mech 1966 ; Clark 1971). Ils sont les plus susceptibles de se rassembler au HS (Clark 1971), particulièrement à l'emplacement le plus utilisé. De telles réunions peuvent être considérées comme un événement positif

(Mech 1970 ; Peterson 1977), et doivent créer des liens lors des visites au HS. Pour les jeunes, les HS sont des aires de contact avec les adultes, d'alimentation, et de jeu (Murie 1944, Theberge et Pimlott 1969). Ainsi les jeunes, devraient associer l'emplacement à une zone positive. Une fois séparés, et peut-être stressés, ces animaux chercheraient puis resteraient au HS simplement en raison d'anciennes expériences positives vécues à cet endroit.

Le déclin de l'utilisation du HS tout au long de l'automne peut venir du fait, que les liens continuent de se former lors des réunions des membres de la meute dans d'autres lieux. La plupart des visites au HS que nous avons enregistrées n'ont pas conduit à la réunion de loup séparé. Généralement, un individu est parti du site et s'est déplacé pendant une semaine avant qu'il ne rencontre un autre membre. Le manque de liens lors des visites au HS devrait conduire à leur arrêt, à mesure que les individus apprennent que de revenir au HS n'est pas une manière efficace pour retrouver leur meute.

Il paraît surprenant que les loups rencontrent des difficultés pour retrouver leur meute, puisque les hurlements (Harrington et Mech 1979) ou les marquages olfactifs (Mech 1970 ; Clark 1971) constituent de bons moyens pour se retrouver. Il serait intéressant de savoir si ces séparations sont volontaires ou involontaires. Une séparation involontaire pourrait être provoquée par le ralentissement du développement ou les dommages physiques qui limitent la mobilité, ou par les pressions sociales qui forcent l'animal dans un rôle périphérique (Zimen 1976). Les séparations volontaires pourraient inclure le temps passé sur une carcasse pour continuer de s'alimenter alors que la meute reprend sa route, ou le temps passé à la recherche de nourriture indépendamment des autres, comme le fait la plupart des loups en été.

Dans la population que nous avons étudiée, il semble n'y avoir aucune raison pour que les loups soient contraints de s'associer étroitement avec la meute jusqu'au début de l'hiver. Des groupes de loups sont rarement trouvés éloignés du HS en été lorsque la chasse est facilement exécutée par des animaux seuls (Joslin 1967 ; Mech 1977, 1970). En fait, puisqu'en été les proies comme les cerfs de virginie (*Odocoileus virginianus*) les jeunes orignaux (*Alces alces*), et les castors (*Castor canadensis*), sont relativement dispersés sur le territoire, chasser en solitaire devrait avoir comme conséquence un plus grand nombre de proies capturées par effort d'unité qu'une chasse en groupe.

Cependant, en début d'hiver, leurs proies sont devenues rares. En étant sous la glace, les castors deviennent inaccessibles au début du mois de décembre ; les cerfs de virginie se concentrent en hiver (Nelson et Mech 1981), et les orignaux sont assez grands pour exiger une chasse en groupe. Ainsi l'augmentation de la cohésion de la meute et le déclin dans les séparations et l'utilisation du HS, peuvent résulter des changements de disponibilité des proies. Certainement que les yearlings et les adultes sont plus affectés par ce changement que les louveteaux, puisque à cet âge, les jeunes dépendent en grande partie des autres pour se nourrir (Mech 1970). Ainsi, comme la chasse en solitaire devient inefficace, les individus commencent à s'associer plus étroitement à la meute (Mech 1966 ; Clark 1971), terminant ainsi les besoins du HS.

Comme le montrent les réponses aux séances de hurlements simulés, les loups solitaires de tous âges semblent être plus en confiance et en sécurité au HS qu'en dehors. Pendant les sessions de hurlements, leurs réponses étaient plus fréquentes et prolongées, et contrairement à leur comportement en dehors, ils ne se sont jamais rétractés. La réponse souvent continue qui était aussi longue que nos hurlements ; ils ont répondu pendant plus d'une heure et les hurlements étaient toujours forts lorsque nous sommes partis. Éloignés du HS les loups ont habituellement répondu avec seulement un ou deux hurlements.

L'attachement des loups à un HS est indépendant de toutes ressources importantes, comme la nourriture, une tanière, ou des jeunes. Un tel attachement au site peut être un phénomène important dans la dynamique des espèces et au système d'espacement (Waser et Wiley 1980). Nous avons

suggéré dans un autre article que le modèle d'espacement des meutes est maintenu par l'action d'éviter les congénères, mais aussi par l'attachement au site (Harrington et Mech 1978). La présente étude, avec sa démonstration d'un fort attachement au site indépendant de toutes ressources, conforte l'hypothèse.

En conclusion, cette étude détaille avec perspicacité des situations similaires aux conclusions obtenues avec des animaux en captivité qui correspondent au comportement sauvage du loup. Toutes les situations obtenues avec des animaux captifs sont fondamentalement semblables à l'utilisation des Homesites pendant toute l'année. D'autre part, les loups sauvages utilisent régulièrement les Homesites seulement pendant l'été, sporadiquement pendant l'automne, et rarement pendant l'hiver et le printemps. Puisque le comportement peut différer nettement entre les Homesites et les autres parties du territoire, on doit être prudent au sujet des conclusions tirées des études réalisées avec des animaux captifs. Ceci semble particulièrement vrai concernant les réponses aux hurlements provoqués avec des loups captifs.