

Démographie d'une population de loups en voie de rétablissement au Yukon

Demography of a recovering wolf population in the Yukon

R.D. Hayes and A.S. Harestad

Received February 1, 1999. Accepted August 31, 1999.

R.D. Hayes. Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 5429, Haines Junction, YT Y0B 1L0, Canada.

A.S. Harestad. Department of Biological Sciences, Simon Fraser University, Burnaby, BC V5A 1S6, Canada.

Can. J. Zool. 78: 36-48 (2000)

Résumé

Nous avons étudié la dynamique d'une population de loups (*Canis lupus*) se remettant d'une réduction intensive dans la région de Finlayson Lake, au Yukon, au Canada. En l'espace de 6 ans, les effectifs sont passés de 29 loups, puis se sont stabilisés à 245. La colonisation de territoires vacants par de jeunes couples a été le principal mécanisme de rétablissement précoce de la population. La reproduction et un faible taux de dispersion ont permis d'augmenter la taille des meutes au cours des années suivantes, et la **division** des meutes a permis aux loups dispersés de rester près de leur meute d'origine. Le taux d'augmentation de la population de loups dépendait de la densité de loups, mais aussi du taux de dispersion. **Le taux de dispersion était indépendant de la densité et lié à la taille moyenne de la meute et à la biomasse des proies** : indice de loup. **Le taux de survie** dépendait de l'âge et n'était pas lié à la densité de loups. Au cours des premières années de rétablissement, le taux d'accroissement était soutenu par des taux de survie élevés et des taux de dispersion faibles. Au cours des années suivantes, les taux de dispersion ont augmenté, stabilisant la taille moyenne des meutes et la densité des loups. La densité des loups s'est stabilisée aux niveaux prédits par l'abondance des proies, mais la question de savoir si la population de loups est régulée par la disponibilité des ressources en proies n'est toujours pas résolue. **La densité des loups, la densité des meutes et la taille moyenne des meutes étaient similaires en 1983 et 1996, malgré une différence de 2 à 3 fois dans la biomasse des proies**. Nous suggérons que l'interaction entre la densité des loups et la taille moyenne des meutes dans des systèmes de proies stables doit être étudiée afin de déterminer les rôles joués par l'approvisionnement en nourriture et le comportement social des loups dans la régulation de l'abondance des loups.

INTRODUCTION

Dans cet article, nous décrivons la dynamique de population d'une population croissante de loups (*Canis lupus*) qui se rétablissait après 7 ans de réduction aérienne intensive. Nous examinons également la nature de la **réponse numérique** des loups à l'augmentation des densités d'ongulés. De 1983 à 1989, le Yukon Fish and Wildlife Branch a réduit chaque année la densité de loups à moins de 20 % du niveau antérieur à la réduction dans l'aire de 23 000 km² du troupeau de caribous des bois de Finlayson (*Rangifer tarandus*) (Farnell et McDonald 1988 ; R. Farnell, Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 2C6, Canada, données non publiées). La densité initiale des loups était de 10,3/1000 km² en février 1983. La densité a été réduite à 1,5 loup/1000 km² au 1^{er} avril de chaque année. Les loups se sont rétablis chaque année à une moyenne de 3,7/1000 km² au mois de février suivant (R. Farnell, données non publiées). Pendant la réintroduction des loups, et pendant quelques années par la suite, le nombre de caribous et d'élan (*Alces alces*) a augmenté rapidement (Jingfors 1988 ; Larsen et Ward 1995 ; R. Farnell, données non publiées).

Dans les études précédentes où les loups ont été réduits afin d'augmenter le nombre de proies, la réponse des loups n'a pas été suivie de manière adéquate par la suite (Gasaway et al. 1983, 1992 ; Bergerud et Elliot 1998), les loups n'ont pas été suivis jusqu'à ce que leur nombre se stabilise (Hayes et al. 1991), ou un prélèvement continu de loups a réduit les taux d'augmentation (Hayes et al. 1991 ; Boertje et al. 1996). Dans notre étude, le prélèvement de loups pendant le rétablissement a été négligeable. Nous avons été en mesure de poser un collier émetteur sur les loups de la plupart des meutes afin d'examiner les rôles joués par le recrutement, la survie, l'entrée et la sortie dans la dynamique d'une population de loups en voie de rétablissement jusqu'à ce qu'elle atteigne la **stabilité**.

Les biologistes ont cherché à déterminer ce qui **régule** la croissance des populations de loups et la densité à laquelle elles se **stabilisent** en fonction de l'abondance des proies. Les premières études (Murie 1944 ; Cowan 1947 ; Rausch 1967) ont montré que les populations de loups augmentaient plus lentement que ce que l'on pensait être théoriquement possible (Packard et Mech 1980). Pimlott (1967) a émis l'hypothèse que la densité des loups était régulée quelque part en dessous de leur réserve alimentaire d'ongulés par des mécanismes **biosociaux**.

Des études antérieures (Fritts et Mech 1981 ; Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987 ; Hayes et al. 1991 ; Boertje et al. 1996) ont suggéré que les ressources alimentaires en ongulés régulent les populations croissantes de loups. Dans chaque étude, les prélèvements ont causé une mortalité substantielle de loups, ce qui a déprimé la réponse numérique des loups. Nous avons suivi les changements dans l'abondance des loups, des orignaux et des caribous jusqu'à ce que le nombre de loups se stabilise, ce qui nous a permis de vérifier l'hypothèse selon laquelle le nombre de loups est régulé par les ressources alimentaires des ongulés (Keith 1983 ; Fuller 1989).

Nous avons testé 4 hypothèses sur la nature de la réponse de la population de loups :

H01 : le taux d'accroissement dépend de la densité et est lié à la densité de la meute et à la densité des loups ; **Ha1** : le taux d'accroissement est indépendant de la densité et est lié à la taille moyenne de la meute et au taux de dispersion ;

H02 : le taux de survie dépend de la densité et est inversement lié à la densité des loups ; **Ha2** : le taux de survie dépend de l'âge ;

H03 : le taux de dispersion dépend de la densité et est positivement lié à la densité de la meute et à la densité du loup ; **Ha3** : le taux de dispersion est indépendant de la densité et est négativement lié à la taille moyenne de la meute.

H04 : la réponse numérique est étroitement régulée par la disponibilité des ressources en proies. Nous avons examiné le processus de reconstitution des loups pour déterminer l'importance relative de la reproduction, de la survie, de l'entrée et de la sortie dans la formation et la croissance des meutes de loups jusqu'à l'équilibre.

METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude de Finlayson (ZEF ; Fig. 1), d'une superficie de 23 000 km², est située dans le centre-est du Yukon (62°N, 128°W) et est délimitée par le domaine vital annuel de la harde de

caribous de Finlayson (Farnell et Mc Donald 1988). La zone d'étude est bordée par la vallée de la rivière Ross à l'ouest, par les monts Pelly au sud et par les monts Logan au nord et à l'est (Fig. 1). La zone centrale de l'étude fait partie du plateau de Pelly, un complexe de petites montagnes, de collines boisées et de plateaux séparés par de larges vallées en forme de U. Les descriptions détaillées de la physiographie et de la végétation se trouvent dans le site de l'étude. Des descriptions détaillées de la physiographie et de la végétation se trouvent dans Oswald et Senyk (1977).

Les autres proies ongulées dans la zone d'étude comprenaient environ 100 mouflons de Dall (*Ovis dalli dalli*) dans les monts Pelly et 200-300 chèvres de montagne (*Oreamnus americanus*) dans les monts Logan (J. Carey, Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 2C6, Canada, données non publiées). Un petit nombre de cerfs muets (*Odocoileus hemionus*) vivent également sur les pentes ouvertes le long de la rivière Pelly (R. Hayes, observation personnelle).

Les proies des petits mammifères comprennent le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), le castor (*Castor canadensis*) et le spermophile arctique (*Spermophilus parryi*). Les lièvres d'Amérique étaient abondants de 1989 à 1991, date à laquelle la population de lièvres du Yukon s'est effondrée (Krebs et al. 1995). Les autres carnivores comprennent le grizzly (*Ursus arctos*), l'ours noir (*Ursus americanus*), le carcajou (*Gulo gulo*), le coyote (*Canis latrans*), le renard roux (*Vulpes vulpes*) et le lynx (*Lynx canadensis*). Les corbeaux freux (*Corvus corax*) se nourrissaient des cadavres de loups.

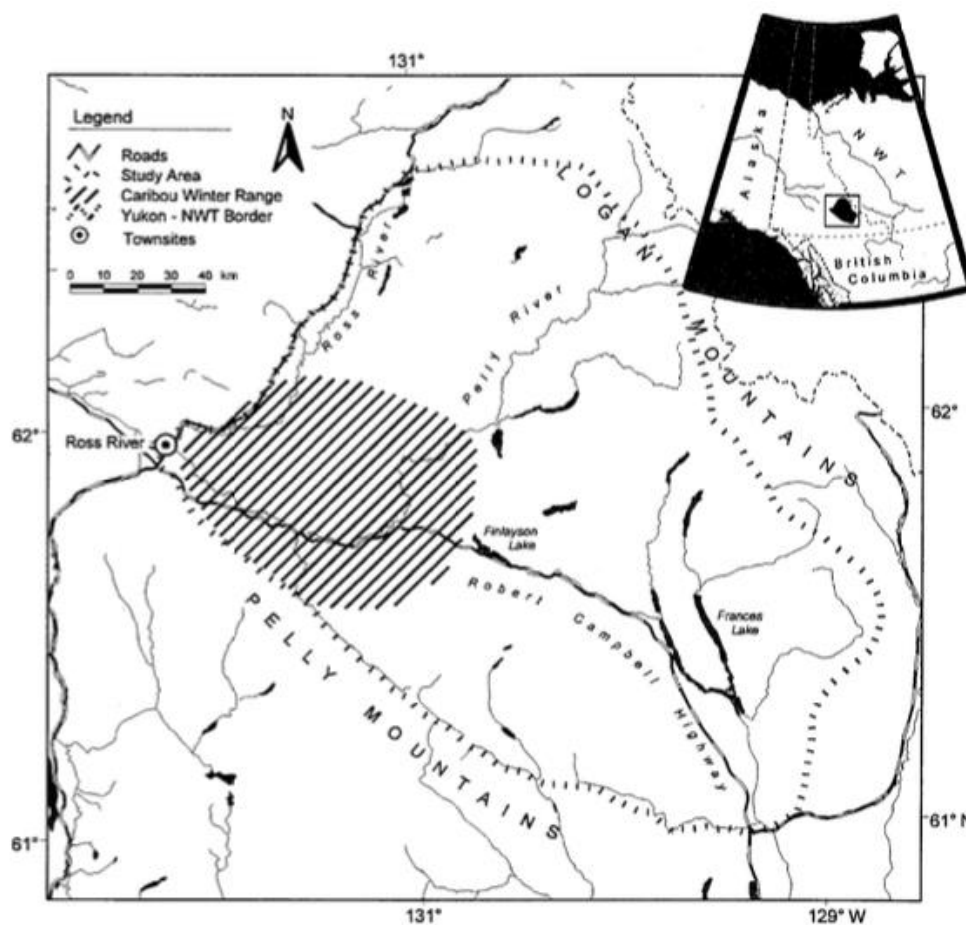


Fig. 1. Zone d'étude de Finlayson (FSA)

Estimation du nombre de loups
Radiotélémetrie et domaines vitaux
Reproduction, survie, causes de mortalité et dispersion
Estimation de la biomasse des proies : indices de loup

RESULTATS

Radiotélémetrie

Nous avons posé des colliers radio sur 78 loups (40 femelles, 38 mâles), dont 3 loups solitaires. Sur les 75 loups en meute, 57 ont été marqués une fois, 16 ont été marqués deux fois, et deux ont été marqués trois fois afin de maintenir le contact radio. Nous avons posé des colliers radio sur 45 adultes (59%), 24 jeunes d'un an (32%) et 9 petits (9%). Aucun loup n'a souffert de blessures graves suite à sa capture. Nous avons capturé des loups dans 26 des 39 (66%) meutes qui se sont établies pendant notre étude (Tableau 1, Fig. 2). Nous avons établi un contact radio avec 71% des meutes chaque hiver (fourchette 46-88%). Nous avons posé un collier sur 21 petites meutes la première année où elles ont établi des territoires dans la FSA, sur 4 meutes la deuxième année et sur 1 meute la troisième année. Nous avons suivi les activités de 22 loups munis de colliers dans 11 meutes en 1990, 38 dans 18 meutes en 1991, 39 dans 22 meutes en 1992, 44 dans 18 meutes en 1993, et 24 dans 12 meutes en 1994 (Tableau 1). En 1994, nous avons perdu le contact radio avec 14 des 26 meutes en raison de la mort de loups, de leur dispersion ou de la défaillance des émetteurs. En 1996, plus aucun collier radio ne transmettait.

Pack	1990	1991	1992	1993	1994
Frances L.	—	—	—	—	—
Jackfish L.	—	—	—	—	—
Ketza R.	—	—	—	—	—
Prevost R.	—	—	—	—	—
Sevenwolf L.	—	—	—	—	—
Tuchitua R.	—	—	—	—	—
Tyers R.	—	—	—	—	—
Upper Pelly R.	—	—	—	—	—
Weasel L.	—	—	—	—	—
Wolverine L.	—	—	—	—	—
Woodside R.	—	—	—	—	—
Yusezyu R.	—	—	—	—	—
East Arm	—	—	—	—	—
Finlayson L.	—	—	—	—	—
One Island L.	—	—	—	—	—
Light Cr.	—	—	—	—	—
McEvoy L.	—	—	—	—	—
Mink L.	—	—	—	—	—
Big Campbell Cr.	—	—	—	—	—
Dragon L.	—	—	—	—	—
Fire Cr.	—	—	—	—	—
Hoole R.	—	—	—	—	—
Lobster L.	—	—	—	—	—
Otter Cr.	—	—	—	—	—
Weasel L. II	—	—	—	—	—
Nipple Mtn.	—	—	—	—	—

Fig. 2. Historique radiotélémetrique de 26 meutes de loups dans la FSA de février 1990 à mars 1994. Les lignes pleines indiquent les périodes et les lignes brisées indiquent que le contact radio a été perdu mais que la meute a été vue ou que les traces des loups indiquent que la meute était présente

Entre le 8 février 1990 et le 31 mars 1994, nous avons localisé des loups munis de colliers radio à partir d'avions 2017 fois : 85% des localisations ont été faites en hiver, 8% en été et 6% en automne. Nous avons suivi des loups porteurs de colliers pendant un total de 1374 mois-loups et des individus pendant $18,6 \pm 1,7$ (moyenne \pm SE) mois (fourchette 1-49 mois). Nous avons suivi des meutes pendant $73 \pm 7,4$ (moyenne \pm SE) mois et localisé les membres de la meute pendant $13 \pm 1,1$ (moyenne \pm SE) jours chaque année (fourchette 4-19 jours).

Variations annuelles de l'abondance des loups

Le tableau 2 résume les taux annuels d'augmentation et de changement du nombre de loups et de meutes, ainsi que la taille moyenne des meutes. **Le nombre de loups a rapidement augmenté, passant de 29 survivants connus à la fin de la réduction des loups (15 mars 1989) à un maximum de 245 loups en mars 1996.** Le taux d'augmentation fini (λ) a été le plus élevé au cours de la première année de recolonisation, puis a diminué lorsque la population s'est apparemment approchée de la stabilité en 1994. Le taux annuel d'augmentation était négativement corrélé avec le nombre de meutes de loups ($r^2 = 0,82$, $df = 6$, $P = 0,01$) et la taille moyenne des meutes ($r^2 = 0,84$, $df = 6$, $P = 0,01$), mais la densité de loups (le produit des deux) était la pente la mieux adaptée ($r^2 = 0,97$, $df = 6$, $P < 0,001$). Cependant, le taux d'augmentation était également fortement lié au taux de dispersion ($r^2 = 0,99$, $df = 6$, $P = 0,006$). Ainsi, nous avons des preuves pour accepter à la fois H01 et Ha1.

Le nombre de meutes est passé de 14 en 1990 à entre 23 et 28 après 1991 (tableau 2). La taille moyenne des meutes est passée de 4,4 loups en 1990 à 7,8 en 1994 ($t = -2,3$, $df = 36$, $P = 0,025$) et à 9 en 1996 (tableau 2).

Tableau 2. Changements annuels de la taille des populations de loups, de mars 1989 à mars 1996

Year	No. of wolves alive in late winter	Percentage of pre-reduction no. ^a	No. of packs	Percentage of packs reproducing	Pack size (mean \pm SE)	Wolf density (no./1000 km ²)	λ
1989 ^b	29	0.12	7			1.4	
1990	69	0.28	14	35	4.4 \pm 1.2	3.0	2.38
1991	128	0.52	23	52	5.0 \pm 0.8	5.6	1.85
1992	185	0.76	26	71	6.0 \pm 0.8	8.0	1.44
1993	207	0.84	27	81	7.1 \pm 0.7	9.0	1.12
1994	240	0.98	28	93	7.8 \pm 0.8	10.4	1.16
1996	245	1.00	25	Unknown	9.0 \pm 1.0	10.6	1.01

^aLa taille de la population avant réduction était de 245 loups en mars 1983 (A. Baer, données non publiées)

^bLes données de 1989 ont été obtenues après la dernière année de réduction des loups (R. Farnell, données non publiées)

La figure 3 montre la distribution générale des meutes de loups de 1990 à 1996. **Les domaines vitaux des meutes munies de colliers émetteurs étaient exclusifs au cours des deux premières années de récupération, mais des chevauchements se sont développés après 1991, lorsque l'espace territorial est devenu limité. Les périmètres de certains territoires de meute n'étaient pas stables d'une année à l'autre, mais les centres d'activité sont restés stables**, à l'exception de ceux de 6 meutes qui ont toutes déplacé leurs domaines vitaux de manière substantielle certaines années. Nous avons déterminé les aires des polygones convexes à 95 % pour 17 meutes de loups que nous avons localisées pendant plus de 30 jours (fourchette de 38 à 86 jours) (Fig. 4). La superficie du domaine vital sur plusieurs années était de 1478 ± 203 (moyenne \pm SE) km², allant de 722 à 3800 km².

Reproduction et taux de survie

Nous avons estimé que la taille des portées de loups à la naissance était de $5,7 \pm 0,4$ petits (moyenne \pm SE). **Nous n'avons trouvé aucune meute avec plus d'une femelle produisant des portées chaque année.** Le pourcentage de meutes contenant des petits a augmenté chaque année de 35% en 1990 à 93% en 1994 (Tableau 2). Dix couples colonisateurs (53%) ont élevé des petits au cours de leur première période de reproduction, 5 (26%) n'ont pas réussi à se reproduire parce que leur partenaire est mort, et 4 (21%) ont échoué pour des raisons inconnues. Un couple est resté dans le même territoire pendant 4 ans mais n'a jamais été vu avec des petits. Un autre couple est resté ensemble

pendant 3 ans avant de réussir à élever des petits. Trois femelles sont mortes avant de mettre bas et deux sont mortes peu après (tous leurs petits sont morts avant l'automne). La mortalité des partenaires a causé l'échec de la reproduction des couples, au moins 9 fois pendant notre étude.

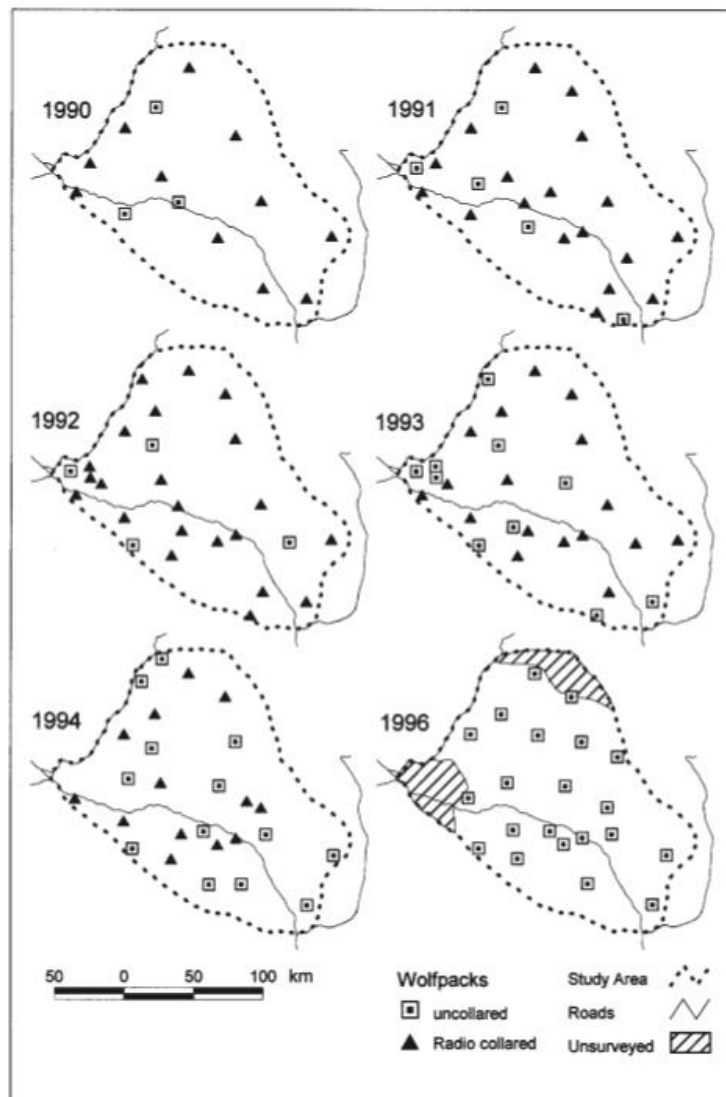


Fig. 3. Localisation générale des meutes de loups chaque hiver de 1990 à 1994 et en 1996

Les taux de survie annuels de tous les loups porteurs de colliers émetteurs n'ont pas varié (coefficient de corrélation de Pearson, $\chi^2 = 0,4$, $df = 3$, $P = 0,94$) et sont restés élevés à $0,84 \pm 0,02$ (moyenne \pm SE). Il n'y avait aucune différence dans les taux de survie ($\chi^2 = 0,08$, $df = 1$, $P > 0,75$) entre les années de rétablissement précoce (mars 1990 à février 1992) et les années ultérieures (mars 1992 à avril 1994). Les taux de survie saisonniers ne différaient pas non plus entre les périodes ($\chi^2 = 0,16$, $df = 2$, $P > 0,90$). Par conséquent, nous avons des preuves pour rejeter H02 : le taux de survie est dépendant de la densité et inversement lié à la densité des loups.

Le nombre moyen de petits en vie en mars était de 4,3, significativement plus petit ($t = -2,2$, $df = 39$, $P = 0,04$) que la taille moyenne de la portée à la naissance (5,7 petits). A partir de cette différence, nous avons estimé que le taux de survie des petits était de 0,75. Les taux de survie par âge ne variaient pas entre les subadultes (louveteaux et jeunes de l'année), les jeunes adultes (2 et 3 ans) et les adultes plus âgés (coefficient de corrélation de Pearson, $\chi^2 = 1,5$, $df = 2$, $P = 0,47$). Les loups âgés de moins de 3 ans avaient des taux de survie significativement plus faibles (tableau 3)

que les loups plus âgés ($\chi^2 = 4,7, P < 0,05$). Les taux de survie annuels moyens étaient de 0,81 pour les jeunes d'un an et de 0,89 pour les adultes. Par conséquent, nous avons des preuves soutenant H_{a2} : le taux de survie est dépendant de l'âge.

Quinze femelles munies de colliers émetteurs et 10 mâles sont morts au cours de notre étude. La plupart des loups avaient entre 1 et 5 ans (Fig. 5). Vingt-et-un décès sont survenus de cause naturelle inconnue, 1 décès était celui d'une femelle reproductrice tuée par un ours, et 3 étaient d'origine humaine. L'âge au moment de la mort était de $3,4 \pm 0,4$ ans (moyenne \pm SE) et il n'y avait pas de différence entre les sexes ($t = -0,13, df = 23, P = 0,90$).

Tableau 3. Probabilités de survie de Kaplan-Meier par classe d'âge de loups, 1990-1994

Age-class	No. of wolves at risk	No. of deaths	Survival	Variance	95% confidence interval	
					Lower	Upper
Pup	8	3	0.63	0.0183	0.34	0.89
Yearling	36	7	0.81	0.0035	0.69	0.92
Two-year-olds	45	8	0.82	0.0027	0.72	0.92
Three-year-olds	32	1	0.97	0.0009	0.91	1.00
Four-year-olds	33	4	0.88	0.0028	0.77	0.98
Five-year-olds and older	51	6	0.88	0.0018	0.80	0.97

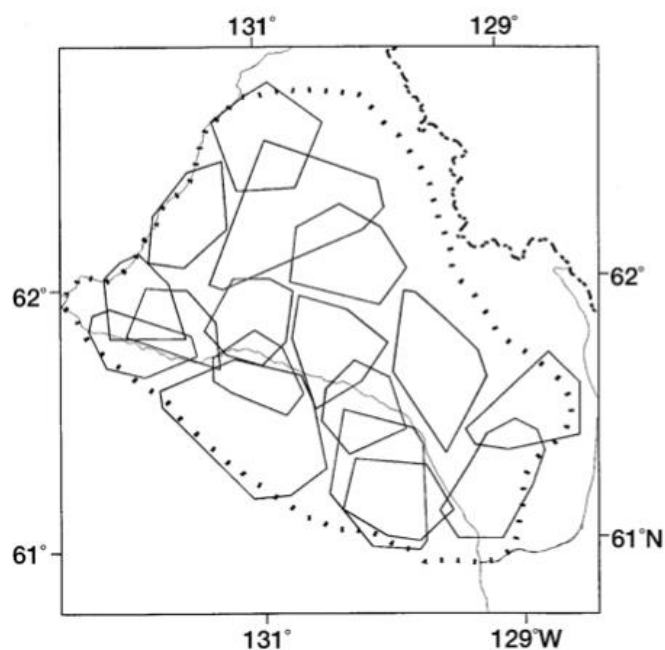


Fig. 4. Polygones de la zone convexe minimale totale à 95% pour 17 meutes de loups dans la FSA

Dispersion

Vingt-cinq (33%) loups porteurs de colliers radio se sont dispersés de manière permanente au cours de notre étude, dont 7 qui sont restés dans la FSA, et 18 loups censurés ont probablement émigré. Sur les sept loups qui se sont dispersés à l'intérieur de la FSA, quatre ont formé de nouvelles meutes, un s'est dispersé dans une meute voisine, et deux mâles plus âgés sont restés dans leurs anciens territoires de meute. Les loups censurés ont apparemment émigré en dehors de la FSA, d'après leur âge, leur comportement et les horaires de censure. Cinq loups censurés étaient seuls la dernière fois qu'ils ont été vus dans leurs territoires. Les loups prédispersés se sont séparés temporairement de

leur meute avant de quitter définitivement leur territoire natal (Messier 1985b). Deux couples ont établi des territoires temporaires puis ont disparu.

Tableau 4. Chronologie des grandes meutes de loups qui se sont séparées entre 1990 et 1994

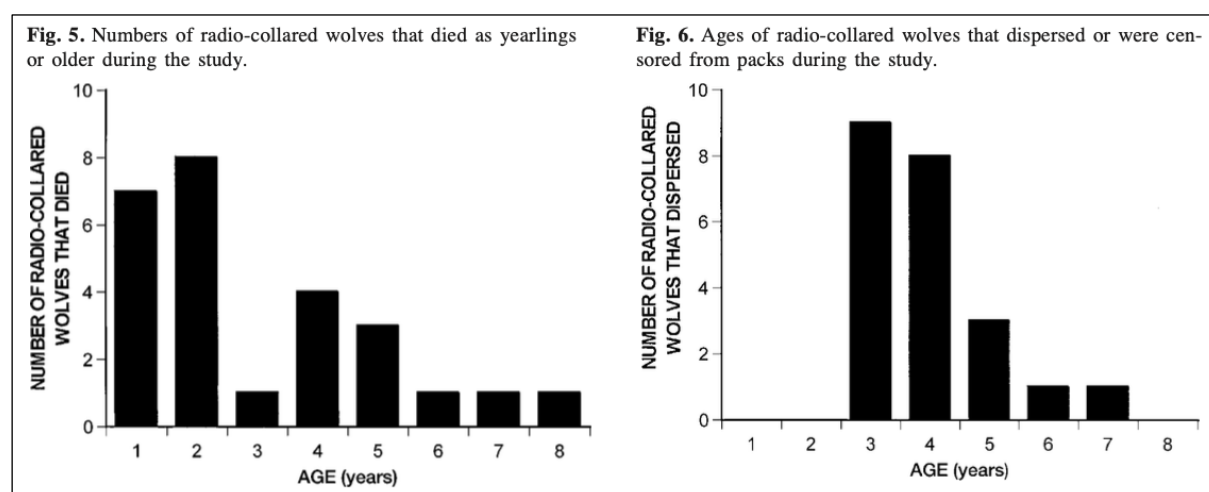
Original pack	1990	1991	1992	1993	1994	Split packs
Frances R.	17 ^a	9 12 ^b	15 ^a	13 ^a	15 6 2	Frances R. Hegsted Nipple Mt.
Big Campbell		3	14 ^a	7 10	20 ^c	Big Campbell
Weasel L.	6	13 ^a	4 7 6	12 6 11	– ^d – ^d – ^d	Weasel L. Lobster L. Weasel L. II
Woodside R.	4	7	11 ^a	7 6	10 7	Woodside R. MacPherson L.
Total	27	44	57	76	84	

^aTaille de la meute qui s'est divisée.

^bMeute de Tuchitua R. East. La meute s'est déplacée hors de la zone d'étude en 1992.

^cLa meute de Big Campbell s'est réunie en 1994.

^dAucune enquête sur la meute. Chaque meute a été estimée à huit loups, en se basant sur la taille moyenne des autres meutes en 1994



Les loups âgés de 2 à 4 ans représentaient 77% des loups qui se sont dispersés ou ont été censurés (Fig. 6). Sept des dix loups porteurs de colliers radio ont été censurés entre avril et juin, lorsque la dispersion natale des meutes de loups est la plus élevée (Zimen 1976, 1982 ; Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991).

L'âge des disperseurs était de $2,9 \pm 0,3$ ans (moyenne \pm SE) ; il n'y avait pas de différence entre les sexes (test U de Mann-Whitney, $U = 51$, $df = 1$, $P = 0,13$). Les taux de dispersion étaient de 0% en 1991, 17% en 1992, 33% en 1993, et 50% en 1994. Les taux de dispersion ont augmenté (coefficient de corrélation de Pearson, $\chi^2 = 6,9$, $df = 1$, $P < 0,01$) dans les années de rétablissement tardif (0,45, 1992-1994) par rapport aux années antérieures (0,09, 1990-1992). Le taux de dispersion était fortement lié à la taille moyenne annuelle de la meute ($r^2 = 0,95$, $df = 3$, $P < 0,03$). La dispersion n'était pas liée au nombre de meutes ($r^2 = 0,59$, $df = 3$, $P < 0,23$) ou à la densité de loups ($r^2 = 0,83$, $df = 3$, $P = 0,860$). Par conséquent, nous avons des preuves pour rejeter H_03 et accepter H_{a3} : le taux de dispersion est indépendant de la densité et négativement lié à la taille moyenne de la meute.

Le taux de dispersion est également lié à l'indice biomasse des ongulés : biomasse des loups chaque année ($r^2 = 0,95$, $df = 3$, $P < 0,03$).

Biomasse des ongulés : indice loup

Nous avons estimé la densité théorique de loups dans la FSA en 1996 sur la base de la biomasse des ongulés, en suivant Fuller (1989). Sur la base de la biomasse totale de proies disponibles ($x = 1,95$), la densité attendue était de 10,6 loups/1000 km². Nos estimations ont montré des densités de 10,4 et 10,6/1000 km² en 1994 et 1996, respectivement, ce qui indique que le nombre de loups a continué à augmenter légèrement et s'est stabilisé à la densité prévue par l'indice biomasse d'ongulés/loup.

Dynamique de formation des meutes

Nous avons classé les meutes de loups en résidents, paires colonisatrices, métamorphose, ou séparation, en fonction de leurs origines probables dans la FSA. Nous n'avons pas radio-équipé les survivants résidents en 1989, nous n'avons donc pas pu évaluer leur contribution à la formation des meutes colonisatrices. En 1990, nous pensons que 3 meutes résidentes de 4 à 6 loups (tableau 1) représentaient, au total, 16 des 62 loups (26%) présents cet hiver-là. Les 3 meutes résidentes se trouvaient bien à l'intérieur des limites de la zone d'étude. Chaque meute contenait des petits, ce qui indique que la reproduction n'a pas été perturbée par la dernière année de chasse. Deux meutes résidentes sont restées dans leurs territoires d'origine jusqu'en 1996 (Tableau 1). La meute du lac Weasel est restée jusqu'en 1993, mais nous n'avons pas pu la localiser par la suite.

Au cours de notre étude, un total de 22 paires (ou trios) colonisatrices ont établi des territoires dans des zones vacantes, représentant 57% de toutes les formations de territoires. Les premiers couples colonisateurs provenaient soit de meutes résidentes ayant survécu à la réduction de 1989, soit de loups ayant immigré de l'extérieur de la FSA. **Les colonisateurs ont constitué la base de la population de loups rétablie au début du rétablissement** (Fig. 7). Neuf couples ont colonisé la zone en 1990, sept en 1991, quatre en 1992, aucun en 1993 et un en 1994 et 1996. Dix-huit couples ont été équipés de colliers émetteurs et l'histoire de leur meute a été documentée pendant 49 mois consécutifs (Figs. 2 et 7). En 1994, 13 paires colonisatrices (72%) se sont reproduites avec succès et sont restées dans la FSA, 1 paire s'est reproduite mais s'est déplacée en dehors de la FSA, 2 paires se sont séparées avant de se reproduire, et 2 paires se sont séparées pour des raisons inconnues avant de se reproduire (Tableau 1). En 1994, les meutes originellement formées par les paires colonisatrices représentaient 46% de toutes les meutes et 51% des 218 loups de meute. Après 1994, nous avons perdu le contact radio avec tous les loups et nous n'avons donc pas pu suivre l'histoire de leurs meutes spécifiques. Les paires de colonisation contenaient toutes un loup mâle et une femelle. L'âge des 28 loups capturés en paires était de $3,20 \pm 0,38$ (moyenne \pm SE) ans.

Quatre meutes ont déplacé leur domaine vital dans la FSA depuis les zones limitrophes. En 1990, deux grandes meutes sont entrées dans la zone (Tableau 1), représentant 45% (28 loups) de tous les loups durant cet hiver. La meute de la rivière Tuchtua est restée dans la zone d'étude jusqu'en 1994, puis, pour des raisons inconnues, a déplacé son territoire vers l'extérieur. La meute du lac Frances est restée sur son territoire pendant tous les hivers. Trois meutes de loups se sont déplacées hors de la ZFS pendant notre étude (tableau 1).

Quatre meutes munies de colliers émetteurs ont atteint une taille importante, puis se sont divisées en un total de 9 groupes plus petits en 1994 (tableau 4). Au moment de la **scission**, les meutes

étaient composées de $14 \pm 1,5$ (moyenne \pm SE) loups. La meute de Frances s'est divisée 3 fois. En 1994, 39% des loups en meute provenaient de scissions de meutes. Tous les groupes qui se sont séparés de leur meute d'origine ont apparemment établi des territoires dans des zones proches.

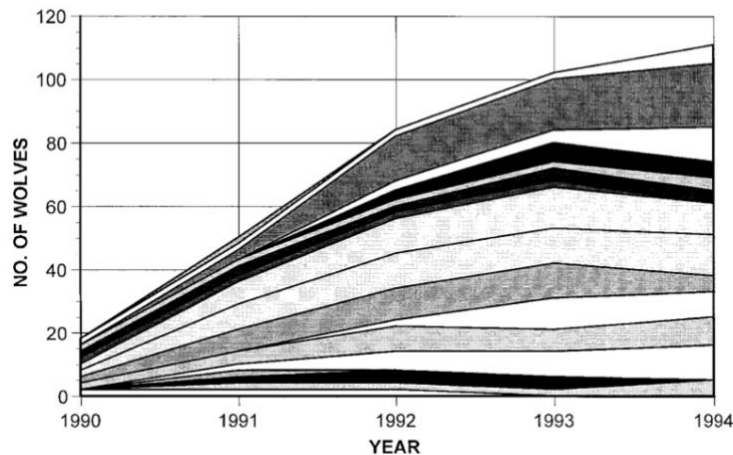


Fig. 7. Changements annuels dans la taille des meutes de loups qui ont été radiomarquées pour la première fois en tant que paires ou trios entre mars 1990 et mars 1994

DISCUSSION

Nous avons trouvé des preuves que le taux d'augmentation de la taille de la population de loups était dépendant de la densité et négativement lié au nombre de loups, ce qui indique que la compétition a finalement limité la taille de la population. La dispersion était un facteur clé limitant la croissance de la population. La dispersion est indépendante de la densité, mais elle est liée au nombre de loups, était fortement liée à la fois à la taille de la meute et à la biomasse d'ongulés disponible pour les loups chaque année (Fuller 1989). Le taux d'accroissement était aussi négativement lié au taux de dispersion, indiquant que l'effet limitant de la dispersion sur la taille des meutes de loups avait une forte influence sur la croissance de la population. Le taux de survie des loups était indépendant de la densité, mais il était lié à leur classe d'âge.

Les loups ont atteint la densité antérieure à la réduction en 5 ans suivant la fin de la réduction. Le nombre de meutes dans la zone a retrouvé en 3 ans le niveau de 25 de 1983, avant la réduction (R. Farnell, données non publiées). Hayes et al. (1991) ont observé un taux d'augmentation élevé similaire des loups dans le sud du Yukon après la réduction ; la population a atteint 88% de sa taille avant réduction en 4 ans.

La colonisation par les couples a été le facteur qui a le plus affecté le taux d'accroissement des loups au cours des premières années du rétablissement au Minnesota (Fritts et Mech 1981), en Alaska (Peterson et al. 1984), dans le sud du Yukon (Hayes et al. 1991) et en Colombie britannique (Bergerud et Elliot 1998). Nous avons observé le même schéma général d'augmentation de la population dans la FSA. Le taux d'augmentation le plus élevé s'est produit entre 1990 et 1991 ($\lambda = 2,38$), lorsque la plupart des meutes étaient composées de couples (64 %) se reproduisant pour la première fois. R. Farnell (données non publiées) a également trouvé des taux d'augmentation annuels élevés dans notre zone d'étude pendant la période de réduction ($\lambda = 2,06-2,53$), lorsque les paires composaient 30 % des meutes, ce qui est similaire aux résultats de Bergerud et Elliot (1998). Dans notre étude, les taux d'accroissement élevés des premières années étaient soutenus par des taux de survie élevés des loups et de faibles taux de dispersion des petites meutes.

Après que les couples de loups aient établi des territoires dans la FSA, la reproduction a rapidement fait augmenter la taille des meutes. Le pourcentage de meutes contenant des petits a augmenté chaque année jusqu'en 1994, année où plus de 90 % des meutes se sont reproduites. La productivité du loup et les taux de survie des petits dépendent en fin de compte de la disponibilité des ongulés (Zimen 1976 ; Keith 1983 ; Messier 1985a ; Boertje et Stephenson 1992). Le nombre d'originaux et de caribous a augmenté au cours de notre étude et la taille des portées de loups était similaire à celle d'autres études où la disponibilité de la nourriture était élevée (Harrington et al. 1983 ; Fuller 1989 ; Boertje et Stephenson 1992). Le taux de survie des loups juvéniles était parmi les plus élevés rapportés dans la littérature. Harrington et al. (1983) pensaient que la présence d'un plus grand nombre « **d'assistants** » dans une meute augmentait le taux de survie des jeunes. **Nous n'avons trouvé aucune preuve que les taux de survie des petits augmentent avec la taille des meutes. Comme l'ont observé Peterson et al. (1984), les couples qui se reproduisaient pour la première fois étaient apparemment aussi capables d'élever des petits que ceux qui s'étaient déjà reproduits auparavant.**

Toutes les meutes munies de colliers émetteurs ont produit une seule portée, ce qui est similaire aux observations de Peterson et al. (1984). Dans une population fortement exploitée en Alaska, Ballard et al. (1987) ont trouvé que 7-10% des meutes de loups produisaient plus d'une portée. Les contraintes sociales limitent généralement la reproduction à une seule femelle dominante (Medjo et Mech 1976 ; Zimen 1976). **Le meurtre des membres dominants de la meute peut conduire à une instabilité de la reproduction en permettant à des femelles subordonnées d'être accouplées** (Woolpy 1968). Pendant la réduction, la plupart des meutes ont été complètement éliminées, laissant peu de groupes fragmentés (R. Farnell, données non publiées). L'exploitation a été très faible pendant le rétablissement. Cela a permis une grande stabilité de la reproduction et, par conséquent, la production de portées uniques.

Les taux de survie que nous avons observés pourraient représenter le maximum possible pour les loups sauvages. Les taux de survie étaient plus faibles dans six autres études où les taux de prélèvement étaient considérablement plus élevés que dans la FSA (Fritts et Mech 1981 ; Peterson et al. 1984 ; Messier 1985a ; Ballard et al. 1987 ; Fuller 1989 ; Hayes et al. 1991). Le taux moyen de survie des petits dans ces études était 27% plus bas (0.48) que le taux que nous avons observé, la survie des jeunes d'un an était 20% plus basse (0.61), et la survie des adultes était 30% plus basse (0.59). Nous avons peu d'informations sur la cause de la mort de la plupart des loups. Toutes les morts de jeunes loups sont survenues en été et en automne, lorsque les loups sont le plus susceptibles de se disperser des meutes natales en réponse à une agression intra meute (Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991). La plupart des décès de loups adultes se sont produits en hiver, lorsque les territoires des meutes sont le plus vigoureusement défendus par les adultes (Mech 1970).

En 1994, la dispersion a augmenté jusqu'au niveau trouvé dans une population stable de loups au Minnesota (49% ; Fuller 1989). Messier (1985a) et Peterson et Page (1988) ont montré que la compétition intrapack pour la nourriture déterminait si les jeunes loups restaient ou étaient éjectés au profit de nouveaux petits (Zimen 1976 ; Harrington et al. 1983). L'âge et la position sociale des loups influencent les taux de dispersion, qui augmentent rapidement avec l'arrivée de la maturité sexuelle (Packard et Mech 1980 ; Messier 1985b ; Gese et Mech 1991). Lorsque les meutes de notre étude ont atteint une taille plus normale, les taux de dispersion des jeunes loups ont augmenté, ce qui a eu tendance à stabiliser la taille de la meute.

Les meutes de loups ont une limite de capacité sociale d'environ 13 loups, qui est indépendante de l'approvisionnement en nourriture (Mech 1970 ; Zimen 1976). Lorsque les meutes atteignent cette taille dans la FSA, elles ont tendance à se **diviser**. Les meutes se **divisent** lorsque les loups subordonnés se dispersent en groupe en réponse aux stimuli sociaux des membres dominants (Zimen 1976). Les loups sont fortement philopatrics, comme le montrent de récentes études sur l'ADN mitochondrial (Lehman et al. 1992). **La colonisation à proximité de la limite du territoire parental permet aux disperseurs d'utiliser à long terme des zones familiales et de minimiser le coût de survie de la dispersion** vers un nouvel endroit où les ressources alimentaires sont inconnues et où le risque d'être tué par des congénères est plus élevé (Cooch et al. 1993). La séparation des meutes était particulièrement avantageuse dans la FSA car l'espace et les ressources en ongulés dans les zones adjacentes étaient suffisants pour permettre aux loups apparentés d'établir de nouveaux territoires.

Régulation des loups par l'offre de proies

Mech (1986), Gasaway et al. (1983), ainsi que Peterson et Page (1983) ont montré que la réponse numérique des loups était faiblement régulée par la diminution des ressources alimentaires, par le biais d'une faible rétroaction négative qui permettait aux effectifs de loups de suivre le déclin des proies pendant de longues périodes. Si la réponse numérique est aussi lâche lorsque la disponibilité des proies augmente, alors les loups pourraient dépasser les densités auxquelles les ratios proies/loups devraient se stabiliser, entraînant le déclin du nombre de proies. Si la réponse numérique des loups est sensible à l'abondance des proies, alors les populations de loups devraient se stabiliser à une densité qui ne dépasse pas l'offre de biomasse des proies (Pimlott 1967 ; Keith 1983 ; Fuller 1989 ; Messier 1994).

Nous avons trouvé des preuves à l'appui de H04 : **la réponse numérique des loups est étroitement régulée par les ressources en proies** ; cependant, nous avons également trouvé des preuves que le comportement social des loups aurait pu être aussi important pour limiter la taille de la population. La densité de loups observée en 1996 (10,4-10,6) correspondait étroitement à la densité stable prévue (10,6), basée sur l'indice biomasse d'ongulés : loup (Fuller 1989). Il existe des preuves que la **réponse numérique** des loups est étroitement régulée par la disponibilité des ressources alimentaires (Keith 1983 ; Messier et Crete 1985 ; Fuller 1989 ; Messier 1994 ; Bergerud et Elliot 1998), mais il n'est pas clair si l'abondance des proies ou la sociobiologie des loups est la cause/effet. **Packard et Mech (1980) ont proposé que les effectifs de loups soient régulés par une rétroaction synergique et bidirectionnelle avec leurs proies**. Ils soutiennent que les changements dans les ressources alimentaires provoquent en fin de compte des changements dans le comportement social des loups qui adaptent les taux de reproduction, de dispersion et de survie afin d'équilibrer le nombre de loups avec l'approvisionnement alimentaire. On pense également que le comportement social influence le temps de latence, c'est-à-dire la rapidité avec laquelle les effectifs de loups s'adaptent aux changements de ressources alimentaires (Packard et Mech 1980).

Nos données, ainsi que celles de Bergerud et Elliot (1998), confirment l'opinion de Fuller (1989) selon laquelle la dispersion est le principal mécanisme déterminant la façon dont les loups adaptent leurs effectifs à l'offre de proies. Nous avons trouvé d'autres preuves que les taux de dispersion étaient indépendants de la densité et fortement liés à la taille des meutes de loups. Par conséquent, la dispersion était apparemment liée à la fois à la **sociobiologie** des loups au sein de la meute, qui régulait la taille maximale de la meute, et à la disponibilité des proies par individu.

Nous avons comparé les densités de loups à long terme dans la zone d'étude et constaté que l'abondance des loups n'était pas régulée de manière sensible par les ressources alimentaires. Malgré une augmentation de 2 à 3 fois de la biomasse en ongulés, il n'y avait aucune différence dans la taille moyenne des meutes avant le début de la réduction du nombre de loups en 1983 ($9,0 \pm 1,0$ (moyenne \pm SE) loups ; A. Baer, Yukon Fish and Wildlife Branch, Box 2703, Whitehorse, YT Y1A 3C6, données non publiées) et après la stabilisation du nombre de loups en 1996 ($9,2 \pm 1,0$ (moyenne \pm SE)). De même, la densité des meutes ne différait pas en 1983 et en 1996 ($1,04$ meute/1000 km²), pas plus que la densité globale des loups dans la zone d'étude ($10,3$ - $10,6$ loups/1000 km²). Il est possible que les données antérieures à la réduction reflètent la tendance des loups à être en retard sur le déclin des proies, mais nous n'avons pas pu tester cette hypothèse. Cependant, les similitudes dans la taille des meutes sont la preuve que la dispersion n'était pas étroitement liée à l'abondance des proies par habitant.

La taille moyenne d'une meute de loups chassant l'orignal est d'environ 10 loups en Amérique du Nord (Mech 1970 ; Zimen 1976). Dans la plupart des régions du Yukon, la taille des meutes chassant les orignaux varie entre 6 et 10 loups (Hayes et Baer 1987 ; Hayes et Bowers 1987 ; Hayes et al. 1991). La stabilisation de la population de loups de la FSA pourrait s'expliquer par **une réponse fonctionnelle** étroite à la disponibilité des proies (c'est-à-dire que le taux d'abattage individuel ou collectif détermine la condition physique et la productivité des reproducteurs), ou par des **interactions sociales** qui limitent les meutes dans une zone à un nombre et une taille maximum prédéterminés, qui ne sont que vaguement liés à l'approvisionnement en nourriture. L'approvisionnement en nourriture par loup était inversement lié à la taille de la meute dans notre zone d'étude et ailleurs (Thurber et Peterson 1993), les paires présentant des taux de mortalité beaucoup plus élevés. Schmidt et Mech (1997) ont proposé que les loups vivent en meutes plus importantes non pas parce que l'acquisition de nourriture augmente avec le nombre de loups, mais parce que les paires d'adultes peuvent partager le surplus de nourriture avec leur progéniture pour des raisons de sélection de parenté. Par conséquent, nous ne devrions pas nous attendre à ce que la taille de la meute soit liée de manière sensible à la disponibilité des proies.

Le fait que la taille moyenne des meutes de loups dans la FSA soit conforme à celle des autres meutes chassant les orignaux du Yukon ne nous indique pas si les interactions sociales ou la disponibilité des proies sont plus importantes. Pour tester complètement H04 et déterminer la nature de la **réponse numérique** des loups, les densités de meutes et la taille moyenne des meutes devront être mesurées sur une gamme de populations de proies à l'état stable afin d'évaluer quelles variables sont contrôlées par les interactions sociales ou les ressources en proies. La meilleure preuve de la régulation par la disponibilité des proies serait une relation forte entre la taille et la densité des meutes et une gamme de densités stables d'élan. Nos preuves suggèrent que la disponibilité de la nourriture et le comportement social interagissent, la **réponse numérique** des loups étant une corrélation relativement lâche en fonction de la disponibilité des proies avec une taille maximale de meute **socialement limitée**, ce qui est une hypothèse des modèles actuels de « fosse aux prédateurs » (Messier 1994).

Qualité des données

Notre étude de la dynamique de rétablissement des loups a été limitée par certaines méthodes que nous avons utilisées. En raison du suivi peu fréquent des loups tout au long de l'année, nous n'avons pas pu mesurer avec précision les causes de mortalité ou les taux de dispersion réels. Nous avons déduit la plupart des séparations de meutes à partir de la coïncidence de fortes diminutions de la

taille d'une grande meute de loups radio-équipée et de la présence de meutes nouvellement formées à proximité. Les taux de survie des loups ont probablement été biaisés au cours des premières années de notre étude. La procédure K-M suppose que les animaux sont échantillonnés de manière aléatoire, ce qui n'était pas le cas au cours des premières années de notre étude, lorsque la plupart (60 %) des loups radio-équipés étaient de jeunes adultes en couple. Les loups colonisateurs précoces avaient un net avantage de survie sur les loups colonisateurs plus tardifs entrés dans la population, car ils ont établi des territoires et se sont reproduits sans compétition.

Néanmoins, 6 années d'étude semblent suffisantes pour observer une augmentation de population de loups à partir d'une très faible abondance et atteindre un état d'équilibre.