

Dispersion des loups dans une population Finlandaise en cours d'expansion

Journal of Mammalogy, 87(2):281–286, 2006

DISPERSAL IN AN EXPANDING WOLF POPULATION IN FINLAND

ILPO KOJOLA,* JOUNI ASPI, ANTERO HAKALA, SAMULI HEIKKINEN, CATRIN ILMONI, AND SEppo RONKAINEN

*Finnish Game and Fisheries Research Institute, Oulu Game and Fisheries Research, Tutkijantie 2 E,
FIN-90570 Oulu, Finland (IK, AH, SH)*

University of Oulu, Department of Biology, Box 3000, FIN-90014 University of Oulu, Finland (JA)

*University of Helsinki, Department of Biological and Environmental Sciences, Box 65,
FIN-00014 University of Helsinki, Finland (CI)*

*Finnish Game and Fisheries Research Institute, Taivalkoski Game and Fisheries Research,
FIN-93400 Taivalkoski, Finland (SR)*

Résumé

La dispersion influence la distribution et la structure génétique des populations animales. La dispersion dans l'expansion des populations de loups (*Canis lupus*) n'est pas bien documentée, en particulier en Europe, où aucune étude de dispersion n'est disponible. Nous avons étudié la dispersion des loups en Finlande, où une population périphérique de loups (160–180 animaux) ont augmenté et se sont développés entre 1998 et 2004. Nous avons équipé 60 loups appartenant à 8 meutes voisines d'émetteurs radio ou GPS dans le centre-est de la Finlande entre 1998 et 2004 et avons constaté qu'au moins 30 loups (50%) avaient dispersé de leurs territoires d'origine. Des informations supplémentaires ont été collectées en identifiant la meute natale des loups capturés avec génotypage microsatellite multilocus et analyse de paternité. Dans la zone d'étude, les directions formaient un motif de rayons solaires. Les loups quittaient généralement leur territoire d'origine à l'âge de louveteaux et yearlings, et en mode de saison unimodale. La distance de dispersion (médiane 98,5, portée de 35 à 445 km) ne différait pas selon le sexe ($P = 0,342$). Les voyageurs de longue distance (>200 km) n'ont été trouvés que parmi les loups partis à l'âge de 10-12 mois. La survie était liée à la direction de dispersion. Tous les loups marqués qui se sont dispersés au nord dans les zones de gestion des rennes ont été abattus avant de pouvoir se reproduire, alors qu'ailleurs, la majorité des disperseurs (10 sur 16) se sont reproduit.

INTRODUCTION

La dispersion joue un rôle important dans la distribution spatiale et la structure génétique des populations animales (Taylor et Taylor 1977 ; Vilà et coll. 2003) ; par conséquent, elle peut influencer la viabilité de la population (Boyce 1992 ; Nilsson 2003). Cependant, aucune théorie sous-jacente ne peut prédire tous les aspects du comportement de la dispersion nécessaire à la conservation et à la gestion (Macdonald et Johnson 2001 ; Woodroffe 2003). Les modèles de dispersion dans les populations animales varient pour diverses raisons et une approche multifactorielle est nécessaire pour comprendre les raisons sous-jacentes à ces variations (Ims et Hjermann 2001 ; Macdonald et Johnson 2001).

Ces dernières années, les populations de loups dans de nombreux pays se multiplient et se développent (Boitani 2000 ; Lucchini et coll. 2002), habitant de nouveau leurs anciennes aires de distribution, mais des études de dispersion basées sur des loups marqués n'existent pas. En Scandinavie, la population de loups est issue de 3 fondateurs probablement originaires d'une population Finno-Russe (Vilà et al 2003). La population Scandinave souffre de dépression de consanguinité importante (Liberg et al. 2005). En Finlande, les loups se sont reproduits régulièrement à partir du milieu des années 1990 (Kojola et Määttä 2004). La dernière estimation de la taille de la

population (2003) était de 150-165 loups, composée de 13 meutes en Finlande et 5 meutes supplémentaires transfrontalières avec la frontière Russe (Kojola et Määttä 2004). Les loups sont encore fortement concentrés dans l'est de la Finlande et, dans presque chaque cas, seuls des animaux isolés et errants vivent ailleurs dans le pays (Kojola et Määttä 2004). Certains d'entre nous (IK, JA, SR) ont confirmé 2 cas récents de reproduction dans l'ouest de la Finlande, 1 en 2002 et 1 en 2004.

La dispersion du loup a été étudiée dans plusieurs populations au moyen de la radiotélémétrie (Ballard et al. 1983, 1987 ; Boyd et Pletscher 1999 ; Fritts 1983 ; Fritts et Mech 1981 ; Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991 ; Mech 1987 ; Peterson et coll. 1984 ; Van Camp et Cluckie 1979), bien que seulement 2 des articles documentent la dispersion dans des populations en expansion (Boyd et Pletscher 1999 ; Fritts et Mech 1981). Les loups en dispersion peuvent voyager sur d'énormes distances de leur région natale, mais des découvertes récentes montrent que le climat, les barrières de l'habitat et la spécialisation des proies peut influencer le flux génétique sur de vastes zones géographiques (Carmichael et al. 2001 ; Geffen et al. 2004).

Nous avons examiné la direction et la distance de la dispersion et le destin des loups en dispersion d'une population de loup périphérique et colonisatrice en Finlande. La dispersion peut être corrélée à la tendance et à la densité de population. Chez les espèces territoriales telles que les loups, la dispersion doit être inversement dépendante de la densité, car la territorialité à des densités élevées peut entraver l'immigration et rendre difficile pour les juvéniles de quitter leur région natale (Wolff 1997). Parce que nos meutes d'étude forment un cluster de meutes principalement entouré par des zones inoccupées, de tels obstacles n'existent pas. Le sort des loups en dispersion peut, cependant, être influencés par la direction de la dispersion, car dans le nord de la Finlande, les taux de prélèvements ont été beaucoup plus élevés en raison de la déprédation considérable de rennes semi-domestiqués.

MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Zone d'étude

Notre zone d'étude de 15 000 km² était située dans le centre-est de la Finlande (Fig.1). La zone est une forêt boréale de conifères peuplée de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) et d'écépias de Norvège (*Picea abies*) comme espèces dominantes d'arbres. Les forêts couvrent environ 80% de la superficie des terres. La portée altitudinale est de 160 à 307 m. La neige hivernale permanente apparaît généralement au milieu de novembre et fond au début de mai. La densité moyenne des humains est de 2 personnes/km², mais elle est de 1/km² dans les territoires des loups.

Méthodes

Les loups ont été capturés de février à avril dans le centre-est de la Finlande au moyen de motoneiges, lorsque la neige était molle et d'au moins 80 cm de profondeur. Les motoneiges ont été conduites à côté des loups, qui ont été « bouclés » en utilisant un nœud coulant attaché à un manche. Les loups ont été placés dans une boîte en bois renforcée avec une grille métallique à l'extérieur et avait des portes aux deux extrémités. Ils ont été conservés pendant 30 min avant d'être injecté d'un mélange de médétomine et de kétamine ayant un rapport de dose de 1 : 20 (Jalanka et Roeken 1990).

Nous avons équipé 60 loups appartenant à 8 territoires du centre-est de la Finlande (Fig.1) avec des colliers-radio (n = 40 ; Telonics, Mesa, Arizona) ou un collier avec un système de positionnement global (GPS) et une radio (n = 20 ; Televilt, Lindesberg, Suède et Vectronic, Berlin, Allemagne) en 1998–2004. Une fois le collier attaché, l'animal a été marqué à l'aide de marques auriculaires, et mesuré pour plusieurs variables morphologiques, puis il a été replacé dans la boîte avec un médicament antagoniste (atipamézole ; dose 4 fois la dose de medetomin) afin que le loup puisse récupérer avant d'être libéré. Aucun mal ou blessure n'a été infligé aux loups. Le permis de capture des loups tel que décrit ci-dessus a été délivré par le comté vétérinaire d'Oulu, en Finlande. Tous les loups radiocollarisés ont été suivis régulièrement tout au long de l'année, 2 à 5 fois / semaine au moyen d'un suivi au sol.

Les données des colliers VHF-GPS ont été téléchargées via une connexion avec un téléphone portable (Global System for Mobile Communication, GSM). Les colliers ont été programmés pour collecter des emplacements 6 fois / jour.

Le sex-ratio des loups équipés était de 38 mâles (63,3%) et 22 femelles (36,7%), et s'écarte de la parité ($X^2 = 4,23$, $d.f. = 1$, $n = 6$, $P = 0,039$). Les loups alpha étaient des couples résidents qui se reproduisaient dans les territoires d'étude (cf. Mech et Boitani 2003). Les femelles ont été assignées à une classe reproductrice lorsqu'elles sont restées 3 semaines sur le site de la tanière début mai et que la présence d'une portée a été confirmée plus tard. L'analyse de la filiation génétique (voir ci-dessous) a montré que tous les autres loups capturés dans le territoire étaient des descendants des loups alpha capturés. L'estimation de l'âge des loups capturés au sein de leur territoire natal reposait sur plusieurs critères. Quand le nombre de loups dans une meute correspondait à la taille de portée connue, tous sauf les loups alpha étaient supposés être des louveteaux. De plus, pendant la saison de capture, les louveteaux se distinguaient également des loups plus âgés sur la base de leurs poils plus doux et plus ondulés. Les dents ont également été vérifiées. Aucun signe d'usure dentaire n'a été observé chez les louveteaux. Cependant, la classification des loups en louveteaux et des loups plus âgés était subjective, car ce n'était pas sur la base de critères quantitatifs non ambigus. Par exemple, comme le type d'usure dentaire est variable (Gipson et al. 2000). Aucun des animaux estimé être des louveteaux ne se sont reproduits au cours de l'année de capture, alors que 2 des 3 yearlings l'ont fait. L'âge des loups abattus par les chasseurs ($n = 6$) après leur dispersion ont été estimés dans le laboratoire de Matson (Milltown, Montana) sur la base des anneaux de ciment dans les racines de canines (Ballard et al. 1995). Dans chaque cas, l'âge était estimé au moment de la capture. Les animaux équipés de radiocollars comprenaient 11 loups alpha, 3 yearlings et 46 louveteaux. Le nombre d'individus équipés d'émetteurs dans les 8 territoires variait de 3 à 14 (Fig. 1).

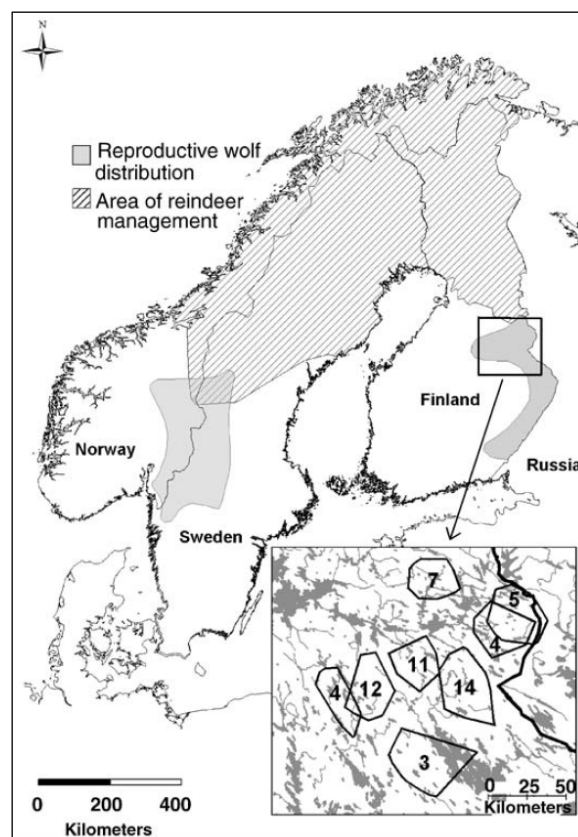


Figure. 1. - L'éventail des meutes reproductrices de loups (Aronson et al. 2001) et la région d'élevage de rennes de Fennoscandie, et de territoires de loups (sous forme de polygones convexes multiples à 100%) dans la zone d'étude avec nombre de loups équipés de collier-radio.

Les taux de dispersion ont été calculés uniquement pour les loups équipés mais l'information sur la direction et la distance de dispersion a été obtenue pour 3 loups supplémentaires (2 femelles, 1 mâle) en utilisant l'analyse de la filiation et la notation microsatellitaire des loups capturés et récoltés. Les tissus des échantillons ($n = 104$) ont été prélevés sur des loups morts entre 1996 et 2004, et les échantillons de bulbes pileux ($n = 23$) sur les loups capturés. Chaque loup a été génotypé pour une variation allélique à 11 (échantillons de tissus) ou 10 (échantillons de bulbes pileux) loci microsatellite autosomique (Aspi et al., sous presse). Ces données de génotypages nous ont permis de réaliser l'analyse de filiation (avec un pouvoir de résolution de 97,1%), et ainsi nous avons pu détecter la dispersion de ces 3 individus de leurs territoires d'origine avec les nouveaux établis.

Nous avons considéré un loup comme dispersé de son territoire natal une fois il s'est déplacé constamment hors des limites de son territoire (Boyd et Pletscher 1999). Les principaux critères de direction et de distance étaient similaires à ceux utilisés dans d'autres études approfondies sur la dispersion des loups (Boyd et Pletscher 1999 ; Gese et Mech 1991). La distance de dispersion était évaluée différemment pour les loups pour lesquels les limites du nouveau territoire n'ont pas pu être évalué pendant la durée de vie de l'émetteur ($n = 6$) de celles que nous avons pu définir ($n = 14$ avec collier-radio, et $n = 3$ par analyse génétique). De nouveaux territoires ont été détectés en vérifiant les observations de loups à collier avec des relevés aériens et en suivant les déplacements des loups porteurs de collier GPS. Quand le nouveau territoire était connu et ses frontières définies par radio-tracking ou localisations GPS, la distance de dispersion était définie comme la distance entre les points médians de l'ancien et du nouveau territoire. Sans données sur les limites du nouveau territoire, on a estimé que le loup a établi un nouveau territoire si au moins 6 mois s'étaient écoulés depuis le départ du territoire d'origine. Ce critère n'a pas été utilisé auparavant, mais reposait sur les résultats des loups pour lesquels l'établissement du nouveau territoire pouvait être confirmé dans notre population d'étude. Pour le reste des loups, la distance de dispersion était définie comme la distance entre le milieu du territoire et le lieu du décès (coup de feu ou accident de la route, $n = 4$) ou le dernier emplacement connu ($n = 2$). La direction du déplacement a été évaluée en utilisant les coordonnées géographiques des centres entre les nouveaux et les anciens territoires, et si le nouveau territoire n'était pas connu, depuis le dernier emplacement connu en dehors du territoire d'origine ou du site de la mort.

RÉSULTATS

Taux de dispersion

Au moins 50% (30 sur 60) de tous les loups marqués ont dispersés de leur territoire d'origine. Sur les 11 loups alpha marqués, aucun ne s'est dispersé, alors que la plupart des loups non alpha ($\geq 61,2\%$, $n = 49$) ont disparu de leur territoire d'origine. Parmi les loups non alpha qui ont disparu, il y avait 15 loups dont la dispersion n'a pas été confirmée ; ce groupe peut inclure certains loups qui ont été tués dans leur territoire natal. Par conséquent, le taux de dispersion maximum théorique des loups non alpha était de 88,2% ($n = 34$). Trois loups de la même portée sont restés et ont divisé leur territoire d'origine après que leur mère fut abattue : 1 femelle s'est accouplée avec son père, l'autre femelle avec son frère. Un 4^{ème} loup qui est resté dans le territoire d'origine était une femelle qui s'est également accouplée avec son père après que la femelle alpha fut abattue. Le sex-ratio des animaux dispersés (19 mâles : 11 femelles) ne différait pas de la sex-ratio des loups marqués (38 : 22, $X^2 = 0,70$, $d.f. = 1$, $P = 0,404$).

Moment et âge de la dispersion

La dispersion a culminé d'avril à juin et n'a pas eu lieu en janvier et février (Fig. 2). Le nombre de départs en périodes trimestrielles (janvier - mars, avril - juin, juillet - septembre, et Octobre - décembre) a varié de manière significative ($X^2 = 22,92$, $d.f. = 3$, $P < 0,001$). L'âge moyen estimé auquel les loups sont partis de leur territoire d'origine était de 13,5 mois (SD = 4,0, fourchette 10-24 mois, calculés pour les loups capturés lors de leur 1^{er} hiver). La plupart des départs ont eu lieu à l'âge de 11-12 mois (Fig. 3). La durée moyenne entre le départ et l'établissement dans la nouvelle zone où le loup s'est reproduit plus tard, était de 70 jours (SD = 58, $n = 7$ loups avec émetteurs GPS).

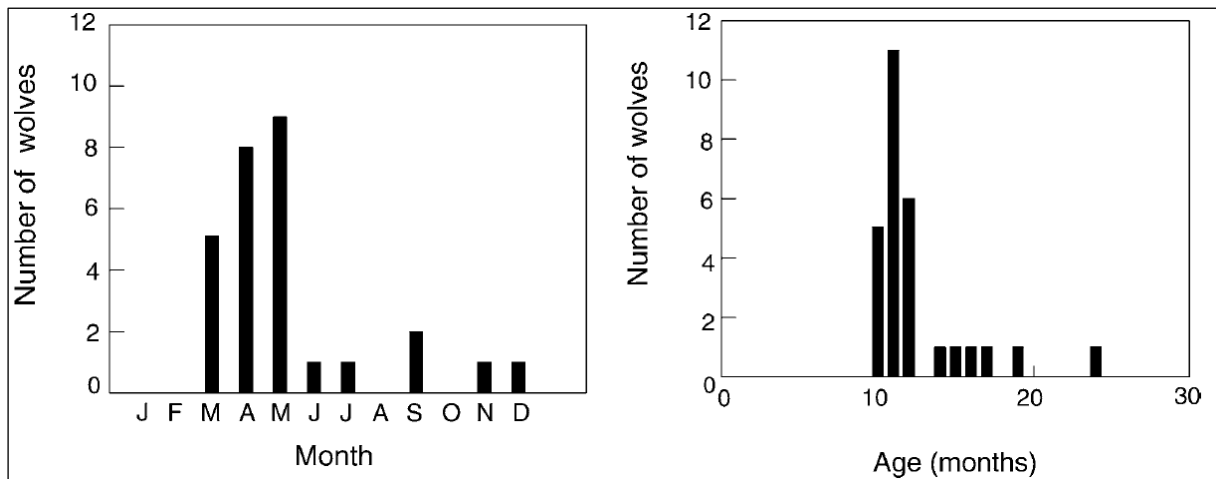


Figure 2. — Mois des départs des loups de leur territoire d'origine, en Finlande, pour les loups considérés comme des louveteaux lorsque capturés (2000–2004)

Figure 3. — Âge estimé des loups au départ du territoire d'origine, en Finlande, pour les loups considérés comme des louveteaux lorsque capturés (2000–2004)

Direction et distance de dispersion

Les directions dans lesquelles les meutes d'étude ont dispersé formaient un motif de rayons solaires (Fig. 4). La fréquence de dispersion des loups dans chaque secteur directionnel n'a pas varié ($X^2 = 1,3$, $d.f. = 3$, $P = 0,753$; Fig. 4). La distance médiane entre les milieux des territoires d'origine et des nouveaux territoires était de 99 km ($n = 20$, portée de 35 à 445 km), avec une médiane pour les mâles de 109 km (entre 35 et 445 km) et pour les femelles de 99 km (autonomie de 60 à 390 km). La distance ne différait pas entre les sexes (test U de Mann - Whitney, $U = 62$, $P = 0,342$). La distance de dispersion était associée négativement à l'âge (rang de corrélation de Spearman, $r_s = 0,471$, $n = 17$, $P < 0,05$), alors que la masse corporelle à la capture n'était pas corrélée à la distance (femelles : $r = 0,342$, $P = 0,407$; mâles : $r = 0,170$, $P = 0,687$). La distance de dispersion ne différait pas avec le sens de la direction (test statistique de Kruskal-Wallis = 4,174, $d.f. = 3$, $P = 0,243$).

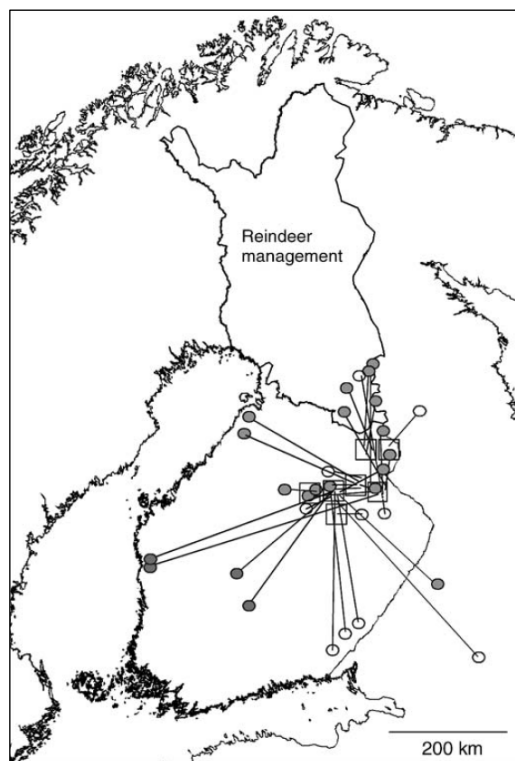


Figure 4. — Dispersion des loups en Finlande, 2000–2004. Les carrés indiquent les territoires où les loups étaient équipés d'émetteurs, les cercles noirs indiquent les nouveaux territoires définis et supposés et les cercles ouverts délimitent le dernier lieu ou le site de décès pour les cas dans lesquels l'établissement du nouveau territoire n'était pas apparent.

Destin des disperseurs

Près de la moitié (45% ; 10 sur 22) des loups dispersés dont le destin a été connu pendant au moins 2 ans après le départ a survécu jusqu'à leur 1^{ère} reproduction. La survie était non associée à la distance de dispersion (Mann - Whitney *U*-test, $U = 40$, $P = 0,368$) ou au sexe ($X^2 = 0,023$, $d.f. = 1$, $P = 0,880$). Tous les loups ($n = 6$) se dispersant dans la zone de gestion des rennes ont été abattu avant leur 1^{ère} reproduction, alors que des 10 loups qui se sont dispersés en dehors de cette zone ($n = 16$) ont réussi à se reproduire au moins une fois dans la nouvelle zone.

DISCUSSION

Le taux de dispersion dans notre étude était similaire à celui d'une population de loups en cours de colonisation dans les montagnes Rocheuses centrales d'Amérique du Nord (53%, $n = 58$; Boyd et Pletscher 1999) et supérieur à de nombreuses autres études nord-américaines où 24 à 35% des loups marqués ont dispersés de leur territoire d'origine (Ballard et coll. 1987 ; Fritts et Mech 1981 ; Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991 ; Peterson et coll. 1984). Les différences de taux de dispersion sont apparemment influencées par la proportion de loups alpha non dispersant parmi les animaux marqués.

Dans certaines populations de loups en expansion, une tendance à un sex-ratio biaisé en faveur des femelles a été observé (Boyd et Pletscher 1999 ; Fritts et Mech 1981 ; Wyweden et coll. 1995).

Nous n'avons pas trouvé de différence entre les sexes dans la proportion d'individus en dispersion. Pulliainen (1965, 1980) a signalé un fort biais masculin parmi les loups abattus en Finlande, il y a environ 40 ans. Il y avait un parti pris masculin parmi les loups capturés, mais le sex-ratio réel dans la population de loups Finlandaise ne diffère probablement pas de l'unité, car lorsque l'ensemble des données des loups tués par les chasseurs et ceux marqués ont été regroupés, nous avons (IK, JA) constaté que le sex-ratio ne s'écartait pas de l'unité (48 mâles et 58 femelles ; $X^2 = 0,31$, $d.f. = 1$, $P = 0,579$). **Le biais masculin rapporté par Pulliainen (1965, 1980) pourrait indiquer que les mâles étaient plus nombreux que les femelles concernant les individus disperseurs de longues distances.** Nos données n'ont pas fourni de preuves de différence de distance en fonction du sexe, bien que les 2 loups qui ont voyagé à plus de 400 km étaient des mâles. Notre constat de l'association entre la dispersion précoce et la dispersion de longue distance est en accord avec les résultats présentés par Gese et Mech (1991) au nord-est du Minnesota, où les louveteaux et les yearlings dominaient parmi les disperseurs à longue distance.

La distribution saisonnière de la dispersion semble être unimodale dans plusieurs autres populations (Ballard et al. 1987 ; Fritts and Mech 1981, Fuller 1989). Un modèle bimodal a également été trouvé (Gese et Mech 1991). Cependant, la saisonnalité de la dispersion peut être très faible (Boyd et Pletscher 1999) où la dispersion peut être assez uniforme tout au long de l'année (Van Ballenberghe 1983). La saisonnalité peut varier même dans les populations de loups géographiquement fermée (Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991).

Les différences saisonnières dans le taux de dispersion peuvent être liées à plusieurs facteurs explicatifs. L'agression intra-meute est connue augmenter pendant la saison de reproduction (Packard et al. 1983), et l'un de nous (SR) a observé que c'était en mars dans notre zone d'étude. Dans les Rocheuses au Montana, les taux de dispersion de la population sont les plus faible en mars et avril, et Boyd et Pletscher (1999) ont suggéré que cela pourrait refléter une abondance de ressources alimentaires, car les ongulés sont les plus vulnérables en fin hiver et au début du printemps. **Cependant, bien qu'une augmentation de vulnérabilité des proies diminue la concurrence alimentaire dans les meutes, elle aide également les loups disperseurs à trouver facilement de la nourriture dans de nouvelles zones.** Cela pourrait expliquer le pic printanier de dispersion en Finlande où l'original (*Alces alces*) est le seul ongulé sauvage dans la plupart des territoires et la principale proie des meutes de loups, même à l'intérieur de l'aire des rennes des forêts sauvages (*Rangifer tarandus* ; Kojola et coll. 2004).

La dispersion par les jeunes loups a également prédominé dans les études réalisées dans le nord-ouest (Fritts et Mech 1981) et le nord-est (Gese et Mech 1991) du Minnesota, où la plupart des disperseurs

quittent leur territoire d'origine à l'âge de yearling. Ces études présentaient également des exemples de **populations colonisatrices**. Les yearlings et les jeunes de 2 ans composaient 61% des disperseurs à Kenai, en Alaska (Peterson et al. 1984). Cependant, dans certaines autres populations, l'âge moyen de dispersion était nettement plus élevé que dans notre étude (Ballard et al. 1987 ; Boyd et Pletscher 1999).

Nos résultats concordent avec l'hypothèse de Wolff (1997) : la faible densité de population augmente le taux de dispersion dans les territoires des espèces. Certains d'entre nous (IK, JA) ont constaté que, dans notre zone d'étude, la densité de loup était de 3,0 à 3,5 loups 1 000 km², ce qui fait partie des plus basses signalées dans les forêts boréales d'Amérique du Nord (Fuller et coll. 2003). La densité moyenne des orignaux était de 0,3 à 0,4 km² (Ruusila et al. 2005). C'est en dessous du seuil (0,5) sous lesquelles les populations de loups peuvent être affectées (Messier 1994). Certains d'entre nous (IK, JA) ont observé qu'en raison de la faible densité de loups, l'indice de biomasse des ongulés par loup (voir Fuller 1989) était plus élevé (460) que l'indice moyen des études nord-américaines (271 ; Fuller et coll. 2003). Ainsi, nous avons observé des taux de dispersion élevés dans des conditions de faible densité et d'abondance alimentaire relativement élevée. À l'inverse, Boyd et Pletscher (1999) ont présumé que l'abondance des proies et la forte densité de loups favorisaient un départ précoce.

Notre analyse de la direction de dispersion a indiqué que les loups se dispersaient relativement uniformément dans différentes directions, mais il est possible que nous n'ayons pas de données totalement impartiales pour évaluer l'effet de **l'attraction conspécifique**, parce que nous avons perdu le contact avec certains loups. Ils auraient pu se disperser en Russie, où la densité de loup est actuellement beaucoup plus élevée qu'en Finlande (Linden et al. 2000). La dispersion dans la région de gestion des rennes dans le nord de la Finlande était commune et pourrait être liée à une abondante ressource de nourriture dans ce domaine. Les rennes semi-domestiqués en liberté, qui sont la principale proie des loups dans la zone de gestion des rennes (Pulliainen 1965) peuvent être aussi nombreux que 300 000 avant la récolte d'automne et 200 000 en hiver sur une portée de 114 000 km² (densité 2,6 et 1,8 rennes km², respectivement). La dispersion dans la zone de gestion des rennes peut s'expliquer en partie par des déplacements exploratoires au cours desquels les jeunes loups acquièrent des informations sur la qualité de l'environnement hors du territoire d'origine avant leur départ définitif (Gese et Mech 1991 ; Messier 1985). La faible survie des loups dans cette zone est due à l'élimination des loups par des quotas de chasse et des permis spéciaux qui entraînent des taux de récolte sensiblement plus élevé qu'ailleurs.