

Modèle de présence des loups aux homesites

Wolf homesite attendance patterns

Marcel J. Potvin, Rolf O. Peterson, and John A. Vucetich

Can. J. Zool. 82 : 1512-1518

Résumé

Les loups, *Canis lupus* L. 1758, adultes fréquentent leur tanière ainsi que des sites de rendez-vous au cours de l'été pour apporter de la nourriture aux louveteaux et pour en assurer la sécurité. Nous avons étudié le patron d'utilisation de ces sites par plusieurs loups d'une même meute dans le parc national de l'Isle Royale, au Michigan, pendant 6 années. La taille de la meute, le nombre de louveteaux et la densité des proies ont varié au cours de notre étude. Étant donné l'effet connu de la densité des proies sur le comportement des loups, nous avons posé l'hypothèse selon laquelle la présence des loups à leur tanière et aux sites de rendez-vous varie avec la densité des proies. Nous avons aussi étudié les effets de la taille des meutes, du statut social et du nombre de louveteaux sur la fréquentation de la tanière et des sites de rendez-vous. **Contrairement à notre prédiction, la densité des proies ne permet pas de prédire avec précision des statistiques telles que le nombre d'heures de présence par jour ou la durée de l'absence à la tanière et aux sites de rendez-vous.** De plus, même si les densités de proies et les statuts sociaux demeurent les mêmes, **le patron de fréquentation de la tanière et des sites de rendez-vous varie considérablement chez les individus suivis pendant plusieurs années.** Nos résultats montrent que la présence des loups à leur tanière et aux sites de rendez-vous est très variable et ne peut être facilement prédite à partir de la densité des proies.

INTRODUCTION

Le succès de la reproduction chez le loup gris *Canis lupus* (L., 1758), est en partie déterminé par les taux de survies des louveteaux, qui peuvent varier considérablement au cours des 6 premiers mois de leur vie (0,48-0,89, Ballard et al. 1987 ; Fuller 1989). Les facteurs qui influencent la survie des louveteaux concernent la disponibilité de nourriture et la protection contre d'autres grands prédateurs. Ils sont tous les deux apportés par les parents et d'autres membres de la meute présents aux homesites, au printemps et en été. **Les homesites comprennent la tanière initiale plus une série de sites de rendez-vous où les louveteaux sont laissés, pendant que les loups plus vieux sont à la chasse** (Joslin 1967). Bien que les adultes reproducteurs et non reproducteurs découragent les prédateurs potentiels aux homesites (Murie 1944 ; Theberge et Pimlott Peterson 1969 et al. 1984 ; Weitch et al. 1993), l'efficacité de la dissuasion de menaces par les individus non reproducteurs a été interrogés (Harrington et Mech 1982 ; Harrington et al. 1983). **En outre, les chasseurs inexpérimentés, comme les yearlings, peuvent rester aux homesites pour acquérir de la nourriture (pour eux-mêmes), des autres loups de retours de la chasse** (Harrington et al. 1983).

Comme le statut reproducteur varie, la présence aux homesites peut également changer. Les yearlings et les mâles reproducteurs sont présents aux homesites moins fréquemment, alors que les femelles yearlings et reproductrices restent aux homesites plus souvent (Harrington et Mech 1982 ; Ballard et al. 1991) et se déplacent moins (Jedrzejewski et al. 2001). Les femelles reproductrices ont

des taux de présence plus élevés dans les grandes meutes (Ballard et al. 1991). Harrington et Mech (1982) ont cru que les loups dont les taux de présence étaient faibles venaient du fait que ces individus étaient en patrouille, et que les loups avec des taux de présence élevés tiraient bénéfice de la nourriture apportée par les loups de retours de chasse ou d'une carcasse.

Le rapport entre la présence des adultes et la survie des louveteaux est incertain, puisque les études précédentes sur la présence des loups aux homesites ont été basées sur des périodes irrégulières de surveillance, d'observation visuelle, et (ou) d'échantillons assez faibles, recueillies pendant une seule année de surveillance (par exemple, Theberge et Pimlott 1969 ; Harrington et Mech 1982 ; Ballard et al. 1987). Une étude importante a montré que les grandes meutes ont une survie des louveteaux plus élevée, à condition que les proies soient abondantes (Harrington et al. 1983). Cependant, parce que ces résultats n'ont pas été basés sur une surveillance directe des homesites, la contribution des différents loups à la survie des louveteaux reste incertaine.

Nous avons étudié la présence aux homesites des loups appartenant à la même meute pendant deux périodes de densité de proies différentes. Puisque les loups parcourent plus de terrain quand l'abondance des proies est faible (Jedrzejewski et al. 2001), nous nous sommes attendus à ce que la présence varie avec la variation de densité des proies. Nous avons prévu que la variation de la présence aux homesites affecterait le nombre de louveteaux survivant à l'âge de 9 mois. En conclusion, nous avons évalué comment la présence aux homesites a influencé la taille de la meute, l'heure, et le jour Julien (c.-à-d., l'âge des louveteaux).

MATERIEL ET METHODE

Aire d'étude

Le parc national de l'île Royale (ISRO), au Michigan, est une île située dans la partie nord-ouest du Lac supérieur (47°55'N, 89°W) d'une superficie de 544 km². L'île est caractérisée par une série d'arêtes rocheuses réparties dans le sens de la longueur. La partie nord-est de l'île, où est située l'étude, comporte des épicéas (*Picea glauca* et *Picea mariana*), des bouleaux blanc (*Betula papyrifera*), des trembles (*Populus tremuloides* et *Populus grandidentata*), et des sapins de baume (*Abies balsamea*). De mai jusqu'à août, le lever du soleil se produit entre 06h00 et 07h00 et le coucher entre 21h00 et 22h00. Le secteur d'étude et les diverses populations sont déjà décrits par Peterson (1977) et Peterson et al. (1998).

Pendant l'été, le régime alimentaire des loups sur ISRO comporte principalement des orignaux *Alces alces*, L., 1758 (85 %) et dans une moindre mesure des castors (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) (14 %) et des lièvres à raquettes (*Lepus americanus* Erxleben, 1777) (Thurber et Peterson 1993). Les humains ne sont pas autorisés à chasser la faune sur ISRO. Des autres grands prédateurs ou proies, les loups et les orignaux d'ISRO représentent, essentiellement, un système prédateur proie simple. Au cours de notre période d'étude, la densité d'orignaux s'est étendue de 3,0 à 3,3 entre 1991 et 1993 et de 1,3 à 1,6 orignaux/km² entre 1997 et 1999 (Peterson et Vucetich 2001). En outre, entre les hivers 1992 et 2000, la densité de castor a diminué considérablement pour passer de 24,3 colonies/100 km² à moins de 4 colonies/100 km² (Peterson et Vucetich 2001).

Démographie de la meute Est

Nous avons surveillé durant l'été la présence aux homesites des individus de la meute Est d'ISRO. Pendant les deux périodes d'observations, 1991-1993 et 1997-1999, la meute était l'une des trois

meutes territoriales occupant le tiers nord-est d'ISRO. En tant qu'élément d'une étude en cours sur les rapports prédateur-proie, des loups (meutes Est y compris) et des orignaux ont été intensivement suivis pendant l'hiver (Peterson et al. 1998). Des résultats sur les recherches antérieures (Peterson et al. 1998 ; Peterson et Vucetich 2001) sont présentés ci-dessous et dans le tableau 1.

La taille de la meute Est a varié entre 4 et 10 membres. La taille de la meute sans jeunes de l'année a varié de 3 à 5 et était semblable pendant chaque période d'échantillonnage (1991-1993, moyenne = 4 ; 1997-1999, moyenne = 3,7). Les estimations annuelles de la taille de la meute et du statut reproducteur basées à partir de survols aériens, ont été conduites 4 mois avant nos observations annuelles des homesites. Le statut reproducteur des loups adultes équipés de collier-émetteurs était basé sur l'observation du saignement vaginal pendant l'œstrus, sur le comportement de cour, et sur le comportement de dominance orienté sur d'autres membres de la meute.

Le nombre de louveteaux survivant à l'âge de 9 mois n'a pas beaucoup varié. Quatre jeunes ont survécu à 9 mois en 1993, et six autres en 1998. Quand les louveteaux pouvaient être dénombrés aux homesites durant l'été, ils étaient entre trois et six. **Durant chaque été, la meute est restée au même homesite pendant 8 à 12 semaines.**

La taille du territoire de la meute Est en hiver a donné une moyenne de 245 km² entre 1991 et 1993 et 221 km² entre 1997 et 1999. Ces évaluations incluent des parties de lacs gelés mais aussi certaines baies gelées du Lac supérieur. Dans le territoire de cette meute, la densité d'orignaux a varié entre 1,6 (hiver 97) et 2,8 orignaux/km² (hiver 1993).

Méthode de recueil de données

Les loups ont été capturés et équipés de colliers émetteurs en utilisant les techniques décrites par Thurber et Peterson (1993) et approuvées pour respecter le bien-être des animaux par l'Université Technologique du Michigan. Les loups équipés de collier-émetteur étaient surveillés aux homesites entre mai et août en utilisant une station de surveillance automatique comportant un récepteur radio (modèles TR-1 et TDP-2, Telonics Inc., Mesa, Arizona), et une antenne directionnelle, une source d'énergie (panneaux solaires ou batterie 12-V), et un enregistreur de diagramme sur papier (Gulton Industries Inc., Manchester, New Hampshire). Les fréquences individuelles ont été enregistrées pendant des périodes de 15 minutes, deux fois par heure, séparées par l'enregistrement d'un émetteur de référence.

Un homesite de la meute a été trouvé par télémétrie aérienne au printemps 1991 et une station de surveillance a été placée en hauteur sur une arête à 2 kilomètres de distance. À ce homesite, trois membres de la meute Est ont été surveillés durant trois étés entre 1991 et 1993. Entre 1997 et 1999, nous avons surveillé quatre membres de cette meute depuis une station d'enregistrement située à 200 mètres des différents homesites. Un ou deux loups ont été surveillés chaque été et la plupart des années nous n'avons pu déterminer si le homesite utilisé était un premier emplacement de tanière ou un site de rendez-vous.

Pour compléter les données de télémétrie, nous avons surveillé l'activité des loups aux homesites pendant les étés de 1997 à 1999 à une distance de 200 m à l'aide de jumelles et de longue vue. Pendant chacun des trois étés, des observations ont été faites entre 8 et 28 jours pendant 3 à 16 h chaque jour. De ces observations, réparties tout au long de l'été, nous avons noté le nombre de

louveteaux et d'adultes, les interactions sociales entre les loups, et la présence de loups équipés de collier-émetteur.

Méthode d'analyse

Nous avons organisé nos données en déterminant d'abord la présence ou l'absence des loups marqués pour chaque intervalle de 30 minutes par jour. Ensuite, nous avons calculé les taux quotidiens et mensuels de présence en divisant le nombre de loups présents par périodes de 30 minutes par le nombre total de périodes de 30 minutes de surveillance. À deux occasions (en mai 1993 et en juillet 1993), des interférences atmosphériques et des échecs provisoires de réceptions ont eu comme conséquence la perte d'enregistrements de données pendant plusieurs jours consécutifs. Notre analyse exclut ces périodes. Pour certaines analyses, impliquant des essais d'hypothèses multiples, nous avons employé la méthode de Dunn-Sidak pour calculer des taux d'erreur, et nous avons utilisé un taux d'erreur nominal de 0,05 (Sokal et Rohlf 1995).

Modèle quotidien de présence aux homesites

Pour évaluer l'hypothèse qui consiste à dire que les modèles quotidiens de présence aux homesites dépendent du statut reproducteur et du sexe, nous avons considéré une unité de prélèvement, un loup suivi un été (ci-après, loup-été). Nous avons utilisé les tests Mann-Whitney et Kruskal-Wallis pour évaluer les hypothèses nulles ou d'égalités des taux médians de présence parmi des loups-été suivant les divers statuts reproducteurs et les divers sexes (Sokal et Rohlf 1995). Nous avons également examiné si la présence quotidienne médiane des loup-été était sensiblement corrélée avec la taille de la meute, la densité des proies, ou le nombre de louveteaux survivant à l'âge de 9 mois. Réciproquement nous avons examiné si la durée de l'absence était corrélée avec la taille de la meute, la densité des proies, ou le nombre de louveteaux survivant à l'âge de 9 mois. La durée des absences se caractérise soit par de courtes durées d'absences, soit par de longues durées d'absences pouvant refléter l'effort de chasse (Harrington et Mech 1982).

Pour évaluer l'hypothèse qui tend à penser que la présence aux homesites change selon l'heure de la journée, nous avons déterminé en premier, des périodes de 4 heures de présence maximum et minimum. Nous avons utilisé le test G (Sokal et Rohlf 1995) pour évaluer si les périodes de présences différaient de manière significative. Nous avons également évalué si les taux de présence quotidiens étaient sensiblement corrélés avec le jour julien (qui est directement lié à l'âge des louveteaux).

Présence corrélée

Nous avons supposé que les loups simultanément surveillés s'occuperaient du homesite de manière individuelle, plutôt que de le faire dans des groupes, pour maximiser le temps de présence de n'importe quel loup adulte. Pour évaluer cette hypothèse de présence négativement corrélée, nous avons observé la proportion de périodes de 30 minutes avec (i) les loups A et B présents, (ii) seulement le loup A présent, (iii) seulement le loup B présent, et (iv) absence des loups A et B. Nous avons testé les différences significatives en utilisant le test χ^2 (Sokal et Rohlf 1995).

RESULTATS

Nous avons surveillé cinq loups pendant une durée totale de 93 semaines. Ces loups concernaient une femelle reproductrice suivie pendant trois étés (F1), une femelle reproductrice (F2) et un mâle non reproducteur (M1) chacun suivi pendant deux étés, et un mâle non reproducteur (M3) suivi un

été. Nous avons également suivi un autre mâle (M2) qui s'est reproduit une année mais pas les autres. Au total, nous avons observé la présence aux homesites de 10 loups-été, (Tableau 1). Nous avons comparé le taux quotidien de présence entre certains loups-été au cours d'une période située entre le 18 juin et le 22 juillet, comme c'était la plus longue période où 8 des 10 loups-étés étaient représentés.

Tableau 1. Dynamique des populations de loups (*Canis lupus*) et d'orignaux (*Alces alces*) et fréquentation des homesites dans le parc national d'Isle Royale (ISRO), au Michigan.

Wolf ID, summer of monitoring	Moose density (moose/km ²)		East pack size in Feb.		No. of pups observed during summer	No. of pups that survived to 9 months	Daily attendance rate (h/day)	Median duration of absence (h)
	ISRO	East pack territory	Total	Pups				
F1, 1991	2.96	2.50	4	0	2 or 3	2	9	24.8
M1, 1991	2.96	2.50	4	0	2 or 3	2	11.5	11.5
F1, 1992	3.48	2.16	5	2	N/A	2	2	12.3
M1, 1992	3.48	2.16	5	2	N/A	2	2.3	8.5
F1, 1993	3.28	2.80	7	2	N/A	4	4	7
M2, 1993	3.28	2.80	7	2	N/A	4	6.6	4.3
M2, 1997	1.30	1.60	6	2	5	2	8.5	8.5
F2, 1998	1.39	N/A	5	2	6	6	12	5.3
M3, 1998	1.39	N/A	5	2	6	6	3	12
F2, 1999	1.57	N/A	10	6	3	2	6	16.5

Note : les estimations de la densité des orignaux sont celles de l'hiver suivant la surveillance des sites d'habitation afin d'inclure le nombre de faons disponibles pendant l'été. La taille de la meute et le nombre de petits (âgés de 9 mois) ont été déterminés 3 mois avant la surveillance estivale des sites. N/A = date non disponible

Modèle quotidien de présence aux homesites

Le taux quotidien de présence médian a sensiblement varié entre les loups (Fig. 1). Par exemple, les taux quotidiens de présence médians se sont étendus de 2,0 (loup F1 en 1992) à 12,0 heures/jour (loup F2 en 1998). **Les taux de présence ont également changé sensiblement entre les années pour chaque loup suivi pendant plusieurs années.** Par exemple, le taux quotidien de présence du loup non reproducteur M1 a différé de manière significative entre les deux années où il était suivi ($U = 724,5$, $P = 0,037$). Le taux de présence médian de la femelle reproductrice F1 était semblable en 1992 (2h/jour) et 1993 (4h/jour), mais beaucoup plus élevé en 1991 (9h/jour). Cependant, ces taux de présence étaient fortement variables pour chacun des trois loups-été (18 juin - 22 juillet), et la différence dans les taux médians n'était pas significative ($H = 2,71$, $P = 0,258$).

La durée médiane des absences pour tous les loups suivis n'a pas été corrélée avec le nombre de louveteaux qui ont survécu à l'âge de 9 mois ($p = 0,45$, $P = 0,10$), à la taille de la meute ($p = -0,11$, $P = 0,49$), ou à densité des proies ($p = 0,00$, $P = 0,93$). D'ailleurs, des associations significatives avec ces variables n'ont pas été détectées quand les reproducteurs et les non reproducteurs ont été considérés séparément. En dépit de notre incapacité à détecter des associations significatives, les durées médianes des absences ont varié sensiblement parmi des loups. Par exemple la durée médiane des absences était de 5,3 h pour la femelle reproductrice F2 en 1998 et 24,8 h pour la femelle reproductrice F1 en 1991 (Tableau 1).

Les taux de présence n'ont pas semblé dépendre du statut reproducteur. Par exemple, les loups non reproducteurs ont eu les deux taux de présence quotidiennes les plus élevés aussi bien que certains des taux les plus faibles (Fig. 1). Les temps de présence quotidien les plus faibles ont caractérisé les loups non reproducteurs (c.-à-d., les loups M1 et M3) qui ont dispersé de la meute peu de temps après ces périodes de surveillance. Un autre exemple de la dissociation potentielle entre les taux de présence et le statut reproducteur est le mâle M2, dont le passage d'un non reproducteur en 1993

à un reproducteur en 1997 n'a pas été associé à un taux de changement de présence ($U = 303, P = 0,984$). Hormis ces exemples, la quantification rigoureuse de l'association entre le statut reproducteur et le taux de présence a été limitée par un échantillon de faible dimension et la variation de variables non contrôlées (par exemple, le sexe).

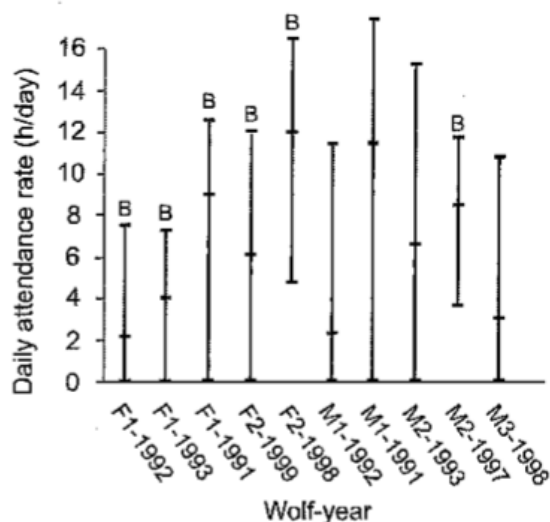


Figure 1. Taux quotidiens de présence aux homesites pour les loups individuels (*Canis lupus*) suivis en été au parc national d'Isle Royale, au Michigan. Pour chaque individu, la médiane est représentée, entourée des 25^{ème} et 75^{ème} percentiles de la distribution des taux de présence quotidiens pour la période du 18 juin au 22 juillet. B = loup reproducteur

La période de présence la plus élevée a eu tendance à se produire pendant les heures de jour pour 8 des 10 loups-été (Fig. 2), et la période de présence la plus faible avait lieu la nuit pour 7 de 10 loups-été (Fig. 2). Cependant, les instants spécifiques de présence les plus élevés et les plus faibles ont varié suivant l'individu (Fig. 2). Par exemple, la présence de la femelle reproductrice F2 a atteint un pic approximativement vers 18h00 en 1998, mais la présence de la femelle reproductrice F1, était située vers 10h00 en 1991.

La présence quotidienne a diminué tout au long de la saison d'été pour 6 des 10 loups-été ($P < 0,01$; Fig. 3). De ces 6 loups-été, 4 représentaient des reproducteurs et 2 des non reproducteurs. En plus, pour les trois loups (M1, M2, F2) qui étaient surveillés au cours de 2 étés différents, la présence a diminué tout au long de la saison une année mais pas l'autre. Cependant, la présence quotidienne de la louve F1 a diminué tout au long de chacune des trois saisons où elle était suivie.

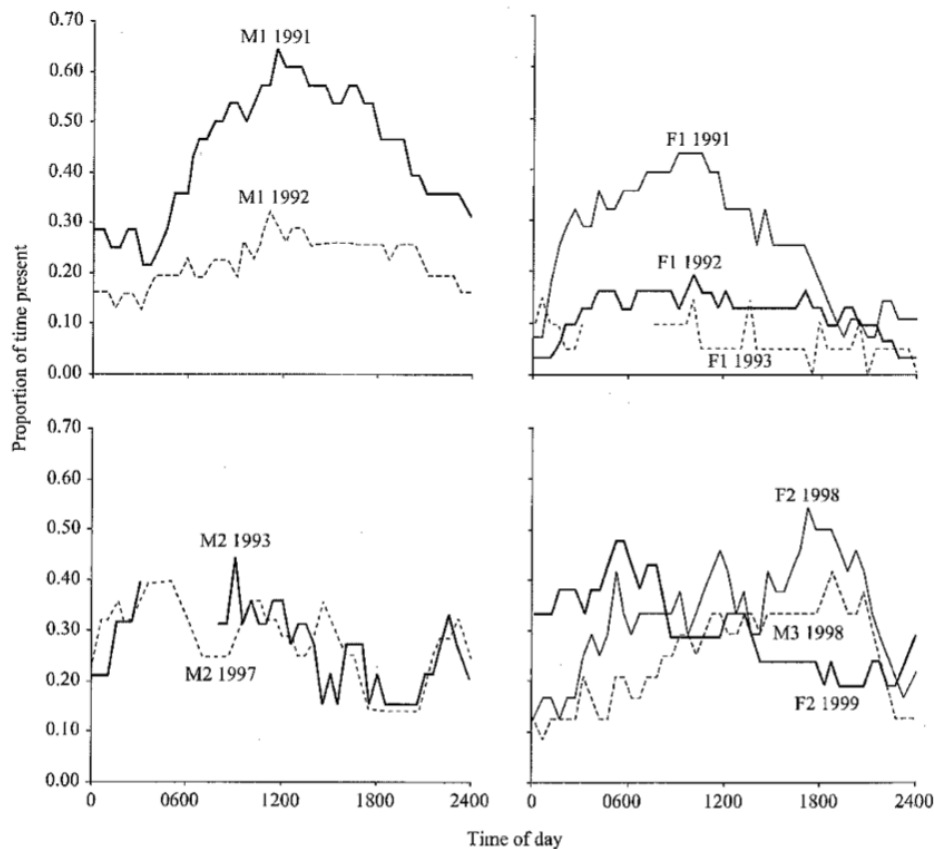


Figure 2. Fréquentation diurne des loups munis de colliers émetteurs sur les homesites du parc national de l'Isle Royale pour la période du 18 juin au 22 juillet. Chaque représentation de la fréquentation est étiquetée en fonction du loup (F = femelle ; M = mâle) et de l'année d'observation. Les zones partagées représentent l'obscurité entre le coucher et le lever du soleil

Présence corrélée

Les loups simultanément suivis ont montré une présence aux homesites, nettement corrélée ($P < 0,03$) pour toutes les paires comparées. Ce modèle était distinct et s'est produit pour toutes les paires et pour tous les mois examinés. Ces résultats sont conformes aux observations visuelles faites aux homesites. Des 443 heures d'observation (plus de 46 jours pendant les été 1997-1998-1999), chaque départ (du homesite) concernant les quatre loups équipés de collier émetteurs ont impliqué deux ou trois loups non marqués.

DISCUSSION

Nous avons observé trois modèles significatifs fortement variable de présence aux homesites. D'abord, parce que la plupart des loups suivis avaient une probabilité de présence élevée pendant le jour. Deuxièmement, le taux quotidien de présence a diminué pour la plupart des loups-été selon l'âge des louveteaux ou du jour julien. En conclusion, pour tous les loups simultanément suivis, la présence était positivement corrélée.

En général, la durée de présence la plus faible se produisait pendant la nuit (Fig. 2) et la présence la plus élevée pendant le jour (Fig. 2), permettant aux loups de chasser pendant les périodes d'activité des proies. Les originaux sont actifs principalement pendant les heures crépusculaires, alors que les castors sont nocturnes (Dyck et MacArthur 1992). En Pologne, l'activité des loups a atteint un pic à l'aube et au crépuscule, et c'est pendant ces périodes que les loups ont tué la plupart des proies (Theuerkauf et al. 2003). De même, l'observation visuelle des loups sur l'île d'Ellesmere a montré que les loups portaient à la chasse en soirée (Mech et Merrill 1998). En outre, pendant les

absences nocturnes du homesite, une femelle reproductrice suivie en Ontario s'est déplacée près des cours d'eau, vraisemblablement à la chasse de castors (Kolenosky et Johnston 1967).

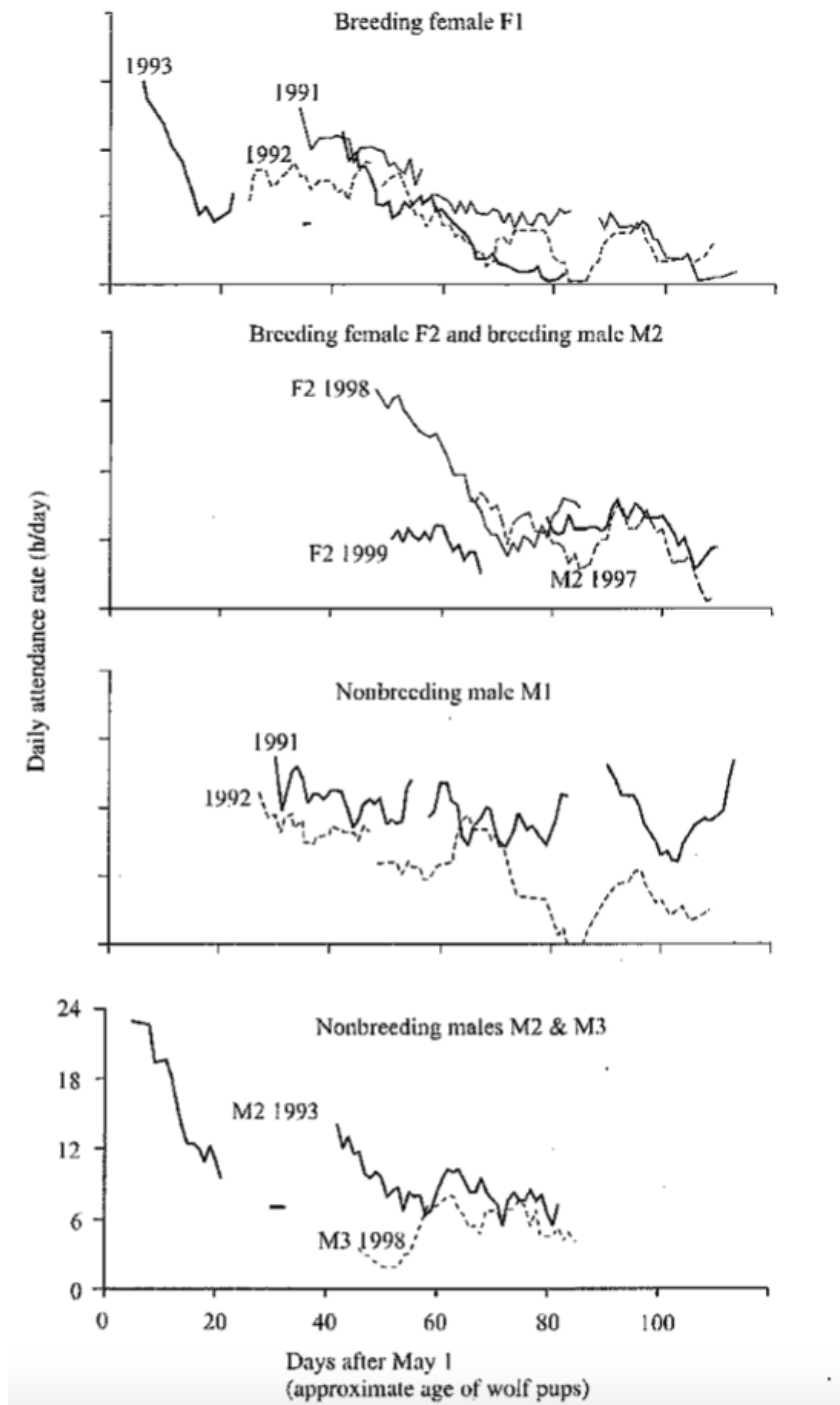


Figure 3. Diminution saisonnière du taux de présence quotidienne des loups porteurs de colliers émetteurs dans les sites d'habitation du parc national d'Isle Royale. Dans chaque graphique, plusieurs années pour le même loup (ou) plusieurs loups sont représentés. F = femelle ; M = mâle

Pour la plupart des loups, particulièrement les femelles reproductrices, le taux quotidien de présence a diminué selon le jour julien (Fig. 3). En début d'été, les femelles reproductrices ont eu des taux quotidiens de présence élevés (18-20 h/jour) par rapport à ceux rapportés ailleurs pour les femelles reproductrices (17-24 h/jour) avec des tailles de meutes similaires mais avec des densités inférieures de proies (Harrington et 1982 Mech ; Ballard 1991). Le taux quotidien de présence a diminué au cours de l'été pour passer à moins de 8,4 h/jour pour la période du 18 juin au 22 juillet.

Ce déclin de présence a également été observé ailleurs (Harrington et 1982 Mech ; Ballard et al. 1991 ; Theuerkauf et al. 2003) ; il se produit à mesure que les louveteaux grandissent et que la distance des déplacements des femelles reproductrices augmente (Jedrzejewski et al. 2001) ; **distances qui résultent peut-être d'un plus grand effort de chasse**. Ces modèles de présence, en plus des observations de régurgitations nombreuses aux louveteaux, semblent indiquer que les femelles reproductrices prennent un rôle actif dans l'apport de nourriture aux jeunes.

On pense que les louveteaux tirent bénéfice des loups adultes présent aux homesites, car ils découragent les menaces potentielles (Murrie 1944 ; Theberge et Pimlott 1969 : Peterson et al. 1984 ; Veitch et al. 1993). En conséquence, nous nous sommes attendus à ce que les loups adultes restent aux homesites le plus souvent possible. Cependant, nous avons observé que la présence est fortement simultanée parmi tous les loups suivis ensemble. Probablement que la réussite de chasse des espèces proies nocturnes et crépusculaires telle que les castors et les orignaux, entraîne des modèles de présence de loups en groupe aux homesites pendant des périodes de courte durée plutôt que des loups présents seul pendant de longues périodes, ce qui a été rapporté ailleurs (Chapman 1977 ; Harrington et Mech 1982). Les ours noirs *Ursus americanus* Pallas, 1780, sont absents à ISRO, mais sont une menace pour les louveteaux dans les endroits où les deux espèces coexistent (Rutter et Pimlott 1968). **Tandis que la présence simultanée réduit la durée totale de la présence des adultes au homesite, cette présence est journalière et concentrée au homesite, lorsque l'activité des ours noirs est la plus importante** (Debouyn 1997).

Les précédentes recherches ont montré une variation de présence aux homesites des loups non reproducteurs, particulièrement des yearlings (Harrington et Mech 1982 ; Hertel 1984 ; Ballard et al. 1991). En effet, nous avons observé des modèles variables de présence aux homesites parmi des loups de mêmes statut et sexe, et même pour différents loups suivis sur plusieurs années. Cependant, la présence variable aux homesites en été s'est produite avec des tailles de meutes et des densités de proies relativement constantes. En outre, lorsque la densité des proies et la taille des meutes a varié, la présence aux homesites est restée relativement constante. **Par exemple, entre les étés 1993 et 1997, le loup M3 a changé de statut social, il est passé de mâle non reproducteur à mâle reproducteur, la densité de proie a diminué de plus de 60%, et 4 ans ont passé, mais sa présence aux homesites n'a pas changé de manière significative**.

Nous comptions trouver un rapport positif entre la densité d'orignaux et la présence aux homesites, mais le taux de présence et la durée quotidienne des absences étaient indépendantes de la densité des orignaux (Tableau 1). La faible densité d'orignaux dans cette étude (0,9 orignal/km²) était toutefois plus élevée que les niveaux auxquels le succès reproducteur des loups peut être affecté (0,2 orignal/km² ; Messier 1987) ce qui laisse penser que la densité d'orignaux ait pu ne pas être assez faible pour affecter la présence aux homesites. Néanmoins, la présence et l'absence de la meute aux homesites, étaient semblables à celles qui sont constatées dans d'autres secteurs avec des densités de proies beaucoup plus faibles. Par exemple, les femelles reproductrices à ISRO pendant des périodes de densité élevée de proies a montré des taux quotidiens de présence de milieu d'été (2-7h/jour) semblables à celui d'une femelle reproductrice soumise à un manque important de proies au Minnesota (6,6h/jour ; Harrington et Mech 1982). En outre, un mâle reproducteur également suivi pendant la période de faible densité de proies au Minnesota a montré une durée d'absence (20h ; Harrington et Mech 1982) semblable à celle observée pour un mâle reproducteur à ISRO (18,7h). Cependant, les moments d'absences qui se situent pendant des périodes de densité

élevée de proies est inexplicable, particulièrement si l'on se réfère au rapport entre l'activité des loups et la densité des proies rapportées ailleurs (Jedrzejewski et al. 2001).

Harrington et al. (1983) ont présumé que les yearlings et peut-être d'autres loups non reproducteurs s'occupent du homesite principalement pour obtenir de la nourriture des loups de retour de la chasse. Bien qu'il soit difficile de mesurer l'échange réel de nourriture, nous avons observé des modèles de présence variables concernant un loup non reproducteur, suggérant un changement de dépendance vis-à-vis de la meute. En 1991, le mâle non-reproducteur M1 (d'âge inconnu), a exhibé un taux quotidien de présence élevé typique de ce qui est observé concernant les yearlings (Harrington et Mech 1982 ; Ballard et al. 1991). Cependant, en 1992 le même loup a montré un taux de présence très inférieur, semblable à celui de la femelle reproductrice suivie pendant la même période (Fig. 1). La baisse s'est produite alors que les états environnementaux étaient relativement stables, mais peut-être que cela est venu d'une meilleure efficacité de chasse diminuant ainsi la dépendance vis-à-vis de la meute pour la nourriture. En effet, M1 a quitté de manière permanente la meute l'hiver suivant. Bien que ce loup ait été caractérisé par des taux faibles de présence le deuxième été, sa contribution alimentaire envers les louveteaux demeure incertaine.

Le succès dans l'élevage des louveteaux n'a pas été affecté par la variation des taux quotidiens de présence ou par la durée des absences (tableau 1). Au Minnesota, la taille de la meute a affecté le nombre de louveteaux survivant à l'âge de 9 mois, selon la densité des proies (Harrington et Mech 1983). Cependant, nous n'avons pas constaté ce rapport, quelque-soit la densité des proies (élevées ou faibles). L'absence d'un tel rapport dans nos résultats tend à diminuer l'importance de leur protection apportée aux louveteaux sur les homesites. Bien que les ours noirs soient absents d'ISRO, d'autres menaces potentielles pour de jeunes louveteaux existent, comme le renard rouge (*Vulpes vulpes* (L., 1758)), les orignaux ou d'autres loups.

Nous concluons que les modèles de présence aux homesites changent selon la période de l'année, l'heure, et la présence d'autres loups. Nous croyons que d'autres variables comme la santé individuelle, la proximité de carcasses, la perte de membres principaux dans la meute, ou la compétence de chasse de l'individu peuvent contribuer à la variation du temps de présence et peuvent obscurcir les effets de la densité des proies, du statut social, ou de la taille de la meute sur le taux quotidien de présence et de la durée des absences. **Nos résultats ne fournissent aucun élément net permettant de mettre en évidence un effet protecteur de la présence aux homesites sur le nombre de louveteaux survivant à l'âge de 9 mois à ISRO.** Pour déterminer comment la présence aux homesites affecte le succès reproducteur des populations de loup, de futures études pourraient être améliorées en se concentrant sur l'échange de nourriture entre les membres de la meute. Bien que nous ayons constaté certain échange de nourriture entre les loups, la distance entre notre poste d'observation et le homesite était trop importante (200 m) pour observer chaque échange. Avec une meilleure connaissance du statut des loups (fournisseurs ou receveur de nourriture au homesite), nous pourrions mieux comprendre les facteurs qui déterminent le succès reproducteur des populations de loups.