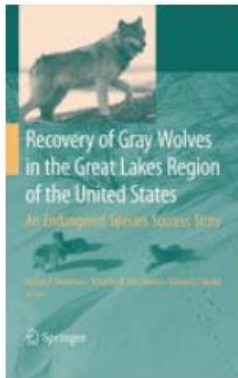


Dispersion des loups gris dans la région des Grands Lacs



Chapter 12 Dispersal of Gray Wolves in the Great Lakes Region

Adrian Treves, Kerry A. Martin, Jane E. Wiedenhoef, and Adrian P. Wydeven

A.P. Wydeven et al. (eds.), *Recovery of Gray Wolves in the Great Lakes Region of the United States*,

DOI: 10.1007/978-0-387-85952-1_12, © Springer Science+ Business Media, LLC 2009

12.1 INTRODUCTION

En moins de 40 ans, les loups gris (*Canis lupus*) sont passés d'une population de <700 loups limitée au nord-est du Minnesota à >4 000 loups dans le nord du Minnesota, le Wisconsin et le Michigan (chapitres 4-6, ce volume). Ce rétablissement est dû en partie à un changement d'attitude de l'homme envers les loups, à la protection accordée par l'U.S. Fish and Wildlife Service (USFWS) en vertu de l'Endangered Species Act (ESA) et à des conditions écologiques favorables (Mladenoff et al. 1997 ; USFWS 2007 ; Schanning, ce volume). En outre, deux caractéristiques intrinsèques au cycle biologique du loup ont facilité un rétablissement rapide : les déplacements sur de longues distances et une large tolérance à l'habitat. Le loup est un généraliste de l'habitat, utilisant tous les types d'habitats de l'hémisphère nord à l'exception des forêts tropicales humides et des déserts (Mech 1970). Tout aussi importante est leur formidable capacité de déplacement rapide sur de longues distances, leur permettant de coloniser rapidement des zones éloignées et adaptées. Mech et Boitani (2003) décrivent les meutes de loups comme des « pompes de dispersion » qui transforment les proies en loups et dispersent ces disperseurs dans le paysage, « pompant » la moitié de leur meute chaque année.

Les mouvements à longue distance des loups méritent d'être examinés de près par les gestionnaires et les scientifiques, car ces mouvements sont à l'origine de la recolonisation de leur aire de répartition historique. Les populations de loups de l'ouest des Grands Lacs et du nord des Montagnes Rocheuses ont été assignées à des segments de population distincts dont il a été proposé de supprimer les protections fédérales au titre de l'ESA (USFWS 2007, 2008), mais elles continueraient à produire des individus qui atteignent les États où les loups bénéficient toujours de la protection de l'ESA. Prédire où de tels mouvements à longue distance emmènent les loups nécessite une compréhension de la sélection des déplacements et des habitats pendant les mouvements à longue distance.

Les loups gris qui se dispersent peuvent parcourir de grandes distances, et se sont déplacés jusqu'à 1 092 km en ligne droite depuis leur territoire d'origine (Wabakkan et al. 2007). Un loup radioéquipé dans le Wisconsin s'est dispersé sur plus de 689 km dans l'est de l'Indiana, un voyage qui l'a probablement amené à contourner la grande région métropolitaine de Chicago (Thiel et al., ce volume). Il est certain que les mouvements de courte distance sont plus courants chez les loups,

mais les mouvements de longue distance sont d'une importance disproportionnée du point de vue de la gestion car ils créent la possibilité de recoloniser les aires de répartition historiques et de nouvelles régions. En effet, il a fallu moins de 30 ans aux loups du Minnesota pour recoloniser le tiers nord du Wisconsin et la péninsule supérieure (UP) du Michigan (Wydeven et al., ce volume ; Beyer et al., ce volume).

A quelques exceptions près, à moins qu'un loup n'atteigne le statut d'alpha, il finira par quitter sa meute (Mech 1970, 1999). Cependant, l'histoire attrayante des loups qui partent pour de longs voyages de découverte est trompeuse. La plupart des **mouvements extraterritoriaux** (METs), qu'ils soient courts ou longs, n'entraînent pas la création de nouvelles meutes ou l'immigration dans une meute existante. En effet, lorsqu'un loup quitte sa meute natale, il peut y retourner avec ou sans rencontrer d'autres loups. Les loups qui ne retournent pas dans leur meute natale peuvent passer des années en solitaire avant de rejoindre une meute ou d'être rejoints par d'autres loups. Certains mouvements à longue distance aboutissent à l'installation dans une nouvelle meute (dispersion). Parce que les intentions sont impénétrables et que les METs initiales ne semblent pas prédire les résultats finaux, les mouvements des loups défient toute classification facile. En outre, les efforts visant à prédire la dispersion et la colonisation futures sont entravés par les méthodes disponibles pour surveiller les loups. La radiotélémetrie reste la meilleure option actuelle, mais les émetteurs tombent en panne, les batteries s'affaiblissent et les gens ne peuvent pas chercher partout lorsqu'un loup disparaît (Mech 1974, 1983 ; Coffey et al. 2006). Tous ces facteurs font qu'il est difficile de prévoir les futurs sites de colonisation ou de dispersion.

Dans ce chapitre, nous passons en revue les découvertes sur la dispersion des loups et examinons un sous-ensemble de mouvements à longue distance du Wisconsin **qui met en lumière la sélection de l'habitat par les loups lorsqu'ils se dispersent sur de longues distances**. Comprendre l'utilisation de l'habitat par les loups qui se dispersent dans cet écosystème dominé par l'homme est important pour planifier la conservation des loups et la protection de leur habitat, en particulier pour les régions situées en dehors des vastes zones de nature sauvage.

12.2 Examen de la dispersion des loups dans la région des Grands Lacs

Les mouvements de loups sur de longues distances ont été essentiels à la recolonisation de la région des Grands Lacs. Avant que des meutes reproductrices ne soient détectées dans le Wisconsin et le Michigan, des loups individuels ont été détectés, se dispersant probablement depuis le Minnesota ou l'Ontario (Hendrickson et al. 1975 ; Thiel 1978 ; Thiel et Hammill 1988). De nombreuses données sur la dispersion des loups dans le Minnesota, le Michigan et le Wisconsin ont été collectées (Tableau 12.1), bien que les définitions de la dispersion, les points de départ et d'arrivée et les méthodes d'estimation des mouvements aient varié selon les études. Néanmoins, les comparaisons entre les études mettent en lumière des modèles cohérents qui nous aident à déduire des caractéristiques régionales spécifiques liées au sexe et à l'âge des disperseurs et aux modèles de déplacement.

Les études menées dans la région des Grands Lacs (Tableau 12.1) ne révèlent aucune tendance claire dans le rapport des sexes des disperseurs. Fuller (1989) et Gese et Mech (1991) n'ont détecté aucune différence dans le nombre de mâles et de femelles se dispersant dans le Minnesota. Ceci corrobore les recherches menées au Montana et en Alaska où les loups mâles et femelles avaient la même probabilité de se disperser (Boyd et Pletscher 1999 ; Peterson et al. 1984). Dans le centre de l'Alaska, les mâles se dispersaient à des taux plus élevés que les femelles (Ballard et al. 1987).

Peterson et al. (1984) ont trouvé que les mâles de la péninsule de Kenai se sont dispersés plus loin que les femelles, alors que Ballard et al. (1987) ont trouvé que les femelles du centre de l'Alaska se sont dispersées plus loin. Les **coûts** et les **avantages** de la dispersion sont susceptibles de différer entre les mâles et les femelles étant donné les différences dans les coûts de reproduction et la compétition pour les partenaires, ainsi que la variation locale des postes de reproduction vacants (Shields 1987).

Dans la plupart des études, seuls de faibles pourcentages de petits se sont dispersés, et principalement à la fin de l'hiver, lorsqu'ils avaient presque un an. Les pourcentages de jeunes d'un an parmi les disperseurs varient de 38% à 78% selon les études (Tableau 12.1). Dans le Wisconsin, l'âge moyen au moment de la dispersion se situait entre 1,5 et 2,2 ans, et semblait légèrement plus élevé pour les mâles du centre du Wisconsin (Thiel et al., ce volume). Le pourcentage de jeunes d'un an qui se dispersent a **changé** avec le **statut** de la population dans le nord-est du Minnesota. Soixante-dix pour cent des jeunes d'un an se sont dispersés pendant les déclin de population, 47% lorsque la population était stable et 83% lorsque la population était en augmentation (Gese et Mech 1991). L'âge moyen de la dispersion était plus élevé et le pourcentage de jeunes d'un an qui se dispersaient était plus faible au Québec, en Alaska et au Montana (Messier 1985 ; Ballard et al. 1987, 1997 ; Boyd et Pletscher 1999). Les taux de dispersion peuvent être plus élevés pour les louveteaux de l'Est (*Canis lycaon*, voir Nowak, ce volume, pour une discussion sur le statut taxonomique) en Ontario, où la dispersion a été suspectée chez 20% des louveteaux suivis et s'est produite dès l'âge de 4,5 mois (Mills et al. 2008).

Tableau 12.1 Résumé des schémas de dispersion des loups gris dans la région des Grands Lacs

Location	<i>n</i>	Mean distance (km)	Mean age (years)	Sex ratio (♂:♀)	Percentage of yearling	Percentage of success	Reference
Northwestern Minnesota	9	NA ^a	NA	0.5:1.0	78	44	Fritts and Mech 1981
North-central Minnesota	15	148	1.7	2.5:1.0	60	NA	Berg and Kuehn 1982
North-central Minnesota	28	29	NA	NA	39	42	Fuller 1989
Northeastern Minnesota	75	88 (♂) 65 (♀)	1.5	1.1:1.0	53	63	Gese and Mech 1991
Northern Wisconsin	16	114	1.7	0.8:1.0	50	31	Wydeven et al. 1995
Central Wisconsin	15	83 (♂) 67 (♀)	2.2 (♂) ^b 1.7 (♀)	0.9:1.0	NA	58	Thiel et al., this volume

^aNA non disponible

^bExcluant un mâle de 7,8 ans

Le disperseur le plus âgé détecté par Gese et Mech (1991) dans le nord-est du Minnesota avait 4,5 ans. En revanche, un mâle du centre du Wisconsin a rejoint une nouvelle meute à l'âge de 7,8 ans. Au Minnesota et au Wisconsin, les loups plus âgés réussissaient généralement mieux à établir de nouveaux territoires ou à rejoindre d'autres meutes, et parcouraient habituellement de plus courtes distances (Gese et Mech 1991 ; Wydeven et al. 1995). Le succès individuel dans l'établissement de nouveaux domaines vitaux et dans l'obtention du statut de reproducteur varie de 31% à 63% selon les études (Tableau 12.1).

Les **distances de dispersion** en Alaska et au Montana étaient similaires à celles du nord du Minnesota dans les années 1970 (Berg et Kuehn 1982) et du Wisconsin au début de la colonisation (Wydeven et al. 1995). Les loups équipés de colliers émetteurs dans les états des Grands Lacs ont montré une capacité extraordinaire à se disperser sur de longues distances (Tableau 12.2). La plus longue dispersion connue en Amérique du Nord s'est produite lorsqu'un mâle adulte s'est déplacé sur 886 km vers le nord-ouest depuis le centre-nord du Minnesota en passant par le Manitoba et finalement vers l'est du Saskatchewan (Fritts 1983). Un loup Scandinave en dispersion a dépassé ce chiffre, se déplaçant sur 1 092 km du sud de la Norvège à la frontière Finno-Russe (Wabakkan et al. 2007). Les loups Scandinaves ont parcouru en moyenne 313 km par mouvement de dispersion, ce qui est plus long que les moyennes des loups d'Amérique du Nord (Linnell et al. 2005). Les loups provenant de sous-populations nouvellement établies, comme le Wisconsin (1979-1992, Wydeven et al. 1995) et le centre-nord du Minnesota (1970-1980, Berg et Kuehn 1982), se sont déplacés plus loin que les disperseurs provenant de sous-populations établies.

Les **distances totales** parcourues par les loups lors de leur dispersion dépassaient largement les distances minimales en ligne droite entre les points de départ et d'arrivée (Tableau 12.2). Par exemple, un loup du Minnesota suivi par télémétrie satellite pendant 179 jours a parcouru au moins 4 251 km du nord-ouest du Wisconsin vers l'est jusqu'à Green Bay, puis de nouveau vers l'ouest jusqu'à La Crosse, puis vers le nord-ouest jusqu'à Grantsburg, avant de quitter l'État et de revenir sur son territoire d'origine à Camp Ripley, au Minnesota. La distance en ligne droite entre son territoire d'origine et sa destination la plus lointaine était de 494 km (Merrill et Mech 2000). Elle a traversé au moins 27 des 74 comtés du Wisconsin en <3 mois. Le jeune Scandinave susmentionné a peut-être parcouru plus de 10 000 km, dont au moins 3 471 km en 271 jours (Wabakkan et al. 2007). Il est clair que les points finaux des déplacements ne représentent qu'une partie des vastes mouvements effectués par les loups dispersés.

En plus de parcourir de longues distances, les loups traversent facilement des paysages modifiés par l'homme et des zones sans loups résidents. Les loups des États des Grands Lacs des États-Unis se sont déplacés dans trois provinces Canadiennes (Ontario, Manitoba et Saskatchewan) et dans au moins cinq États voisins (Illinois, Indiana, Missouri, Dakota du Nord et Dakota du Sud). Avant 1992, 43% des loups dispersés du Wisconsin ($n = 14$) se sont déplacés dans le Minnesota (Wydeven et al. 1995). Durant l'hiver 2006-2007, 11 des 63 (17%) loups radio-équipés suivis dans le Wisconsin provenaient de l'UP du Michigan. Entre 1994 et 2006, des loups morts ont été détectés dans 47 des 72 comtés du Wisconsin, malgré la présence de meutes dans seulement 13 (1994) -30 (2006) comtés. La probabilité que ces longs déplacements aboutissent à la colonisation de nouvelles régions dépend de la possibilité de trouver la sécurité, un partenaire, de la nourriture et un habitat adapté.

12.3 Habitat utilisé par les loups du Wisconsin lors de leurs déplacements sur de longues distances

Les éléments paysagers qui caractérisent les zones de colonisation par les loups sont des sujets de recherche populaires (par exemple, Mech et al. 1988 ; Massolo et Meriggi 1998 ; Corsi et al. 1999 ; Jedrzejewski et al. 2004 ; Potvin et al. 2005), particulièrement dans le Wisconsin (par exemple, Thiel 1985 ; Mladenoff et al. 1995 ; Wydeven et al. 2001). Malgré le vif intérêt des chercheurs, la **sélection de l'habitat** par les loups lors de leurs déplacements sur de longues distances reste mal comprise (Mladenoff et al. 1999). Les premiers travaux ont suggéré que les loups en dispersion utilisent des

zones précédemment considérées comme impropres à l'établissement de meutes de loups (Licht et Fritts 1994 ; Wydeven 1994 ; Mech et al. 1995). Au moins trois études ont tenté de caractériser les paysages adaptés aux loups en dispersion (Harrison et Chapin 1998 ; Wydeven et al. 1998 ; Oakleaf et al. 2006), et supposaient que les loups en dispersion toléraient un habitat de moins bonne qualité que les loups dans les territoires de meute.

Tableau 12.2 Mouvements à longue distance des loups gris dans la région des Grands Lacs (1976-2004)

Wolf/sex/ age ^a	Origin	Final destination	Minimum distance (km)	Movement duration (years)	Reference
5167/M/P	Northwestern Minnesota	Western Ontario	390	2.8 (1976–1979)	Fritts and Mech 1981
555/M/Y	North-central Minnesota	Southern Manitoba	432	0.7 (1979)	Berg and Kuehn 1982
/M/Y	North-central Minnesota	Eastern Saskatchewan	886	0.82 (1981)	Fritts 1983
035/F/A	Northwestern Wisconsin	Central UP Michigan	227	1.0 (1985–1986)	Thiel 1988
177/F/A	Eastern Minnesota	Northwestern Wisconsin	304	0.13 (1993)	Wydeven 1994
113/F/Y	North-central Wisconsin	Western Ontario	480	1.0 (1988–1989)	Wydeven et al. 1995
/M/A ^b	Northern Minnesota?	Southern South Dakota	530+	1991 ^c	Licht and Fritts 1994
/M/A ^b	Northern Minnesota?	Western North Dakota	343+	1992 ^c	Licht and Fritts 1994
395/M/P	Northeastern Minnesota	Central UP Michigan	275	2.8 (1991–1994)	Mech et al. 1995
487/F/Y	Northeastern Minnesota	Southern Wisconsin	555	0.33 (1994)	Mech et al. 1995
7809/F/A	Central Minnesota	Central Minnesota	494 ^d	0.49 (1999)	Merrill and Mech 2000
0071/F/P	Eastern UP Michigan	Southern Wisconsin	483	0.16 (2001)	WDNR/MI DNR files
0018/M/P	Western UP Michigan	North-central Missouri	720	1.6 (2000–2001)	Mech and Boitani 2003
409/M/P	Central Wisconsin	Eastern Indiana	689	0.43 (2003)	Thiel et al., this volume
4914/M/A	Eastern UP Michigan	Northwestern Wisconsin	435	0.12 (2004)	WDNR/MI DNR files
2061/M/A	Central UP Michigan	Eastern Minnesota	427	0.25 (2004)	WDNR/MI DNR files

^aAge au début du traitement, sauf dans les cas indiqués ci-dessous ; P <1 an, Y >1 & <2 ans, A >2 ans

^bAge au moment du décès

^cAnnée de la découverte du décès

^dLigne droite entre le point d'origine et le point le plus éloigné ; les mouvements réels étaient > 4251 km avant de retourner dans le territoire d'origine

Les prédictions concernant la sélection de l'habitat par les loups reposent sur des modèles de base du comportement de déplacement des animaux. Fretwell et Lucas (1970) ont prédit que les animaux choisissent d'abord les habitats les plus appropriés. Au fur et à mesure que la densité de population augmente dans ces habitats, l'adéquation relative diminue proportionnellement jusqu'à ce que les habitats initialement moins adéquats deviennent équivalents en qualité à ceux sélectionnés initialement. Après la **saturation** des habitats les plus appropriés, les animaux occupent les habitats

moins appropriés. Cette idée d'assouplissement des critères de sélection des habitats a été testée et est utile pour comprendre l'utilisation des habitats par les animaux (Whitham 1980 ; Petit et Petit 1996). Comme les animaux en déplacement doivent éviter le danger, localiser des ressources (nourriture, eau, abri, etc.) et rechercher des partenaires, les étapes intermédiaires reflètent probablement des choix entre les parcelles d'habitat disponibles. Ce modèle conceptuel a servi de base à notre analyse des déplacements sur de longues distances des loups du Wisconsin.

12.3.1 METHODES

Les gestionnaires et les chercheurs ont piégé et équipé des loups de collier émetteur dans le Wisconsin depuis 1979 (Wydeven et al., ce volume). Ces loups ont été suivis principalement par radio télémétrie aérienne. Les loups porteurs de colliers radio ont généralement été localisés une fois par semaine depuis les airs par les pilotes du Wisconsin Department of Natural Resources (WDNR) à bord d'avions à voilure fixe, mais les loups détectés en dehors de leur meute et les loups transférés ont parfois été localisés deux à trois fois par semaine (Treves et al. 2002 ; Wydeven et al. 2004). Entre 1981 et 2004, le WDNR a enregistré 20 006 localisations de 202 loups.

Si un loup quittait une meute ou un territoire connu pour établir ou rejoindre une autre meute ou un autre territoire, nous avons classé ce loup comme un disperseur sans ambiguïté. Malheureusement, seuls 32 loups ont fourni des exemples aussi clairs de dispersion individuelle, dont 18 avec des localisations intermédiaires et 14 fournissant uniquement les points de départ et d'arrivée au sein des meutes. Pour estimer la distance de dispersion dans chacun des 32 cas non ambigus, nous avons mesuré la distance entre le dernier emplacement dans le territoire connu et le premier emplacement dans le territoire de destination (Gese et Mech 1991).

La plupart des mouvements étaient ambigus car nous ne pouvions pas déterminer les résultats. Afin d'augmenter notre échantillon d'habitats utilisés lors des déplacements à long terme, nous avons inspecté tous les METs des loups du Wisconsin. Nous avons classé les METs comme des mouvements qui se sont produits à plus de 5 km au-delà des limites estimées du territoire (Messier 1985 ; Fuller 1989), et 63% des loups radio-équipés avaient réalisés 31 METs (Martin 2007). L'ensemble de données du Wisconsin contenait 295 segments de METs provenant de 127 loups. Étant donné que le temps nécessaire à des dispersions confirmées est plus long que pour des METs temporaires (Gese et Mech 1991), nous avons utilisé 29 jours comme seuil pour définir les « mouvements à long terme » (voir les résultats pour la justification de ce seuil). Nous avons éliminé les METs plus brefs de toute analyse ultérieure, en supposant qu'ils sont moins informatifs sur l'utilisation de l'habitat par les loups qui se dispersent et colonisent. Combiné avec les localisations radio des disperseurs non ambigus, notre échantillon comprenait alors 60 mouvements effectués par 49 loups, avec 609 localisations radio (OBSERVÉS). Parmi ceux-ci, 455 emplacements OBSERVÉS provenaient du Wisconsin, 138 du Minnesota et 16 de l'UP du Michigan.

Pour vérifier si l'habitat utilisé pendant les mouvements à long terme était aléatoire par rapport à l'habitat disponible, nous avons défini une zone de comparaison pour l'analyse autour de ces 609 emplacements OBSERVÉS. La zone de comparaison a été obtenue en tamponnant les emplacements OBSERVÉS avec un rayon de 29,6 km (région gris foncé dans la Fig. 12.1). Le rayon de la zone tampon a été calculé à partir des positions radio séquentielles des 60 mouvements de 49 loups, et représente une distance moyenne en ligne droite de 14,3 km (SD = 15,3) entre des positions radio consécutives. Nous avons utilisé cette distance moyenne + 1 écart-type comme

tampon autour des emplacements OBSERVÉS, ce qui a produit deux régions distinctes (Fig. 12.1). Nous avons sélectionné de manière aléatoire des points de la zone de comparaison où les loups n'avaient pas été détectés pour constituer notre échantillon ATTENDUS en proportion des effectifs observés dans les deux régions et dans chaque état.

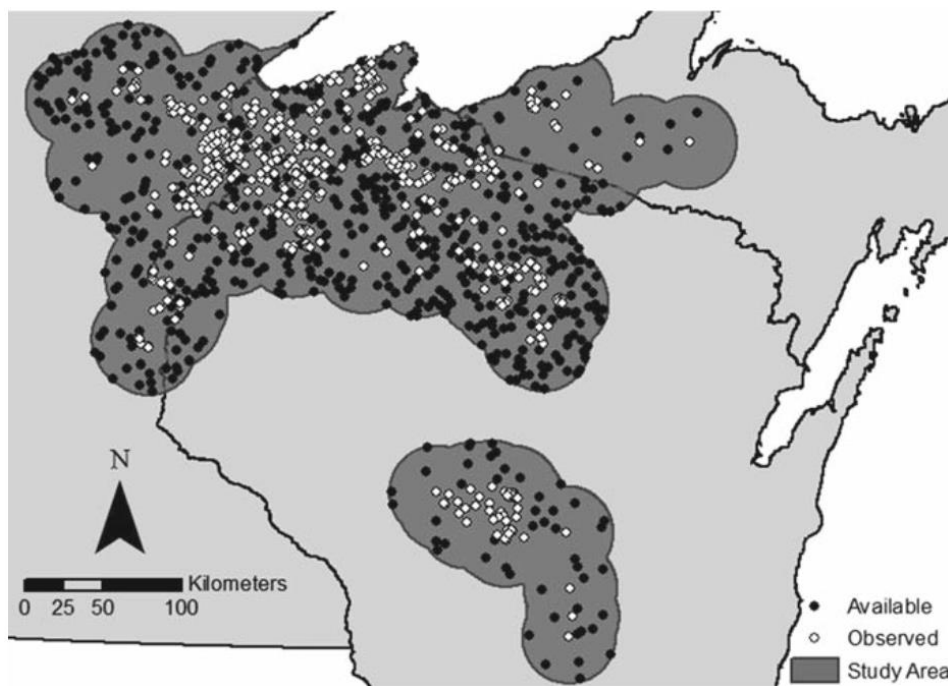


Fig. 12.1 Les sections nord et sud de notre zone d'analyse, les cercles ouverts représentant les emplacements OBSERVÉS des mouvements à longue distance et les cercles fermés représentant un nombre égal d'emplacements ATTENDUS placés au hasard

Nous avons imposé deux restrictions aux emplacements ATTENDUS afin d'éviter la pseudo-réplication. Les emplacements EXPECTS devaient être distants de $>1,8$ km (voir ci-dessous) et ne pouvaient pas se trouver sur une étendue d'eau de $39,8$ km², la plus grande étendue d'eau sur laquelle des loups ont été localisés par radio. Nous avons ensuite recueilli des données dans une zone de 908 m de rayon autour de chaque emplacement OBSERVÉ et ATTENDU. Cette zone équivaut à une section du Public Land Survey System (PLSS, 2,59 km²) et permet de tenir compte des erreurs de mesure de la radio-télémetrie aérienne (Martin 2007). Cette échelle a également fourni un moyen simple de cartographier les probabilités de déplacement à longue distance à travers l'état, était visible sur les atlas disponibles dans le commerce, et était adaptée aux décisions de gestion (Turner et al. 1995).

Nous avons mesuré la variation spatiale des facteurs du paysage de quatre façons (Mladenoff et al. 1995 ; Wydeven et al. 1998 ; Treves et al. 2004 ; Potvin et al. 2005) :

1. Nous avons estimé la composition de la couverture terrestre en utilisant le National Land Cover Dataset (NLCD) de 1992. Le NLCD divise la couverture en 21 classes à une résolution de 30 m (Vogelmann et al. 2001). Nous avons agrégé ces 21 classes en 7 [eau, urbain, stérile, forêt, prairies (généralement des pâturages ou des champs de foin), cultures en rangées, et zones humides] en nous basant sur des évaluations de précision pour le Wisconsin (Thogmartin et al. 2004 ; Wickham et al. 2004 ; Martin 2007).

2. Nous avons estimé la densité de cerfs de Virginie en tant que cerfs par km² en moyenne sur la période 1995-2004 dans des unités discrètes de gestion des cerfs (DMU) qui couvrent généralement 400-1 800 km² (WDNR 1998).

3. Nous avons estimé les caractéristiques de la population humaine en utilisant les fichiers TIGER/line du US Census Bureau de 2000 et avons inclus les habitants et les maisons par km² à l'échelle du bloc de recensement (U.S. Census Bureau 2001), et la densité des routes (km/km²).

4. Nous avons estimé les caractéristiques agricoles en utilisant les données de recensement par comté pour quantifier les fermes par km² et le bétail par km² (U.S. Department of Agriculture 1997). Nous avons créé et manipulé toutes les couches de données avec ArcGIS 9.1 (ESRI 2005).

Nous avons utilisé le logiciel statistique JMP 6.0.3 (SAS Institute Inc. Cary, NC) pour comparer les variables de l'habitat autour des emplacements OBSERVÉS et ATTENDUS. Nous avons évalué les différences dans les mouvements avec des tests *t* de Student, en supposant des variances inégales, et évalué les différences dans les variables d'habitat avec des tests *t* ANOVA de Welch (Welch 1951).

12.3.2 RESULTATS ET DISCUSSION

Les loups du Wisconsin qui se dispersent parcourent en moyenne 55,1 km (SD = 49,6 km) entre leur territoire d'origine et leur territoire final, sans différence entre les mâles et les femelles quant aux distances parcourues (*t* de Student = 1,56 ; *P* = 0,13). Les 295 MTEs détectées pour les loups du Wisconsin ont duré de 1 à 214 jours (\bar{x} = 19,3, SD = 31,2), avec une médiane de 7,5 jours. La distribution des METs était bimodale, aucune ne se situant dans l'intervalle 29-35 jours (Fig. 12.2). Ce schéma a généré notre définition opérationnelle des mouvements à longue distance >29 jours.

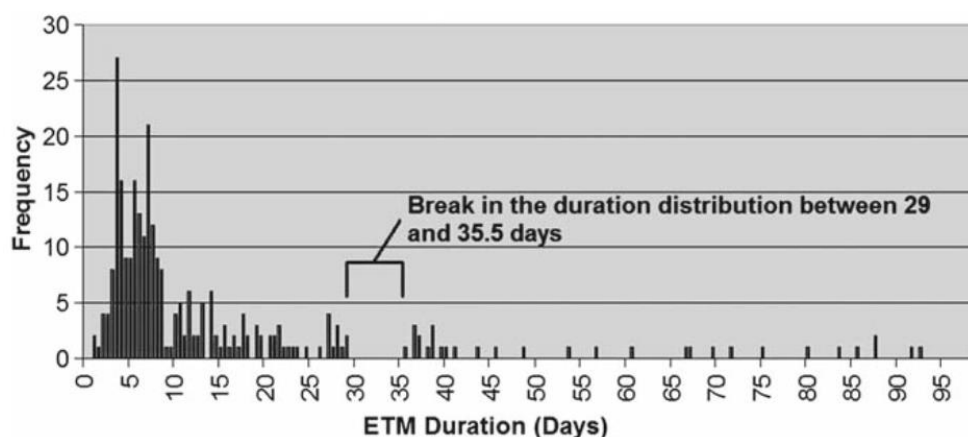


Fig. 12.2 Durée en jours (axe des abscisses) des mouvements extraterritoriaux (ETM « MET ») des loups du Wisconsin et fréquence (axe des ordonnées) à laquelle ces durées ont été observées

Les emplacements OBSERVÉS différaient significativement des emplacements ATTENDUS pour 10 des 12 variables du paysage (Tableau 12.3). Seule la couverture des zones humides ne différait pas et la densité des fermes ne montrait qu'une légère tendance. Les cinq variables associées à la présence humaine (maisons, humains, routes, fermes et densités de bétail) étaient toutes plus élevées dans les emplacements prévus, ce qui est cohérent avec le fait que les humains causent la plus grande partie de la mortalité des loups (Woodroffe et Ginsburg 1998 ; Wydeven et al. 2001). La densité d'humains et de maisons était quatre fois plus élevée dans les sites ATTENDUS que dans les sites OBSERVED. La densité moyenne des routes dans les emplacements OBSERVÉS était de 0,93 km/km², contre un maximum de 0,88 km/km² dans les emplacements OBSERVÉS précédemment dans les territoires de loups du Wisconsin (Wydeven et al. 2001). Cinq variables de l'occupation du sol différaient de manière significative entre les habitats OBSERVÉS et ATTENDUS. Les loups qui se déplacent sur de longues distances ont choisi la forêt mais ont évité

les prairies, les cultures en ligne, l'eau et les zones urbaines. La densité de cerfs était significativement plus faible dans les sites OBSERVÉS, ce qui contraste avec les études suggérant que les loups suivent les cerfs (Poszig et Theberge 2000), et que les loups s'attaquent au bétail dans les zones où la densité de cerfs est plus élevée (Treves et al. 2004). Cependant, la résolution grossière des informations sur la densité de cerfs impose la prudence. De plus, la densité de cerfs augmente dans les zones agricoles, donc l'évitement apparent des zones à forte densité de cerfs peut simplement refléter l'évitement des zones à usage humain.

Tableau 12.3 Comparaison des caractéristiques paysagères des sites 609 OBSERVÉS et 609 ATTENDUS pour les déplacements à longue distance

Land cover or use	EXPECTED Mean (SD)	OBSERVED Mean (SD)	Observed for females Mean (SD)	Observed for males Mean (SD)	Observed for adults Mean (SD)	Observed for sub-adults Mean (SD)
Water (% Cover)	3.9 (9.7)	1.9 (4.4) ^a	2.0 (4.6)	1.2 (3.0)	1.5 (3.9)	2.2 (4.7)
Urban (% Cover)	1.5 (8.3)	0.2 (0.8) ^a	0.2 (0.8)	0.2 (0.7)	0.2 (0.8)	0.2 (0.7)
Forest (% Cover)	54.7 (27.8)	68.9 (24.6) ^a	70.3 (24.0)	61.6 (25.9) ^a	70.7 (24.6)	67.3 (24.5)
Grassland (% Cover)	11.0 (15.0)	3.8 (7.8) ^a	4.0 (7.8)	3.2 (7.7)	2.8 (6.0)	4.7 (9.0) ^a
Row Crops (% Cover)	9.6 (14.8)	4.9 (9.0) ^a	5.0 (9.0)	4.4 (9.3)	3.2 (6.3)	6.3 (10.7) ^a
Wetlands (% Cover)	19.2 (22.5)	20.3 (22.5)	18.6 (21.5)	29.4 (25.2) ^a	21.6 (23.2)	19.3 (21.8)
Roads (km/km ²)	1.3 (1.2)	0.9 (0.8) ^a	1.0 (0.8)	0.7 (0.6) ^a	0.8 (0.7)	1.0 (0.9) ^a
Humans (per km ²)	24.0 (157.5)	3.1 (7.9) ^a	3.4 (8.5)	1.2 (2.2) ^a	2.1 (6.5)	3.9 (8.8) ^a
Houses (per km ²)	11.2 (70.9) ^a	2.8 (15.3) ^a	3.1 (16.8)	0.8 (1.0) ^a	1.3 (3.0)	4.0 (20.7)
Farms (per km ²)	0.3 (0.2)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	0.3 (0.2) ^a	0.2 (0.1)	0.3 (0.2) ^a
Cattle (per km ²)	7.6 (9.0)	5.9 (5.6) ^a	5.1 (4.5)	10.0 (8.4) ^a	5.3 (5.6)	6.4 (5.7)
Deer (per km ²)	10.7 (2.5)	9.9 (1.7) ^a	9.8 (1.5)	10.5 (2.5)	9.6 (1.9)	10.2 (1.5) ^a

Voir Fig. 12.1 pour la zone d'étude

^a Indique la différence pour l'ANOVA de Welch, valeurs P < 0,01 entre les moyennes appariées (les comparaisons sont ATTENDUS *vs* OBSERVÉS, mâle *vs* femelle, adulte *vs* subadulte)

Les habitats utilisés par les loups femelles lors de leurs déplacements sur de longues distances diffèrent significativement de ceux utilisés par les mâles pour 7 des 12 variables (Tableau 12.3). Les femelles ont utilisé des habitats avec une couverture forestière plus importante, des densités plus élevées de routes, d'humains et de maisons, mais des densités plus faibles de fermes et de bétail. Les différences entre les loups adultes et subadultes (<2 ans) étaient plus nettes. Les localisations des adultes diffèrent significativement de celles des subadultes pour 6 des 12 variables (Tableau 12.3), les adultes utilisant moins de couverture terrestre associée à l'homme et moins de couverture herbeuse.

12.4 RESUME ET CONCLUSIONS

Notre analyse suggère que les loups effectuant des déplacements sur de longues distances n'ont pas utilisé l'habitat de manière aléatoire. Ils ont sélectionné des zones sauvages, tout en évitant les habitats exposés et les zones modifiées par l'homme, notamment les prairies (pâturages et champs de foin), les cultures en ligne, les routes, les maisons et les fermes. La préservation et la restauration des forêts et des zones humides contribueraient à maintenir un habitat approprié pour la dispersion des loups. Bien que les loups en dispersion aient parfois utilisé des habitats plus marginaux lors de

leurs déplacements, les zones les plus sélectionnées semblaient similaires aux habitats sélectionnés par les meutes de loups (Mladenoff et al., ce volume).

Les différences observées entre les sexes et les âges sont difficiles à expliquer, bien qu'une théorie basée sur la prise de risque, les stratégies de recherche de nourriture et l'évitement des congénères puisse s'avérer utile (Linnell et al. 1999 ; Treves 2000). Les femelles semblent utiliser des habitats présentant un risque plus faible de rencontre avec l'agriculture et des habitats ouverts que les mâles, tandis que les mâles semblent éviter les personnes et les maisons. Une résolution plus poussée du moment ou de l'emplacement des mouvements à longue distance pourrait résoudre les différences observées entre les sexes. Les subadultes semblaient utiliser des habitats présentant un risque plus élevé que les adultes. Il est possible que les subadultes aient évité les adultes ou même les territoires de meute parce que leur statut de subordonnés peut les rendre particulièrement vulnérables aux attaques des congénères. Il est également possible que les subadultes inexpérimentés soient moins conscients des dangers posés par les humains.

Au cours des 30 dernières années, les loups ont réussi à recoloniser une grande partie des zones forestières du nord du Minnesota, du Wisconsin et de l'UP du Michigan. Des mouvements de dispersion allant jusqu'à 886 km ont été détectés dans cette région, et ils se sont dispersés dans au moins cinq États voisins et trois provinces Canadiennes. Malgré la grande capacité des loups à se disperser sur de vastes zones, la colonisation effective et la formation de meutes ont eu lieu principalement dans les parties nord de la région et plus récemment dans les blocs forestiers centraux et les zones interstitielles (Mladenoff et al. 1995 ; Mladenoff et al., ce volume).

En se déplaçant sur de longues distances, les loups ont utilisé des zones présentant un couvert forestier relativement élevé, une faible densité de routes, des caractéristiques plus sauvages et une moindre présence humaine, ce qui est similaire à d'autres modèles d'habitat pour les loups. Des analyses multivariées en cours suggèrent que les loups du Wisconsin ont assoupli leurs critères d'habitat lors de leurs déplacements et lors de l'établissement de territoires de meute (Martin et al., données non publiées). Ainsi, les résultats actuels concernant les subadultes qui assouplissent les critères pour les déplacements sur de longues distances peuvent indiquer que les populations de loups de l'ouest des Grands Lacs saturent les habitats de premier choix et que les disperseurs acceptent désormais des habitats de moindre qualité lorsqu'ils cherchent de nouveaux territoires. En effet, le comportement des subadultes dans notre étude suggère que les jeunes animaux peuvent choisir ou être forcés de s'installer dans un habitat de moindre qualité et ainsi recoloniser des zones auparavant considérées comme inadaptées. Bien que les jeunes loups dispersés soient prêts à voyager dans des habitats plus marginaux, il n'est pas certain que le taux de survie soit suffisamment élevé pour assurer la pérennité de l'espèce, que des territoires puissent être établis et maintenus et que des petits puissent être élevés dans ces zones moins adaptées.

Étant donné les longues distances sur lesquelles les loups peuvent se disperser et leur large tolérance à l'habitat, nous prévoyons que les régions et les États au-delà des trois États des Grands Lacs occidentaux doivent s'attendre à l'apparition occasionnelle de loups. Les leçons tirées de l'expérience du Michigan, du Minnesota et du Wisconsin aideront sans aucun doute les États à gérer la recolonisation par une espèce protégée par le gouvernement fédéral, qui peut causer des dommages matériels et susciter des sentiments forts chez diverses parties prenantes.