

Mode de vie solitaire et mouvements extra-territoriaux des loups en fonction de leur statut social et nutritionnel

Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance

FRANÇOIS MESSIER¹

Department of Animal Science, University of British Columbia, Vancouver, B.C., Canada V6T 1W5

Received June 25, 1984

MESSIER, F. 1985. Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Can. J. Zool.* **63**: 239–245.

Résumé Cette étude examine trois **facteurs** favorisant la dispersion des loups (*Canis lupus*) : l'abondance des proies, l'âge des animaux et leur sexe. Ces **facteurs** sont liés à la fréquence à laquelle les loups ($n = 54$) se sont dissociés de leur meute et (ou) se sont engagés dans des mouvements extraterritoriaux. De décembre à avril, les membres de la meute portant un collier radio ont été observés seuls dans 28, 57 et 21% des observations, respectivement. Une faible base de proies n'a pas augmenté la vie solitaire ou la fréquence des excursions des louveteaux, mais a augmenté ces deux caractéristiques chez les jeunes d'un an, et n'a augmenté que la vie solitaire chez les adultes. **Les femelles d'un an et les adultes se sont dissociées de leur meute plus fréquemment que les mâles.** Les femelles d'un an ont voyagé plus fréquemment en dehors de leur territoire que les mâles d'un an. En moyenne, les louveteaux, les individus d'un an et les adultes ont effectué respectivement 1,1, 3,0 et 1,0 excursions extraterritoriales par an. **Ces mouvements, principalement en hiver, sont interprétés comme des incursions de prédispersion (dispersion ratée), mais aussi comme une action immédiate pour survivre à une défaillance temporaire des ressources.** La dispersion chez les loups apparaît comme un processus de dissociation graduel et dynamique s'étendant sur une période de quelques mois à quelques années et commençant dès l'âge de 10 mois. Lors des déplacements extraterritoriaux, les loups solitaires n'ont pas utilisé plus intensivement les zones situées entre les territoires de meute. **Au total, 23 excursions de meute ont été observées, nettement plus dans la zone à faibles proies.**

INTRODUCTION

Chez les oiseaux, et les mammifères sociaux, la dispersion de certains membres d'un groupe peut jouer un rôle important dans la dynamique de groupe et dans la régulation des populations (Brown 1983 ; Macdonald 1983). Les événements comportementaux et écologiques qui précèdent les phénomènes de dispersion ou de fidélité au site de mise-bas ont suscité l'intérêt des biologistes depuis la dernière décennie. La compréhension de ces antécédents comportementaux et écologiques devrait aider à comprendre la vie sociale des espèces (Barash 1974 ; Armitage 1977 ; Bekoff 1977 ; Emlen 1982 ; Brown 1983 ; Waser et Jones 1983).

Chez les carnivores, la vie en groupe se pratique à l'intérieur d'un ensemble de contraintes **coûts-bénéfices**, déterminées largement par : **1)** la dispersion et l'abondance de la nourriture, **2)** la compétition pour l'espace (saturation de l'habitat), **3)** la compétition pour les carcasses avec d'autres prédateurs, et **4)** un besoin d'aide pour élever les jeunes de façon optimale (revue dans Lamprecht 1981 ; Macdonald et Moehlman 1982 ; Messier et Barrette 1982 ; Macdonald 1983 ; Bekoff et *al.* sous presse). Je propose que, chez les loups (*Canis lupus*), les facteurs 1 et 2 sont responsables de la

tendance pour un individu à vivre temporairement hors de sa meute (vie solitaire), et à effectuer en solitaire des mouvements extra-territoriaux. Comme corollaire à cet énoncé, je suggère que la nourriture et la disponibilité des territoires établissent les règles de base qui contrôlent la dispersion des membres d'un groupe (voir aussi Zimen 1976 ; Packard et Mech 1980 ; Macdonald 1983).

Je présente dans cet article, le mode de vie solitaire et les mouvements extra-territoriaux de 54 loups étudiés au cours d'un programme de recherche de quatre (4) années. L'interprétation des données s'est effectuée en fonction de l'abondance des proies, de l'âge et du sexe des animaux, et de la distribution spatiale des meutes. À des fins comparatives, j'ai inclus toutes les observations relatives aux excursions des meutes. Je discute aussi des différentes observations faites sur le terrain par Mech (1977), Fritts et Mech (1981), Stephenson et James (1982), Van Ballenberghe (1983) et Peterson et *al.* (1984).

DESCRIPTION DE L'AIRE D'ETUDE ET METHODE

La distribution spatiale des loups a été étudiée de juin 1980 à février 1984, à l'intérieur d'une région de 6 400 km², située dans le sud-ouest du Québec, au Canada (47°N, 77°O). Cette région a été tout spécialement sélectionnée parce qu'elle se compose de deux zones différentes quant à l'abondance des proies. L'une d'elle, de 3000 km², située dans la réserve de La Vérendrye supporte de **hautes densités** de proies (**PH**). L'autre zone de 3400 km², est située au sud de la réserve et abrite de **faibles densités** de proies (**PF** ; *i.e.*, la même aire d'étude que le chapitre II). Lors de repérages aériens, nous avons effectué le suivi radio-téléométrique de 54 loups faisant partie de 14 meutes dont les territoires étaient contiguës. Les 2000 heures de vol ont permis d'accumuler près de 4700 localisations de loups. Au cours de l'hiver, les loups ont été observés visuellement dans 75% des localisations. Cependant au cours des autres saisons, les contacts visuels étaient rares. À chaque observation de loup, on notait la taille du groupe et on déterminait si tous les animaux avaient été vus (*i.e.* en habitat ouvert). On notait également l'identité de chaque individu marqué. Les loups capturés ont été classifiés comme louveteau (<12 mois, à partir du 1^{er} mai), animal d'un an (12-24 mois) ou adulte (>24 mois). Les louveteaux étaient âgés selon le patron d'éruption des dents. Les animaux d'un an étaient soit d'âge connu (capturés comme louveteaux ou âgés après la mort, $n = 5$), ou âgés selon la longueur de leurs canines, l'usure des dents et l'état reproducteur ($n = 3$). La possibilité que des animaux d'un an soient identifiés par erreur comme des adultes est minime ; cependant si c'était le cas, ils auraient été considérés comme de jeunes adultes non reproducteurs.

Une description détaillée des densités de loups, de leur distribution spatiale et de leur structure sociale est présentée ailleurs (Messier 1985). Pour la compréhension de la présente étude, je fournis le synopsis suivant. Les densités de loups au milieu de l'hiver étaient en moyenne de 1,4 animal/100km² en HP et de 0,8 animal/100km² en LP. La taille moyenne des meutes était de $5,7 \pm 0,5$ ($X \pm SE$) loups en HP et de $3,7 \pm 0,4$ en LP. Les échecs fréquents de la reproduction et la mortalité naturelle expliquent la taille plus faible des meutes en LP. L'exploitation humaine ne semble pas avoir perturbé de manière importante l'organisation sociale de la meute ni avoir forcé sa dispersion. La taille du territoire de la meute tout au long de l'année variait de 175 à 600 km². La mosaïque de territoires semblait être saturée en HP, alors que les interstices perçus entre les territoires représentaient environ 30% de la superficie en LP.

Le mode de vie solitaire ne peut être étudié de façon satisfaisante qu'entre le premier décembre et le 30 avril de chaque année (période hivernale) lorsque les loups peuvent être observés directement

à partir d'avions. Dans cet article, j'ai utilisé seulement les observations pour lesquelles j'étais persuadé qu'un loup vu de l'aéronef était soit solitaire, soit accompagné par les autres membres de la meute. Cette situation était relativement fréquente en hiver ($\approx 70\%$ des observations visuelles) car les loups avaient tendance à se déplacer et à se reposer dans des zones ouvertes telles que les rives des lacs, les ruisseaux, les peuplements coupés à blanc et les clairières forestières. De plus, environ 40% des forêts de la zone étaient des peuplements de feuillus offrant une bonne visibilité en hiver.

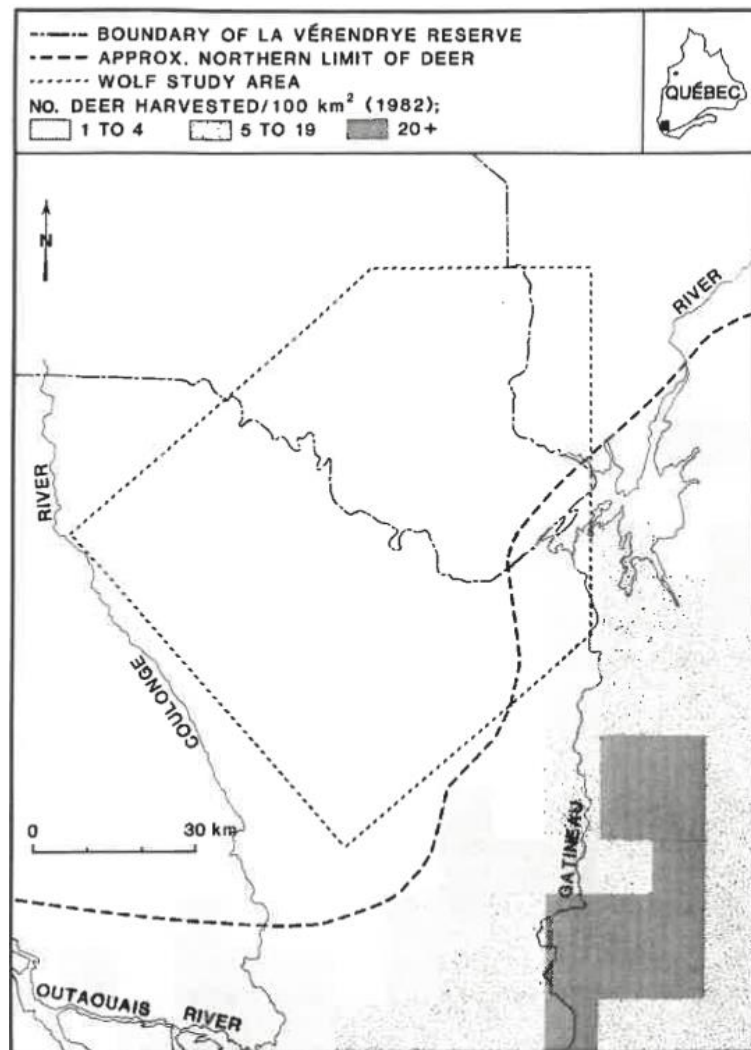


Fig. 1. Localisation et description de la zone d'étude. Le nombre de cerfs abattus par 100 km² est présenté pour visualiser la distribution des cerfs

Les analyses de fréquence de l'échantillon complet d'observations jugées fiables ($n = 1192$) ont été basées sur le test du tableau de contingence et sur le test G (Sokal et Rohlf 1981 : 747-764). Les fréquences d'observation des loups hors de la meute (*i.e.*, distancés de plus de 500 m), ont été mises en relation avec l'âge et le sexe des animaux et avec l'abondance des proies (PH et PF). J'ai traité par le même genre d'analyse les observations d'animaux seuls obtenues à l'extérieur du territoire de la meute. J'ai éliminé de ces analyses, les données concernant les loups solitaires en permanence (incluant les animaux durant leur dispersion présumée définitive) puisqu'elles représentent un phénomène différent. Ces données ont d'ailleurs été analysées séparément.

J'ai défini les excursions extra-territoriales comme étant, tout trajet de 5 km effectué au-delà des frontières du territoire occupé par la meute au cours d'une année. Ces territoires ont été délimités par un polygone convexe, contenant 95% des localisations télémétriques les plus rapprochées d'une meute obtenue au cours d'une année complète (1^{er} mai au 30 avril). Dans les trois cas pour lesquels le territoire annuel ne pouvait être adéquatement défini à cause d'un manque de données, j'ai utilisé les frontières de l'année précédente ou suivante. La distance linéaire minimale parcourue au cours d'une excursion était mesurée entre la localisation de loups la plus éloignée et le point le plus rapproché de son propre territoire. La durée approximative de chaque excursion a été calculée d'après la date moyenne entre la dernière localisation à l'intérieur du territoire et la première localisation de l'excursion (début estimé de l'excursion) et d'après la date moyenne entre la dernière localisation de l'excursion et la première relocalisation dans le territoire (fin estimée de l'excursion). Nous n'avons pas fait ce calcul si le temps écoulé entre les localisations intra-territoriales effectuées avant et après l'excursion était de plus de cinq (5) jours de toutes localisations extra-territoriales, ou si la dispersion réelle ou estimée était en cours.

Durant une excursion, les localisations télémétriques étaient assumées indépendantes parce que la majorité d'entre elles survenaient à un (1) ou deux (2) jours de déplacement (30 - 40 km) du territoire de la meute. Par conséquent les loups avaient la plupart du temps l'opportunité soit de continuer à errer ou de retourner dans leur propre territoire le jour suivant. En moyenne, nous avons enregistré une observation de loup solitaire, satisfaisant aux contraintes décrites, tous les quatre (4) jours. Les localisations de loups séparés de leur meute, mais se trouvant néanmoins à l'intérieur du territoire, étaient également jugées indépendantes.

Les localisations de loups solitaires ont été analysées en fonction de la configuration du territoire des meutes. Dans le cas des membres d'une meute, j'ai utilisé seulement les localisations se rapportant aux mouvements extra-territoriaux. Au niveau de l'analyse, les territoires des différentes meutes ont été délimités à partir des données recueillies de 1980 à 1984 ; la plupart des territoires fréquentés par les loups au cours d'une année étaient assez stables et les deux nouveaux territoires formés au cours de l'étude comprenaient quelques localisations seulement de loups solitaires. Les localisations télémétriques étaient regroupées en trois (3) catégories : **noyau** du territoire, **zone tampon** ou **interstice** (*i.e.*, zone inoccupée entre les territoires). La planimétrie de ces secteurs a été effectuée de la façon suivante. Tout d'abord, le **noyau** du territoire correspondait à la superficie du territoire moins une **zone tampon** de 2 km de largeur ceinturant l'intérieur de chaque territoire. Ensuite, les **interstices** comprenaient les secteurs entre les territoires auxquels étaient ajoutés une bande de 2 km entourant l'extérieur de l'ensemble de la mosaïque des territoires. La superficie totale représentait la sommation des surfaces des interstices, des zones tampons et des noyaux de territoires. Les localisations à l'extérieur de cette superficie totale étaient exclues.

Les tests non-paramétriques (Siegel 1956 ; Sokal et Rohlf 1981) étaient employés lorsque les règles d'utilisation des tests paramétriques étaient violées. Tous les tests, à l'exception du test *F*, étaient bilatéraux. Les probabilités supérieures à 0,05 étaient jugées non-significatives.

RESULTATS

Mode de vie solitaire

Dans l'aire d'étude, il était rare de localiser des loups constamment seuls. Des 54 loups suivis, deux (2) animaux (deux femelles) n'ont pu être associés à des meutes bien établies et trois (3) autres se

sont dispersés peu après leur capture, jetant un doute sur leur meute d'origine. Un animal solitaire a couvert une surface de 2310 km² chevauchant les territoires de sept (7) meutes pendant une période de 13 mois suivant sa capture. Un second loup solitaire a couvert 710 km² traversant ainsi trois (3) territoires appartenant à des meutes bien établies pendant les neuf (9) mois qu'ont suivi sa capture. Ce dernier loup a été localisé principalement à l'intérieur du territoire d'une meute (85% des localisations, $n = 93$), ce qui suggère une familiarité préalable à cette région suite à une association antécédente avec ce groupe (peut-être sa meute natale). Les mouvements effectués par les deux loups solitaires peuvent être qualifiés **d'itinérants**, mais ces déplacements ne se faisaient quand même pas au hasard puisqu'ils retournaient régulièrement dans des secteurs familiers. Contrairement aux membres d'une meute, la surface couverte par un loup solitaire augmentait avec le nombre de localisations. Cette observation implique que de nouveaux secteurs étaient visités occasionnellement.

La majorité des observations de loups solitaires était, faite par les membres d'une meute dissociés temporairement de leur groupe pendant une période variant de quelques jours à quelques mois. À partir de l'analyse de contingence effectuée sur un bloc complet de données hivernales, j'ai rejeté l'hypothèse nulle de l'indépendance entre l'abondance de proies et l'âge ($G_{[2]} = 18,48, P < 0,01$). En effet, dans une région où la densité de proies est faible, les loups âgés d'un an rompent plus fréquemment les liens avec leur meute (45% des localisations dans PH *vs* 80% dans PF, $n = 122$ et 61), que les louveteaux (26% *vs* 36%, $n = 242$ et 53) ou les adultes (17% *vs* 26%, $n=390$ et 324). À cause de cette interaction, j'ai utilisé une analyse à deux niveaux (*i.e.*, proies et sexe) à l'intérieur de chaque classe d'âge.

Les **louveteaux** ont été observés seuls dans 28% des localisations. Les résultats non-significatifs du test G (Tableau 1), indiquent que le mode de vie solitaire chez les louveteaux était indépendant à la fois de l'abondance des proies ($P > 0,15$) et du sexe des animaux ($P > 0,20$). En termes de dissociation de la meute, les louveteaux ont démontré une similarité qualitative avec les adultes (Fig. 2), mais étaient quantitativement différents ($G_{[1]} = 5,82, P = 0,02$).

Les animaux **d'un an** représentaient sûrement les membres les plus libres de la meute. Nous avons observé des animaux d'un an solitaires dans 57% des localisations effectuées au cours de l'hiver (Fig. 2), une fréquence beaucoup plus grande que chez les adultes (21% ; $G_{[1]} 84,72, P < 0,01$), ou les louveteaux (28% ; $G_{[1]}, P < 0,01$). L'abondance des proies et le sexe ont été les facteurs qui ont influencé le plus fortement la tendance des animaux d'un an à quitter temporairement leur meute (Tableau 1). Les animaux d'un an des deux sexes ont exhibé la plus faible affiliation à leur meute dans les régions à faible densité de proies (LP). En plus, les femelles d'un an vivaient plus solitairement que les mâles du même âge (Fig. 2). L'interaction non-significative entre l'abondance de proies et le sexe indique une certaine synergie de leurs effets (Tableau 1).

Les **adultes** ont maintenu les liens les plus étroits avec leur groupe social (Fig. 2). Néanmoins, l'abondance des proies et le sexe influençaient significativement le mode de vie solitaire des adultes (Tableau 1). Comme pour les animaux d'un an, les femelles adultes ont voyagé en solitaire plus fréquemment que les mâles. Une basse densité de proies augmentait significativement la fréquence à laquelle les adultes des deux sexes quittaient temporairement leur meute. Une fois encore, l'absence d'interaction entre l'abondance des proies et le sexe suggère que leurs effets étaient synergiques (Tableau 1).

À mesure que l'hiver progresse, la fréquence des dissociations de meutes augmentait chez les louveteaux ($G_{[3]} = 9,47, P = 0,03$), les animaux d'un an ($G_{[3]} = 16,7, P < 0,01$), et les adultes ($G_{[3]} = 104,06, P < 0,01$; Fig. 3).

Tableau 1. Résumé des analyses des tableaux de contingence, au sein des classes d'âge, où les effets de la base de proies (HP ou LP) et du sexe ont été mis en relation avec la fréquence à laquelle un loup a quitté temporairement sa meute (A) et la part de ces observations en dehors du territoire de la meute (B). Les valeurs des tests G ($df = 1$) sont présentées avec leurs niveaux de probabilité entre parenthèses. Les observations ont été collectées du 1^{er} décembre au 30 avril

Hypothesis tested	Pup	Yearling	Adult
A			
Prey base	1.82(>0.15)	21.86(<0.01)	9.72(<0.01)
Sex	0.52(>0.20)	44.54(<0.01)	22.42(<0.01)
Interaction	1.76(>0.15)	1.67(>0.15)	1.50(>0.20)
B			
Prey base	0.04(>0.20)	8.30(<0.01)	2.80(=0.09)
Sex	0.02(>0.20)	58.22(<0.01)	0.22(>0.20)
Interaction	1.80(>0.15)	2.52(>0.10)	0.02(>0.20)

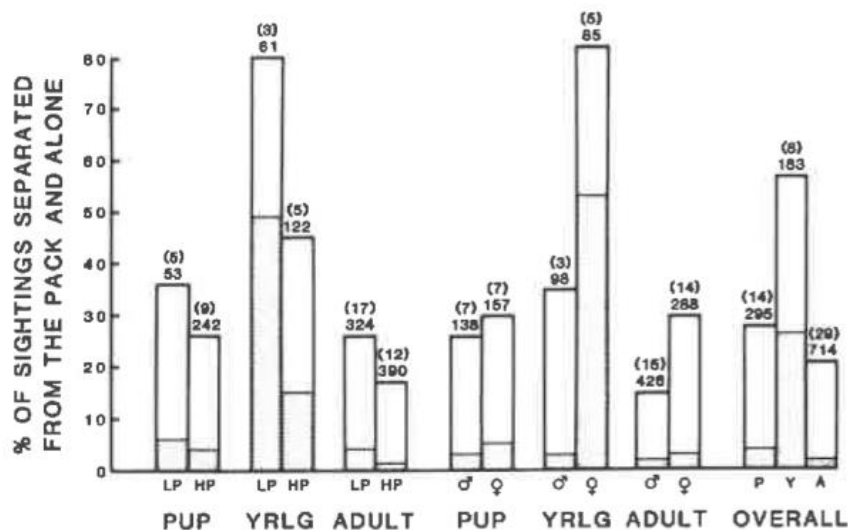


Fig. 2. Pourcentage d'observations où les loups ont été observés seuls et séparés de leur meute en fonction de l'abondance des proies (LP ou HP), de l'âge des animaux (P, louveteaux ; YRLG, yearling ; A, adulte) et de leur sexe. Le nombre d'observations est indiqué au-dessus des colonnes et la valeur entre parenthèses correspond au nombre d'animaux concernés. □ Observations lors de déplacements extraterritoriaux

Du début du mois de mai à la fin de novembre (période **estivale**), il était habituellement impossible d'évaluer avec certitude si un loup était seul ou avec les autres membres de la meute. **Après avoir étudié les mouvements le plus précisément possible, les animaux d'un an semblaient plus indépendants des activités de la meute.** En **été**, les mouvements des adultes convergeaient vers des sites familiaux tels que la tanière et les aires de repos des louveteaux (*sites de rendez-vous*). **Bien que quelques animaux d'un an démontraient ce patron, ils avaient définitivement tendance à errer beaucoup plus que les adultes à travers le territoire pendant des périodes prolongées.** Ils étaient alors présumés comme dissociés de la meute, et n'essayaient pas apparemment de visiter les centres principaux d'activité de celle-ci.

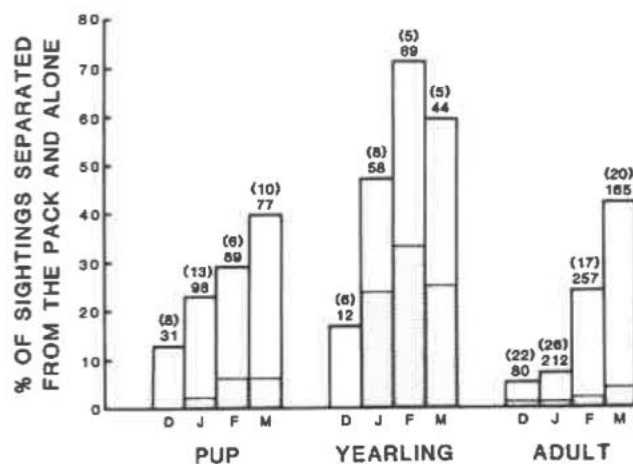


Fig. 3. Changements de décembre (D) à mars (M) dans le pourcentage d'observations lorsque des louveteaux, des loups d'un an et des loups adultes ont été observés seuls et séparés de leur meute. Le nombre d'observations est indiqué au-dessus des colonnes et la valeur entre parenthèses indique le nombre d'animaux concernés. ■ Observations lors de déplacements extraterritoriaux

Mouvements extra-territoriaux individuels

J'ai observé 56 cas de loups qui se sont engagés individuellement dans des mouvements extra-territoriaux (Fig. 4). En neuf (9) occasions, les animaux n'ont pas renoué les liens qui existaient auparavant avec leurs meutes. Ils représentaient : quatre (4) cas de dispersion réussis où deux (2) animaux se sont associés avec un autre individu pour former le noyau d'une nouvelle meute, tandis que deux (2) ont été **acceptés** par des meutes adjacentes ; trois (3) cas de dispersion probable pour lesquels nous avons perdu tout contact radio suite à un très grand déplacement ; et deux (2) mortalités. Quatre (4) mâles et trois (3) femelles se sont dispersés exclusivement entre la mi-avril et le mois d'août (Fig. 5). **Chaque loup qui s'est dispersé définitivement a initié auparavant en moyenne 2,1 excursions.** Les loups, acceptés par des meutes adjacentes, étaient tous les deux de jeunes mâles adultes (un en mars et un en mai). Dans un (1) cas (mars), le mâle présumé dominant d'une meute de trois (3) loups a été tué (possiblement par le nouveau) lorsque le changement s'est effectué.

Les fréquences **d'excursion** de louveteaux (9), d'animaux d'un an (21), et d'adultes (26), ont différé significativement de celles attendues, calculées à partir de la durée des repérages (101, 86, et 317 mois respectivement ; $G_{[2]} = 13,2, P < 0,01$). **Les louveteaux et les adultes ont initié moins d'excursions en solo qu'attendues (1,1 et 1,0 par année respectivement), alors que les animaux d'un an étaient plus enclins à réaliser des excursions à l'extérieur du territoire de la meute (3,0 excursions par année).**

Une grande partie des **excursions** (38 sur 56) se produisaient pendant la période hivernale mais les patrons saisonniers variaient selon les classes d'âge (Fig. 5). Les louveteaux ne s'aventuraient pas seuls à l'extérieur du territoire de la meute avant la mi-février. Les excursions des animaux d'un an étaient restreintes principalement à la période hivernale, alors que les adultes n'ont montré aucun patron saisonnier évident. Au moins huit (8) des 15 **excursions** effectuées par des adultes au cours de la période estivale, impliquaient de jeunes adultes non-reproducteurs (24 à 30 mois, animaux d'âge connu). **En été, je n'ai pas observé d'adultes reproducteurs (connus ou présumés) entreprendre des mouvements extra-territoriaux.** Aussi, je n'ai jamais eu l'évidence qu'une meute effectuait des mouvements extra-territoriaux en été (*i.e.* quand plus d'un loup étaient marqués). Par

conséquent, j'ai assumé que tous les mouvements effectués à l'extérieur du territoire en été impliquaient des loups solitaires.

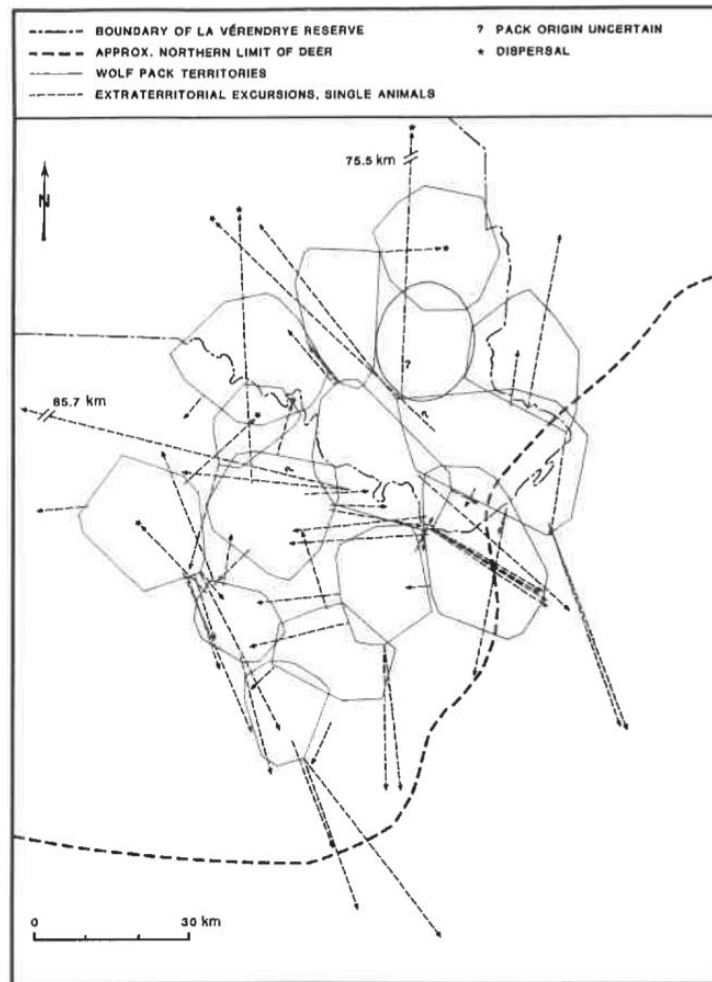


Fig. 4. Les 56 excursions extraterritoriales effectuées par des loups uniques au cours de cette étude. Les excursions sont présentées comme les distances minimales en ligne droite

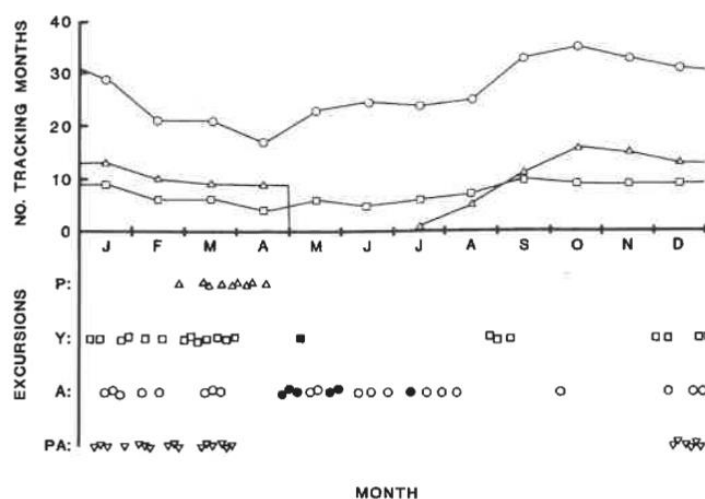


Fig. 5. Distributions chronologiques du début des excursions extraterritoriales effectuées par des louveteaux seuls (P = Δ), des jeunes d'un an seuls (Y = \square), des adultes seuls (A = O), et des meutes (V). Les symboles pleins indiquent les excursions qui ont abouti à une dispersion définitive réelle ou supposée. Une mesure de l'effort de radiopistage (mois de traçage, c'est-à-dire le nombre de mois d'animaux avec des émetteurs en fonctionnement) est présentée pour faciliter l'interprétation

La **durée** moyenne des excursions était de $9,1 \pm (\bar{X} \pm SE)$ 2,6 jours pour les louveteaux, $13,3 \pm 3,2$ pour les animaux d'un an, et $10,3 \pm 2,1$ pour les adultes. Je n'ai détecté aucune différence significative entre les classes d'âge (ANOVA unilatéral, $F_{[2,40]} = 0,54, P > 0,20$). De plus, en trajet rectiligne, la distance minimale des excursions ne différait pas entre les classes d'âge (ANOVA unilatéral, $F_{[2,53]} = 0,30, P > 0,20$). Elle représentait en moyenne $22,2 \pm 5,3$ km pour, les louveteaux, $21,7 \pm 2,6$ pour les animaux d'un an et $25,5 \pm 4,2$ pour les adultes. Ces données indiquaient que la tendance, pour les animaux d'un an, à se tenir, plus souvent à l'extérieur du territoire de leur meute (Fig. 2), dépendait principalement du taux élevé avec lequel ils initiaient les excursions plutôt que de la durée et de la longueur de ces excursions.

Afin d'examiner les effets possibles de l'abondance des proies et du sexe des loups sur les mouvements extraterritoriaux, j'ai effectué des analyses de tables de contingence sur les observations hivernales par âge (Tableau 1). Ni l'abondance des proies ni le sexe n'ont influencé les mouvements extraterritoriaux des petits ($P > 0,20$), mais les deux facteurs ont affecté la tendance des jeunes d'un an à quitter le territoire de la meute ($P < 0,01$) ; ces effets n'étaient pas interactifs ($P > 0,10$). Chez les adultes, seule l'abondance des proies était potentiellement influente ($P = 0,09$).

Les localisations des loups solitaires et des membres d'une meute effectuant des mouvements extraterritoriaux ($n = 359$) ont été analysées en fonction des territoires des meutes (représentés à la Fig. 4) ; l'hypothèse étant que les loups solitaires tendraient à éviter le centre des territoires et à utiliser préférentiellement les abords des territoires. J'ai observé des membres de la meute en train de se déplacer en solitaire dans les noyaux de territoire moins fréquemment que prévu (en supposant une distribution homogène) et plus fréquemment dans les zones tampons de 2 km de large à l'intérieur de ces territoires (Tableau 2). Cependant, ils utilisaient moins fréquemment les interstices entre les territoires (Tableau 2), en dépit du fait que ces régions étaient présumées comme étant les endroits les plus sécuritaires dans lesquels les interactions avec une meute étaient rares. Les loups solitaires en permanence ont montré un patron différent ; ils utilisaient intensément le cœur des territoires, et les interstices moins souvent qu'attendu (Tableau 2). Toute compte fait, l'analyse ne révèle pas une augmentation progressive de l'utilisation du noyau des territoires vers les zones tampon et ensuite les interstices.

Tableau 2. Fréquences de localisation (n entre parenthèses) dans les cœurs de territoire, les zones tampons de 2 km de large et les interstices (voir zone d'étude et méthodes) des loups solitaires et des membres de meute lors d'excursions extraterritoriales en solo. Sont également présentés les tests χ^2 d'homogénéité et leurs niveaux de probabilité ($df = 2$)

	Territory cores		Buffer zones		Interstices		χ^2	P
	% area	% fixes	% area	% fixes	% area	% fixes		
Pack members	56	33(57)	24	48(84)	20	19(33)	59.4	<0.01
Lone wolves	56	80(148)	24	16(29)	20	4(8)	47.0	<0.01
Total	56	57(205)	24	32(113)	20	11(41)	21.6	<0.01

Déplacements extra-territoriaux des meutes

J'ai observé 23 exemples de meutes effectuant des mouvements extra-territoriaux (Fig. 6). Les excursions ont été observées exclusivement du 1^{er} décembre au 30 mars et plusieurs d'entre elles (13) étaient destinées aux aires d'hivernage du cerf de Virginie. Les loups ont tué au moins 8 cerfs lors de ces excursions. L'évaluation exacte du nombre de victimes a été impossible, à cause de la difficulté de détecter les carcasses de cerfs lors des repérages aériens. Comme illustré à la Figure 6,

les meutes situées près des populations de cerfs étaient plus disposées à engager des excursions et à quitter temporairement leurs territoires pour exploiter le cerf.

La fréquence des excursions a été plus élevée pour les **meutes** associées à de faibles densités de proies ($n = 18$, 60 mois-repérage de meutes durant l'hiver), qu'à celles associées à de fortes densités de proies ($n = 5$, 46 mois-repérage ; $\chi^2_{[1]} = 4,39$, $P = 0,04$). La distance linéaire minimale des **excursions** est aussi plus élevée dans PF (moyenne 26,1 km étendue = 5,0 à 75,7) que dans PH (moyenne = 12,0 km, étendue = 5,5 à 30,7 ; test $U_{[18,51]}$ de Mann-Whitney = 72, $P = 0,03$). La durée des excursions montrait la même tendance entre ces deux zones (PF, moyenne = 16,5 Jours, étendue = 2 à 84 ; PH, moyenne = 7,0 jours, étendue = 2 à 25), mais la différence n'est pas clairement démontrée (test $U_{[13,51]}$, Mann-Whitney = 47, $P = 0,10$).

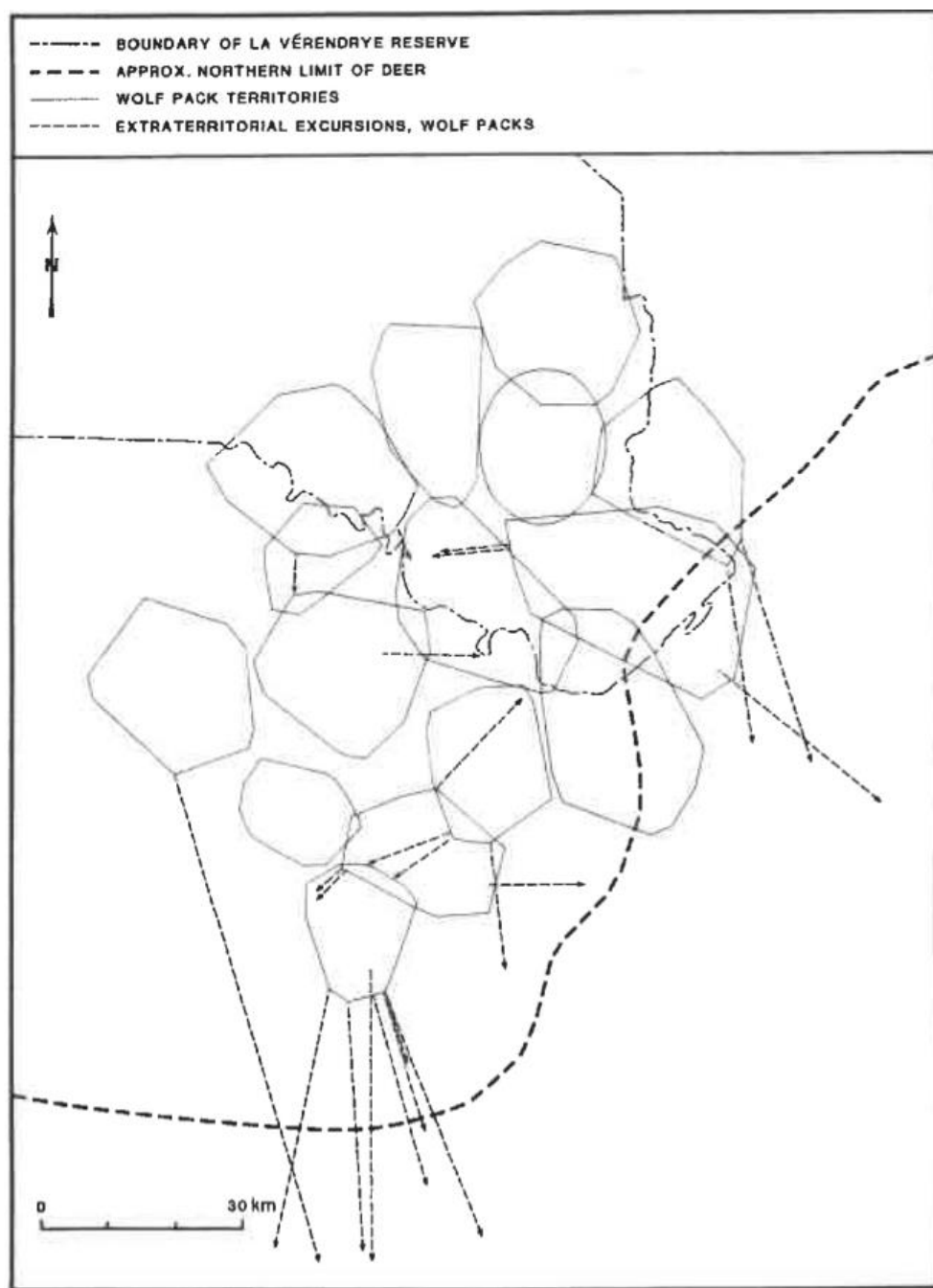


Fig. 6. Représentation des 23 excursions extraterritoriales effectuées par les meutes de loups au cours de cette étude. Les excursions sont présentées comme les distances minimales en ligne droite.

DISCUSSION

Mode de vie solitaire, déplacements extra-territoriaux et dispersion

Pour plusieurs personnes, la « **dispersion** » implique le mouvement d'un individu de son site de naissance vers un autre site où il se reproduit, ou du moins, essaie de s'associer avec un conspécifique de sexe opposé, dans le but de se reproduire (Bekoff 1977 : 715 ; version originale en anglais). La première conclusion à tirer de la présente étude sur le loup est que la dispersion n'est pas un événement singulier du genre « une décision - un voyage ». **La dispersion semblait être un processus dynamique et graduel débutant aussi précocement qu'à l'âge de 10 mois et se poursuivant jusqu'à ce que le loup brise les liens avec sa meute pendant une période prolongée de quelques mois à quelques années.** Récemment dans le centre de l'Alaska, Van Ballenberghe (1983) a rapporté que les loups en dispersion ont montré un patron commun d'un ou de plusieurs déplacements préliminaires à l'extérieur du territoire. Dans la présente étude, j'ai observé que les loups d'un an ont initié en moyenne trois (3) incursions extra-territoriales par année, bien que la plupart des loups se dispersent de façon permanente à l'âge adulte (six des sept cas de dispersion). Même parmi les adultes, chez qui seulement une fraction n'était pas reproductrice et par conséquent enclin à se disperser, j'ai observé une fréquence individuelle moyenne d'une (1) excursion solo par année. À partir de ces observations, j'ai tenté de déterminer les facteurs prédisposant les loups à ces excursions extra-territoriales.

L'âge des animaux a été identifié comme un des principaux facteurs influençant le mode de vie solitaire et les mouvements extra-territoriaux. Les animaux d'un an approchent l'âge de la puberté et sont, de façon évidente, les animaux préférant le plus voyager en solitaire et passer des périodes prolongées à l'extérieur de leur territoire natal. **Plusieurs animaux d'un an et de jeunes adultes non reproducteurs se comportaient comme des membres faiblement associés à leur meute, apparemment avec un rôle minimal à jouer dans la meute.**

Il a été suggéré que l'assistance des animaux d'un an et celle des autres auxiliaires n'influençaient pas la survie des louveteaux devant être nourris (Harrington et Mech 1982 ; Harrington et *al.* 1983 ; Fig. 13 dans Peterson et *al.* 1984). Ainsi, plusieurs animaux d'un an et jeunes adultes non reproducteurs peuvent être qualifiés biologiquement « **d'animaux satellites** » sauf qu'ils ont la particularité de conserver un lien minimal avec leur meute ; ils utilisent possiblement les autres membres de la meute de façon égoïste afin d'aider à leur survie et, ultimement, à obtenir leur statut reproducteur. Il est de l'intérêt des parents d'améliorer les probabilités de survie et de reproduction de ces descendants approchant l'âge adulte.

Parallèlement à l'effet de l'âge, les faibles densités de proies augmentaient la tendance à vivre seul et les mouvements extra-territoriaux. Sans l'accès à un niveau suffisant de proies durant une longue période, un loup subordonné peut être activement expulsé de la meute ou encore, il peut volontairement chercher seul sa nourriture (Zimen 1976, 1982). Les animaux d'un an et les adultes avaient tous les deux une plus grande tendance à vivre en solitaire et à faire des excursions dans la zone à faible densité de proies (Tableau 1). Durant l'hiver, les meutes de loups ont utilisé en moyenne 6,2 orignaux par 100 jours dans PH mais seulement 3,2 dans PF (Messier et Crête, sous presse). **Dans la zone à faible densité de proies, les meutes ont vécu des périodes de rareté de nourriture ce qui a, sans aucun doute, encouragé la séparation de certains membres. Dans ces circonstances, les excursions ne peuvent être attribuées à une stratégie spécifique de dispersion, mais plutôt à une nécessité immédiate pour survivre à une carence temporaire de ressources**

alimentaires. Toutefois, les informations acquises durant ces excursions peuvent être avantageuses ultérieurement (*e.g.*, disponibilité des territoires, distribution des proies, incluant la localisation des aires d'hivernage du cerf de Virginie).

La tendance plus forte des femelles d'un an et des femelles adultes à se dissocier de la meute et à faire des excursions à l'extérieur du territoire (femelles d'un an seulement), semble être attribuable largement à la disponibilité relativement faible des carcasses d'originaux pour les meutes. Aux prises avec un stress alimentaire, les femelles sont plus souvent que les mâles, subordonnées et harcelées par les autres membres de la meute (Zimen 1976, 1982). **Les interactions agressives peuvent amener l'affaiblissement des liens entre les membres et même, provoquer une expulsion temporaire d'un membre de la meute.** Les connaissances de la stratégie de dispersion des loups ne sont pas suffisantes pour suggérer que les femelles sont plus disposées que les mâles à quitter volontairement la meute. Toutefois, une telle différence relative au sexe n'est pas exclue de la stratégie de dispersion (Zimen 1982).

Les mouvements extra-territoriaux peuvent souvent être interprétés comme des **excursions préparatoires** à la dispersion au cours desquelles la disponibilité des territoires peut être déterminée. La tendance des loups à retourner à leur territoire et à rejoindre leur meute reflète l'échec de leur tentative à trouver rapidement un loup étranger assez réceptif et/ou une zone propice qui serait libre (Van Ballenberghe 1983). Selon toute vraisemblance, un loup pourrait utiliser l'unité sociale de sa naissance (et le territoire respectif) à partir duquel il tenterait de trouver une meute réceptive, ou encore, de former le noyau d'une nouvelle meute durant ses excursions exploratoires (voir Messier et Barrette 1982). Si le degré de saturation de l'habitat est élevé, les loups en dispersion peuvent avoir à parcourir de grandes distances avant de pouvoir s'établir. Ce processus peut nécessiter plusieurs excursions préalables à la dispersion. Les résultats de la présente étude paraissent contredire ce point de vue. On a observé plus d'excursions extra-territoriales dans la zone PF que la zone PH en dépit du fait que les secteurs vacants étaient plus disponibles dans PF (Messier, sous presse). Toutefois, la faible densité de proies de PF a incité les animaux subordonnés à initier plus fréquemment des excursions. Cette pauvre source d'approvisionnement en proies a vraisemblablement rendu les secteurs vacants de PF non propices pour la reproduction. Ces deux facteurs ont sans doute brouillé les résultats. À ce sujet, mentionnons que Fritts et Mech (1981) ont rarement observé des excursions de pré-dispersion lors de leur étude pour une population de loups nouvellement protégée au Minnesota. Cependant, cette population n'était pas saturée et les loups avaient accès à un vaste bassin de proies.

Un plus grand stress social existant à l'intérieur des meutes à l'époque de la reproduction (approx., du 1^{er} février au 15 mars) explique en partie l'augmentation de la tendance de quelques individus à quitter leur meute durant cette période. Des études en captivité ont montré que les loups reproducteurs exercent une dominance encore plus forte sur les autres membres de la meute durant cette période (Rabb *et al.* 1967 ; Zimen 1982). Récemment, Peterson *et al.* (1984) ont rapporté que les mouvements extraterritoriaux étaient effectués plus souvent par les loups subordonnés durant la saison de reproduction. Une explication alternative appuyée sur un stress alimentaire plus prononcé à la fin de l'hiver est moins probable. Je possède l'indication que la disponibilité de la nourriture est faible, mais stable tout au long de l'hiver. Les excursions de meutes, qui signifient généralement un manque de nourriture, (Mech 1977 ; cette étude), étaient uniformément distribuées de décembre à mars (Fig. 4).

Animaux solitaires et distribution spatiale des meutes

Il a été postulé très souvent que les loups solitaires se retrouvaient principalement dans les secteurs moins fréquentés par les meutes (voir Fritts et Mech 1981 : 44). À ma connaissance, il n'existe pas dans la littérature d'évidence à ce sujet supportée par des données quantitatives. Les observations rapportées dans cet article, sont basées sur 25 animaux différents. Elles ne démontrent pas que les interstices entre les territoires étaient plus fréquemment utilisés par les animaux solitaires. L'habitat des interstices n'était pas différent, à première vue, de celui des secteurs environnants. Les membres dissociés d'une meute semblaient utiliser plus fréquemment la périphérie des territoires voisins. Toutefois, cette tendance était induite principalement par un même animal qui a engagé quatre (4) excursions prolongées vers une zone tampon particulière (38 observations) où des abats de boucheries étaient disponibles (un minimum de 9 ; voir les 4 flèches parallèles dans la partie « Est » de la Figure 4). Les deux loups solitaires en permanence ont utilisé les noyaux des territoires plus fréquemment. Je conclus que les loups n'évitaient pas les noyaux des territoires. Je ne suggère pas cependant, que les loups solitaires n'évitaient pas les conflits avec les meutes étrangères, mais il semble que cette ségrégation temporelle ne provoquerait pas une ségrégation spatiale.

Mouvements extra-territoriaux des meutes

Quatre meutes ont entrepris en hiver des mouvements de grande amplitude, apparemment pour exploiter le cerf de Virginie. Dans l'un de ces cas (la meute la plus au sud), les loups ont répété, chaque année ce qui semble être un patron traditionnel de déplacement au début de l'hiver. La faible densité d'originaux dans l'aire d'étude, et la facilité relative de capturer le cerf dans leur aire d'hivernage, ont probablement encouragé de telles excursions de meutes. D'autres excursions de meutes étaient plus brèves et n'avaient aucun but apparent. Mech (1977) a prétendu que la malnutrition incite les meutes à franchir les territoires adjacents. Mes données confirment l'interprétation de Mech (1977). Les meutes associées à de faibles densités de proies (PF) ont initié plus d'excursions que les meutes dans PH. De plus, les excursions des meutes de PF étaient substantiellement plus longues. Ces observations suggèrent aussi que les loups associés à de faibles densités de proies ont un comportement territorial moins prononcé en hiver que celui des loups des secteurs à fortes densités de proies. Un tel patron d'utilisation de l'espace ressemble à l'instabilité territoriale des loups dépendant de populations de proies se déplaçant constamment (Kuyt 1972 ; Stephenson et James 1982).