

## Reproduction et mortalité du loup du Haut-Arctique, *Canis lupus arctos*, dans le nord-Est du Groenland, 1978-1998

### Reproduction and Mortality of the High Arctic Wolf, *Canis lupus arctos*, in Northeast Greenland, 1978-1998

ULF MARQUARD-PETERSEN

Greenland Wolf Research Project, 5836 E. 10<sup>th</sup> Circle, Anchorage, Alaska 99504 USA

Marquard-Petersen, U. 2008. Reproduction and mortality of the High Arctic Wolf, *Canis lupus arctos*, in northeast Greenland, 1978-1998. *Canadian Field-Naturalist* 122(2): 142-152.

#### Résumé

La reproduction et la mortalité du loup de l'Extrême-Arctique (*Canis lupus arctos*) dans le nord-Est du Groenland ont été étudiées par le biais d'une analyse temporelle et spatiale des données sur la taille des portées provenant de comptages directs des petits pendant 21 ans (1978-1998). Un minimum de 22 petits a été produit dans un total de six zones. La taille moyenne globale des portées était de 2,0 petits par portée. Il s'agit de la taille moyenne de portée la plus faible enregistrée pour les loups en Amérique du Nord grâce à l'observation des petits en été, et elle est probablement liée à la faible disponibilité et à la vulnérabilité des proies ongulées. La taille de la meute et la taille de la portée étaient très fortement corrélées positivement. Les meutes de grande taille (4-7 adultes) ont produit beaucoup plus de petits que les meutes plus petites. La taille maximale moyenne des portées, calculée à partir de 17 études nord-Américaines utilisant des méthodes similaires, suggère que la productivité maximale des loups au Groenland est inférieure de 58 % à celle des loups ailleurs. Le nombre de louveteaux nés en Amérique du Nord était négativement corrélé avec l'augmentation de la latitude. Huit mortalités ont été identifiées et ont été principalement causées par l'homme malgré le fait que cette population de loups habite un parc national protégé toute l'année.

#### INTRODUCTION

Peu d'informations ont été publiées sur la productivité et la mortalité des loups (*Canis lupus arctos*) dans le Haut-Arctique. La plupart des rapports ont consisté en des observations initiales de jeunes loups dans l'archipel arctique Canadien au cours de travaux de terrain effectués par des chercheurs dans divers domaines (Soper 1928 ; Grace 1976 ; Miller et Russell 1977 ; Miller 1978 ; Gray 1983 ; Gray 1993). Parmi les trois exceptions notables, citons une étude systématique de 10 ans sur l'écologie comportementale et la productivité d'une meute de loups sur l'île d'Ellesmere (Mech 1995), une analyse des observations de loups dans l'ensemble de l'archipel arctique Canadien, y compris les observations de 16 portées (Miller et Reintjes 1995), et une étude de quatre ans sur les loups du centre de l'île de Baffin (Clark 1971\*). Ces efforts ont suggéré que la productivité des loups dans les îles de l'arctique Canadien était plus faible que celle des loups dans les écosystèmes sub-arctiques, et que des petits n'étaient pas produits certaines années. Les informations récentes sur les causes de mortalité des loups dans le haut-arctique Canadien font défaut, mais certaines informations ont été publiées sur la mortalité d'origine humaine dans une station météorologique et un établissement de l'île d'Ellesmere (Riewe 1975, 1977 ; Grace 1976). On sait peu de choses sur la reproduction et la mortalité des loups au Groenland. De brefs rapports d'observations accidentelles de louveteaux ont été publiés, mais aucune analyse quantitative complète n'a été réalisée sur la taille des portées et la fréquence de la reproduction, principalement parce que les données disponibles étaient insuffisantes et fragmentaires. Les causes de mortalité des loups du

Groenland n'ont pas été documentées. Environ 94 % de l'aire de répartition des loups est située à l'intérieur des limites du parc national du nord-Est du Groenland (Figure 1), où les loups sont protégés de la chasse toute l'année. La mortalité d'origine humaine n'était donc pas susceptible d'être un facteur important à l'intérieur du parc mais pourrait l'être à l'extérieur de ses limites en raison de la chasse opportuniste pratiquée par les habitants de la colonie Inuit d'Ittoqqortoormiit.

Les objectifs de cette étude étaient (1) de combler les lacunes dans les connaissances en analysant les attributs spatiaux et temporels de la reproduction et de la mortalité connues des loups du Groenland et (2) de comparer ces informations avec les tendances de la production de petits sous toutes les latitudes en Amérique du Nord. Une analyse des observations de louveteaux au Groenland pendant 21 ans (1978-1998) pourrait révéler des informations utiles concernant la taille des portées et les fréquences de reproduction. J'ai aussi postulé que la mortalité causée par l'homme ne constituerait pas une proportion importante de la mortalité connue, parce que la majorité de la population de loups était protégée à l'intérieur du parc national et parce que la population humaine permanente à l'intérieur du parc ne comptait qu'environ 27 personnes, toutes concentrées géographiquement dans une station météorologique et trois postes militaires ouverts toute l'année.

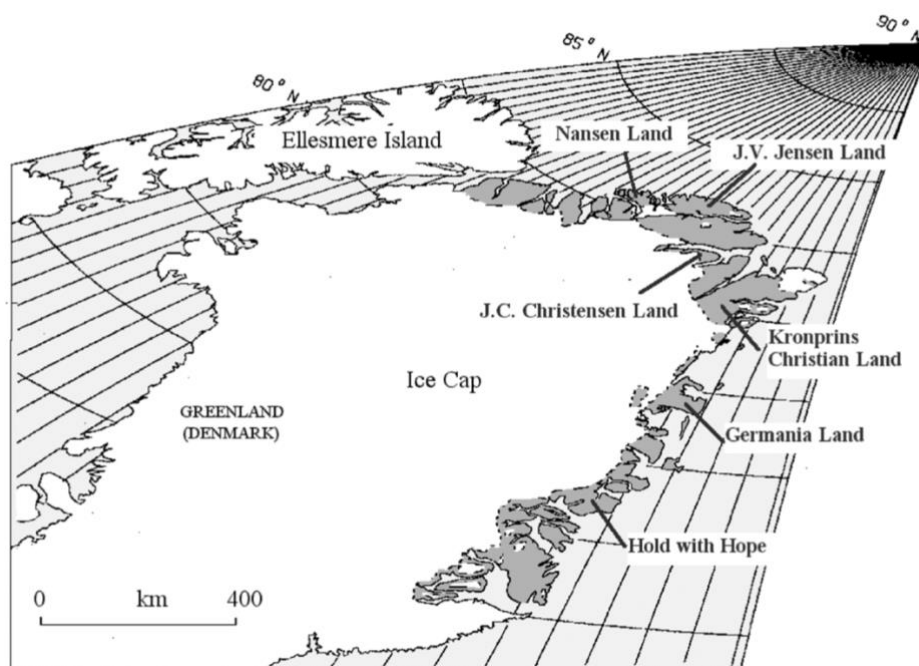


FIGURE 1. Aire de répartition du loup (zone ombragée) et lieux de reproduction connus du loup au Groenland, 1978-1998

## METHODES

### Reproduction

Quatre méthodes ont été utilisées pour recueillir des données sur la productivité des loups dans le nord-Est du Groenland. **Premièrement**, j'ai mené des enquêtes spécialisées sur les loups, d'une durée de deux semaines à deux mois, de mai à août, pendant huit années consécutives (1991-1998), soit un total de 244 jours sur le terrain. Les enquêtes ont été menées dans des régions du nord-Est du Groenland où des membres d'expéditions avaient observé par hasard des louveteaux au cours des années précédentes. Les tanières ont été localisées en juillet. Deux tanières actives ont été surveillées jusqu'à ce qu'un comptage précis des portées soit obtenu (Marquard-Petersen 1994). **Deuxièmement**, >100 personnes ayant une connaissance directe du nord-Est du Groenland ont

été interviewées en personne ou par courrier afin de fournir des informations sur le nombre de petits et d'adultes observés, l'heure, le lieu, les témoins supplémentaires et toute documentation (photo, vidéo). **Troisièmement**, les 62 rapports de terrain rédigés par les expéditions au cours de la même période ont été examinés. **Quatrièmement**, une revue de la littérature. Tous les rapports d'observation n'ont pas été considérés comme suffisamment fiables, en particulier ceux qui faisaient référence à des traces de loups adultes accompagnés de petits loups. Toutes les observations et les sources non publiées ont été détaillées dans Marquard-Petersen (2007\*).

### **Mortalité**

Les données sur la mortalité des loups ont été collectées auprès de personnes bien informées dans les bases militaires, à la station météorologique Danmarkshavn, à Ittoqqortoormiit, et par le biais des aliments présents dans les excréments des loups pour une étude connexe (Marquard-Petersen 1998). L'armée Danoise faisait office d'autorité policière dans le parc national, et ses archives récemment déclassifiées ont été consultées afin d'obtenir des rapports de police sur l'abattage de loups autrement que par des prélèvements légaux.

### **Analyses statistiques...**

## **RESULTATS**

### **Reproduction**

Pendant la période de 1978 à 1998, au moins 11 portées ont été produites dans six zones. Deux zones étaient situées à l'Est du Groenland ; quatre étaient situées au nord du Groenland (Figure 1). J'ai observé des louveteaux pendant un seul été (Marquard-Petersen 1994). Les loups n'étaient probablement pas en train de mettre-bas dans ou près des autres zones de travail sur le terrain, comme le prouve la faible densité de traces fraîches. Parmi les personnes interrogées, neuf ont fourni des informations sur l'observation de jeunes loups ou de tanières. La revue de la littérature a identifié cinq rapports publiés de portées de loups au Groenland et six rapports non publiés. La taille moyenne globale des portées était de 2,0 petits par portée (écart-type = 0,9). La taille moyenne des portées des loups du nord du Groenland ne différait pas de celle des loups de l'Est du Groenland (Tableau 1). La production connue de petits au Groenland a été la plus élevée au cours de la période 1992-1994. **Il y avait une très forte corrélation positive entre la taille de la meute de loups du Groenland et la production de petits** ( $r = 0,91$  ;  $P = 0,0001$ ). La différence de production de petits entre les grandes et les petites meutes était statistiquement significative (Mann-Whitney  $U = 1,0$ ,  $n = 11$ ,  $P = 0,004$ ). Des détails sur l'observation des petits et les sites des tanières dans les différentes zones sont donnés dans Marquard-Petersen (2007\*). L'ANOVA à sens unique et les tests de Tukey sur les tailles moyennes des portées suggèrent que les loups du nord-Est du Groenland ont significativement ( $F_{[2, 225]} = 11,13$ ,  $P < 0,0001$ ) moins de petits que : (a) les loups de l'archipel arctique Canadien (moyenne = 4,2 petits par portée,  $q = 4,91$ ,  $df = 225$ ) et (b) les parties contiguës de l'Amérique du Nord (moyenne = 5,1 petits par portée,  $q = 7,38$ ,  $df = 225$ ). La taille moyenne des portées au Groenland était la plus faible rapportée pour les loups pendant l'été en utilisant des méthodes similaires (Tableau 2).

### **Mortalité**

Huit mortalités ont été identifiées et ont été principalement causées par l'homme (Tableau 3). Aucun signe de maladie n'a été signalé. Trois loups ont été abattus dans des incidents séparés après des conflits avec des chiens de traîneau attachés. Deux d'entre eux étaient des mâles ; l'un a été tué

par l'armée et l'autre par le personnel de la station météorologique de Danmarkshavn. Les deux abattages ont eu lieu après que les loups se soient battus à plusieurs reprises avec des chiens attachés. Une femelle a été tuée accidentellement après avoir été abattue avec des plombs d'oiseaux comme moyen de dissuasion après avoir fréquenté Danmarkshavn pendant une longue période. Cette femelle s'est accouplée avec des chiens de traîneau (Maagaard et Graugaard 1994) et est finalement devenue une nuisance pour le personnel de la station. Parmi les cinq autres mortalités, deux loups ont été abattus légalement par des chasseurs inuits à Jameson Land, un a été tué par des écotouristes qui ont apparemment interprété un comportement inquisiteur comme une agression, et deux sont morts de causes inconnues. Les restes d'un de ces loups ont été trouvés dans un excrément de loup (Marquard-Petersen 1998). Les restes du squelette de l'autre loup ont été trouvés par une patrouille militaire en mars 1993 à Krumme Langsø, O. Rømer Land. J'ai examiné le crâne de cet animal à Daneborg en juillet 1993. Il montrait ce qui semblait être un raccourcissement du rostre qui avait causé les canines inférieures à porter des sillons dans le côté proximal des canines supérieures. Contrairement à ce qui s'est passé dans d'autres régions d'Amérique du Nord (Carbyn 1975\* ; Pletscher et al. 1997 ; Peterson et al. 1998), aucune carcasse de loup n'a été trouvée pendant les travaux de terrain.

**TABLEAU 1.** Productivité connue du loup au Groenland, 1978-1998

Area	Year	Adults Seen (present) <sup>1</sup>	Pups	Reference
Hold with Hope	1988	2	2	Turner and Dennis 1989
	1990	2	2	Burton 1990
	1992	6	3	Marquard-Petersen 1994
	1995	(5)	1	Marquard-Petersen 2007*
Germania Land	1988	4	2	Maagaard 1988
South. Kronprins Chr. L.	1993	0 (2)	1	Marquard-Petersen 2007*
	1994	1	1	Marquard-Petersen 2007*
J.C. Christensen Land	1997	1	1	Marquard-Petersen 2007*
J.V. Jensen Land	1993	5	3	Marquard-Petersen 2007*
	1994	1	3	Marquard-Petersen 2007*
Nansen Land	1985	2 (7)	3	Dawes et al. 1986; Bennike et al. 1989
		$\bar{x} \pm SE$ East Greenland	2.0 ± 0.32	
		$\bar{x} \pm SE$ North Greenland	2.0 ± 0.45	

<sup>1</sup> Nombre d'adultes effectivement vus avec les petits. Le nombre d'adultes dont on sait qu'ils étaient présents est indiqué entre parenthèses

## DISCUSSION

### Fiabilité des données

Ces observations estivales, essentiellement fortuites et non systématiques, étaient-elles des indicateurs fiables de la productivité des loups au Groenland ? Certaines preuves provenant d'autres régions suggèrent qu'ils le sont. Dix ans de recherche sur le terrain sur une meute de loups de l'île d'Ellesmere ont montré que la survie des jeunes était élevée (100 %) et constante, car tous les jeunes qui sortaient de la tanière étaient encore vivants lorsque l'enquêteur quittait la zone d'étude en août de chaque année (Mech 1995). Au centre de l'île de Baffin, pendant les étés 1965-1969, la survie connue des petits jusqu'à l'âge de trois ou quatre mois était de 89 %, et la mortalité était limitée à un seul incident où trois petits se sont vraisemblablement noyés pendant la traversée d'une rivière (Clark 1971\*). En Alaska, la survie moyenne des petits pendant l'été était d'au moins 91 % dans le parc Denali (Mech et al. 1998) et peut-être jusqu'à 97 % dans le bassin de Nelchina pendant les six premiers mois de vie (Ballard et al. 1987). Sur la péninsule de Kenai, en Alaska, la survie des petits était de 80 % entre mai et octobre (Peterson et al. 1984). Sur l'archipel Alexander, au sud-Est de

l'Alaska, on a noté un taux de survie élevé des petits pendant trois étés (Person 2001\*). Prises ensemble, ces études suggèrent que les données du Groenland reflètent assez précisément le nombre de petits qui ont émergé de la tanière.

**TABLEAU 2.** Tailles moyennes des portées rapportées pour les loups en Amérique du Nord, déterminées par l'observation des petits pendant l'été (mai-septembre)

Location	Latitude	Litter Size $\bar{x} \pm SD$	n	Range	Reference
Northeast Greenland	70-83°N	2.0±0.9	11	1-3	Present study
Ellesmere Island	76-82°N	3.0	1	-	Grace 1976
		3.3±1.8	8	1-6	Mech 1995
		5	1	-	Marquard-Petersen 2007*
		5	1	-	Marquard-Petersen 2007*
SW Queen Elizabeth Islands	74-78°N	4.0±3.3	6	1-10	Miller and Russell 1977
		3	1	-	Miller 1998*
		3.6±1.1	5	2-5	Gray 1993
		1	1	-	Marquard-Petersen 2007*
		3	1	-	Marquard-Petersen 2007*
Banks Island	71-74°N	4	1	-	Marquard-Petersen 2007*
		6	1	-	Marquard-Petersen 2007*
Central Baffin Island	69°N	4.7±1.0	6	3-6	Clark 1971*
Northern Alaska	68°N	5.3±1.5	3	4-7	Chapman 1977*
		2	1	-	Haugen 1987*
Northern mainland Canada	65°N	3.5±0.7	2	3-4	Kelsall 1960
		3.5±1.6	11	1-6	Kuyt 1972
		5.5±0.5	2	5-6	Williams 1990*
Denali Park, Alaska	64°N	5.2±1.1	5	4-6	Murie 1944
		3.0	1	-	Chapman 1977*
		5.9±1.8	7	4-9	Haber 1977*
		3.8±2.8	73	1-9	Mech et al. 1998
South-central Alaska	63°N	5.8±1.0	28	2-9	Ballard et al. 1987
		4.4±1.1	5	3-6	Carbyn 1975*
Northern Alberta	58°N	5.0±1.6	5	3-7	Fuller and Keith 1980 <sup>1</sup>
		6.0±0.8	8	5-7	Ream et al. 1991
Montana/British Columbia	50°N	6.0±0.8	8	5-7	Ream et al. 1991
Northern Minnesota	49°N	6.4±1.6	8	4-9	Stenlund 1955*
		3.2±1.4	13	2-6	Mech 1977 <sup>2</sup>
		4.9±1.4	15	3-7	Fritts and Mech 1981
Isle Royale, Michigan	48°N	7.0	1	-	Peterson 1977
Southeastern Ontario	46°N	6.4±1.6	8	4-9	Pimlott et al. 1969*

<sup>1</sup>En utilisant les estimations minimales du Tableau 2 des auteurs

<sup>2</sup>Déclin de la population de proies (Van Ballenberghe et Mech 1975)

D'autres facteurs soutiennent l'exactitude des données. Dans tous les cas sauf deux, un ou plusieurs loups adultes ont été vus avec les petits. Les portées de loups jouent et se déplacent généralement en groupe avec les adultes jusqu'à l'âge de huit semaines environ, lorsqu'ils commencent à faire de courts voyages seuls (Packard et al. 1992), ce qui augmente la probabilité que tous les petits soient présents. L'intervention fréquente d'hélicoptères a permis aux observateurs de faire du vol stationnaire ou de s'approcher pour regarder de plus près. Un comptage précis a été facilité par un terrain sans arbres. Ces faits appuient les données, rendant moins probable que des louveteaux supplémentaires aient été oubliés. La taille de l'échantillon était petite, mais comparable à celle rapportée dans d'autres études sur les loups dans le Haut-Arctique (Mech 1995 :  $n = 8$  ; Miller et Reintjes 1995 :  $n = 11$ ). Il est à noter qu'il a fallu 21 ans pour accumuler les 11 observations analysées ici. Ainsi, l'obtention d'un grand échantillon de 30 individus dans cette région extraordinairement éloignée pourrait prendre jusqu'à l'année 2030 au niveau actuel d'activité humaine et de fréquence de reproduction connue. D'autres auteurs menant des travaux sur le terrain avec des louveteaux dans l'Extrême-Arctique ont noté des difficultés similaires dans leur collecte de données (Packard et al. 1992). Néanmoins, la taille des portées doit être considérée comme une production minimale de louveteaux, car certains louveteaux ont pu mourir peu après leur naissance. Des observations

de portées de loups vraisemblablement complètes en été ont également été rapportées par d'autres (Fritts et Mech 1981 ; Ballard et al. 1987 ; Fuller 1989 ; Ream et al. 1991) et lors d'études sur d'autres canidés ; par exemple les chiens sauvages africains (*Lycaon pictus*, Creel et al. 2004). Des comptages totaux sont rarement possibles (Van Ballenberghe et al. 1975).

**TABLEAU 3.** Résumé des données de mortalité de huit loups connus pour être morts dans le nord-Est du Groenland, 1985-1998

Date of Death	Location	Sex	Estimated Age	Cause of Death	Comments
27 June 1985	Germania Land: Danmarkshavn	M	Unknown <sup>1</sup>	Shot	Killed after conflicts with sled dogs.
26 August 1988	Hold with Hope: Badlanddalen	F	7-10 years <sup>2</sup>	Shot	Killed by ecotourists.
September 1992	Jameson Land: Nordøstbugt	M	1-3 years <sup>3</sup>	Shot	Killed by Inuit hunter.
-/-1993	O. Rømer Land: Krumme Langsø	?	1-3 years <sup>3</sup>	Unknown	Carcass found by military patrol.
-/-1993	Germania Land: Danmarkshavn	F	Unknown <sup>1</sup>	Shot	Killed accidentally (shotgun blast).
-/-1995	Peary Land: Frigg Fjord	-	Unknown <sup>1</sup>	Unknown	Wolf remains found in a wolf scat.
19 April 1996	Kronprins Chris. Land: Sta. Nord	M	Unknown <sup>1</sup>	Shot	Killed after conflicts with sled dogs.
January 1998	Jameson Land: Constable Point	M	Unknown <sup>1</sup>	Shot	Killed by Inuit hunters.

<sup>1</sup>La carcasse a été détruite et n'était pas disponible pour l'inspection

<sup>2</sup>Age estimé sur la base de l'usure des dents

<sup>3</sup>Age estimé sur la base de l'usure des dents. Les dents ne présentaient aucun signe d'usure normale

### Taille des portées

Des tailles moyennes de portée plus faibles ont été rapportées par d'autres auteurs, mais les calculs incluait des meutes qui n'ont pas produit de petits (Mech 1977 ; Fritts et Mech 1981). La taille moyenne des portées est un indice utile de la productivité de la population qui est fonction de la proportion de loups qui se reproduisent, elle-même fonction de la structure d'âge, de la taille de la meute et du nombre de meutes par rapport aux loups solitaires (Fuller 1989). La structure d'âge peut influencer la productivité, car la plupart des loups femelles sauvages ne se reproduisent pas avant l'âge de deux ou trois ans, et beaucoup probablement pas avant l'âge de quatre ou cinq ans (Mech 1991). La taille de la meute détermine le nombre de femelles et d'auxiliaires dans une meute et a été corrélée à la productivité (Harrington et al. 1983).

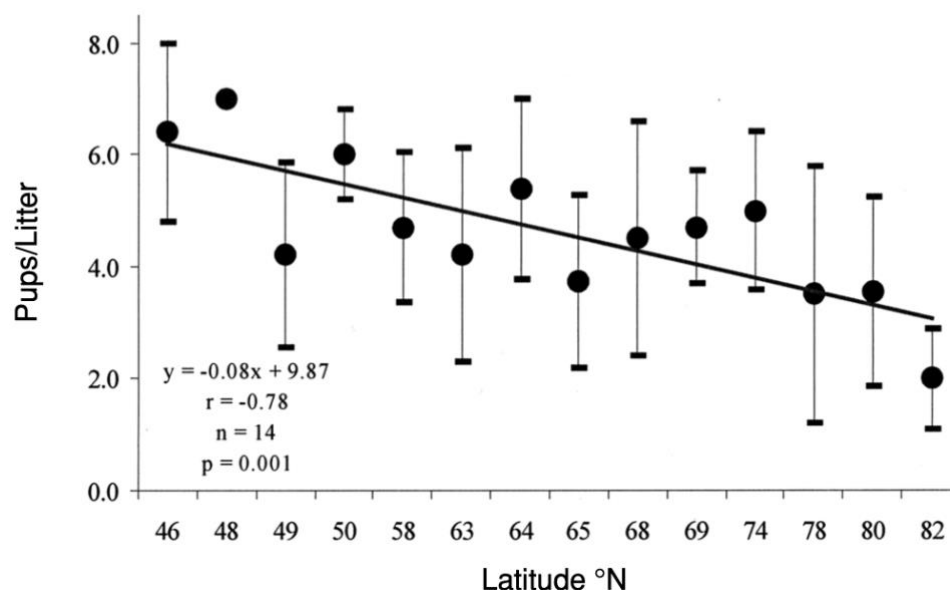
La taille maximale des portées observée au cours des 21 années suggère que la productivité des loups du Groenland dans des conditions optimales était limitée à trois petits. La taille maximale moyenne des portées observées dans 17 études utilisant des méthodes similaires était de 7,1 petits par portée (Tableau 2). Ainsi, les données disponibles suggèrent que la productivité maximale moyenne des loups du Groenland est inférieure de 58 % à celle rapportée par les études mentionnées dans le Tableau 2.

Les données sur la taille des portées provenant de meutes situées ailleurs dans le Haut-Arctique et observées au milieu de l'été ont montré qu'une portée maximale de 10 petits a été observée dans l'archipel arctique Canadien, bien que Miller (1978) ait déclaré qu'une portée de 11 petits avait été observée dans le sud-ouest de l'île Melville. Cette observation inhabituelle peut avoir représenté > une portée similaire à quatre observations de 11-12 louveteaux, représentant deux portées dans le parc Denali, Alaska (Mech et al. 1998). Des portées multiples dans une meute de loups n'ont pas été observées au Groenland et sont probablement exceptionnellement rares, si elles se produisent, étant donné la faible densité de proies et la petite taille des meutes.

La raison la plus probable de la faible taille des portées dans les terres vertes est liée à la disponibilité des proies et à la vulnérabilité. La densité globale du bœuf musqué (*Ovibos moschatu*s) dans la région

étudiée était de 5,3 bœufs musqués/100 km<sup>2</sup>, en supposant une estimation moyenne de 1 918 bœufs musqués (Boertmann et Forchhammer 1992\* ; Boertmann et al. 1992). Il s'agit là d'une biomasse extraordinairement faible par rapport aux latitudes inférieures (voir Marquard-Petersen sous presse pour une analyse comparative), et qui mérite d'être soulignée car les loups qui habitent des régions à faible densité de proies ont un succès de reproduction plus faible (Messier 1985). Par exemple, une étude portant sur 155 loups de l'Alaska a conclu que (1) la taille des portées in utero diminuait avec la baisse de la disponibilité des proies par loup, (2) plus de femelles se reproduisaient lorsque la biomasse d'ongulés par habitant était modérée à élevée, et (3) la suppression de l'œstrus se produisait lorsque la disponibilité des proies était très faible (Boertje et Stephenson 1992). Les résultats d'une étude sur la productivité des loups de la toundra dans le district de Keewatin, dans les Territoires du Nord-Ouest, suggèrent que la reproduction est positivement corrélée à la disponibilité des proies (Hillis 1990\*). De plus, la productivité moyenne des loups diminue apparemment avec l'augmentation de la latitude (Figure 2), peut-être parce qu'il y a moins d'espèces de proies disponibles pour les loups dans le Haut-Arctique que dans les latitudes plus basses, le nombre d'espèces par unité de surface diminuant avec l'augmentation de la latitude (Pagel et al. 1991). De plus, dans l'Extrême-Arctique, les grandes proies sauvages sont dispersées sur de vastes zones dans une distribution limitée et groupée en raison de la topographie complexe (Tener 1963 ; Thing et al. 1987 ; Miller 1993\* ; Aastrup 2000\*). Ce fait aurait un impact négatif sur la capacité des loups à localiser leurs proies. Ainsi, une faible disponibilité de nourriture constitue l'explication la plus plausible de la petite taille moyenne des portées rapportée ici. Il est intéressant de noter que les trois observations de petits isolés au nord du Groenland ont été faites dans des zones connues pour abriter les plus faibles densités de bœufs musqués.

Les autres causes présumées de la petite taille des portées chez les loups sont les maladies, telles que le parvovirus canin ou l'hépatite canine infectieuse (Boyd et Jimenez 1994), et la dépression consanguine (Laikre et Ryman 1991). Rien n'indique que l'un de ces facteurs soit important dans ma région d'étude.



**FIGURE 2.** Taille moyenne des portées et écart-type des loups d'Amérique du Nord en fonction de l'augmentation de la latitude, déterminés par les observations de petits en été. D'après les références du Tableau 2

**Les meutes plus importantes du Groenland produisaient plus de petits que les meutes plus petites.**

La taille des portées survivantes a été corrélée à la taille de la meute (Harrington et al. 1983), bien que certains chercheurs n'aient trouvé aucune preuve de cette relation (Pletscher et al. 1997). Les meutes plus importantes tuent plus de proies ongulées que les meutes plus petites mais ont moins de nourriture disponible par membre que les meutes plus petites (Fritts et Mech 1981 ; Messier et Crête 1985 ; Ballard et al. 1987 ; Messier 1987 ; Thurber et Peterson 1993 ; Dale et al. 1995). Les membres de la meute (« auxiliaires ») aident à nourrir les petits dans les meutes plus importantes, augmentant ainsi la survie des petits (Brainerd et al. 2008). La taille de la meute et la taille des portées dans une population de loups en augmentation avec des proies abondantes au Minnesota étaient positivement corrélées, et la taille des portées dans une population en déclin avec une faible densité de proies était inversement liée à la taille de la meute (Harrington et al. 1983). La disponibilité de la nourriture a influencé la capacité ou la volonté des loups subordonnés à fournir de la nourriture aux petits, affectant ainsi leur survie (Harrington et al. 1983). Ces deux conditions écologiques sont pertinentes pour la présente étude, car la population de loups au Groenland a connu une expansion au cours des années qui ont suivi sa réapparition documentée (1978) jusqu'à environ 1992, suivie d'un déclin ou d'une stabilisation au milieu des années 1990 (Marquard-Petersen 2007\*). D'autres observations de petits postérieures à 1993 étaient nécessaires pour déterminer si la relation inverse entre la taille de la portée et la taille de la meute observée au Minnesota était également présente au Groenland. Les couples de loups dans une population en déclin au Minnesota ont produit plus de petits survivants que les meutes plus grandes (Harrington et al. 1983). Par conséquent, les paires de loups du nord-Est du Groenland qui ont produit moins de petits que les meutes plus importantes peuvent avoir connu des taux de survie plus élevés, et la taille réduite des portées peut représenter une adaptation à cet environnement extrême.

### **Fréquence de la reproduction**

Un minimum de 22 petits ont été produits dans la région d'étude entre 1985 et 1997. Cela réfute l'affirmation de Maagaard et Graugaard (1994) selon laquelle la plupart des loups du Groenland sont originaires de l'île d'Ellesmere et que très peu sont nés au Groenland. En raison de la rareté des données provenant de la vaste région étudiée, il n'a pas été possible de tirer des conclusions fermes sur la fréquence de la production de petits. Néanmoins, certaines conjectures ont pu être formulées sur la base des données de Hold with Hope. Les loups ont été aperçus pour la première fois dans cette région en mars 1980, mais aucun signe de reproduction n'a été détecté avant juillet 1988 (Turner et Dennis 1989) malgré des expéditions pendant au moins 6 des 10 années, 1978-1987, et une moyenne annuelle de 836 km linéaires (écart-type 203 km) par les patrouilles de traîneaux militaires qui patrouillent la région pendant l'hiver entre janvier 1980 et juin 1988. Cela n'établit pas que la reproduction n'a pas eu lieu, mais reflète simplement qu'aucune preuve n'a été rapportée. La taille de la meute durant cette période n'a apparemment jamais dépassé deux loups (Marquard-Petersen 2007\*). Ensuite, des petits ont été aperçus à Hold with Hope en 1988, 1990, 1992 et 1995, et des preuves circonstancielle ont suggéré une reproduction en 1991 (Marquard-Petersen 1994). Ces faits indiquent que les loups de cette zone particulière ont produit deux ou trois petits tous les deux ou trois ans pendant une période favorable de 1988 à 1992. D'autres années, 1989 et 1996-1998, il ne semble qu'aucun petit n'ait été produit à Hold with Hope, comme en témoigne l'absence de fouilles récentes sur les sites de tanières connus (cf. Mech 1995) ou une faible densité de traces. Ce dernier point est plus révélateur que le premier, car un seul enquêteur de terrain travaillant dans une zone seulement tous les deux ans peut rarement être certain que toutes les tanières ont été détectées. Rien n'indique que des petits aient été produits les autres années



ou dans des zones voisines, y compris la Terre d'Hudson et la péninsule de Gauss, où que les conditions de mise-bas (sol, disponibilité des proies) y étaient aussi favorables.

Si l'on considère que ces observations sont valables pour l'ensemble de la région étudiée et sur des périodes plus longues, la production de petits semble être irrégulière même dans les circonstances les plus favorables, car Hold with Hope abrite la deuxième plus grande population de bœufs musqués de l'Est du Groenland (Boertmann et Forchhammer 1992\*). Cette disponibilité d'ongulés était complétée par des milliers d'oies en été (Marquard-Petersen 1998). **La région abritait également la plus grande taille de meute contemporaine connue au Groenland, soit neuf loups.** La fréquence de la reproduction était presque certainement plus faible dans les zones plus marginales, telles que le Germania Land et le sud du Kronprins Christian Land. **Si la reproduction était irrégulière, cela confirmerait ce que l'on sait de la production de petits dans les îles de l'Arctique Canadien, où certaines années sont caractérisées par une absence de petits** (Miller et Reintjes 1995). Par exemple, dans l'ouest et le centre des îles Reine-Élisabeth, les petits n'ont été vus qu'une fois sur sept (Miller 1993\*). Aucune relation de cause à effet n'a été établie, mais Mech (2005) a produit des données provenant de l'île d'Ellesmere indiquant qu'une absence de reproduction du loup pendant six ans dans une zone était la conséquence d'un déclin des bœufs musqués et des lièvres arctiques (*Lepus arcticus*) dû à deux étés enneigés en quatre ans.

**Un long intervalle de reproduction et un faible taux de production de la progéniture ont été signalés chez d'autres espèces de mammifères arctiques**, par exemple les ours polaires (*Ursus maritimus*) dans la mer de Beaufort (Amstrup 1995\*). Les bœufs musqués du nord-Est du Groenland produisent probablement un veau tous les 2 ou 3 ans (Aastrup et al. 1986\* ; Thing et al. 1987). Adamczewski et al. (1997) ont noté que « ... la mise-bas annuelle [chez le bœuf musqué] ne se produit que dans de très bonnes conditions dans la nature... ». Des taux de reproduction aussi faibles sont probablement une conséquence de la faible disponibilité du fourrage, car il existe une tendance générale à la diminution de la productivité avec l'augmentation de la latitude (Crête et Manseau 1996). Par exemple, Tener (1965) a déclaré que le domaine du bœuf musqué près du lac Hazen, au nord de l'île d'Ellesmere, produisait de 1/3 à 1/14 du fourrage produit sur le domaine des herbivores dans les parcs nationaux de Jasper et de Banff au sud et sur les domaines des prairies. La fréquence de la production de petits chez les loups et les autres canidés des basses latitudes est généralement beaucoup plus élevée. Les loups ont généralement une portée par meute annuellement (voir Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987 ; Bjorge et Gunson 1989 ; Mech 1991 ; Mech et al. 1998).

### **Mortalité**

Sans radiotélémetrie, il est très difficile d'évaluer les causes prédominantes de mortalité dans les populations de loups existantes (Carbyn 1975\*). En conséquence, de nombreux chercheurs travaillant dans des régions plus accessibles ont rapporté des échantillons de petite taille qui rendent les conclusions définitives difficiles (Mech 1977 ( $n = 24$ ) ; Ream et al. 1991 ( $n = 12$ ) ; Licht et Fritts 1994 ( $n = 10$ ) ; Anthony 1997 ( $n = 24$ ) ; Wabakken et al. 2001 ( $n = 26$ ) ; Kamler et al. 2003 ( $n = 12$ )). Ces informations limitées ne doivent pas être négligées, car des échantillons aussi petits que 10 peuvent donner des résultats utiles pour la caractérisation des populations (Hayek et Buzas 1997). En fait, « dans beaucoup, sinon la plupart des enquêtes de terrain, une petite quantité de données est tout ce qui peut être obtenu » (Hayek et Buzas 1997, également noté comme un problème par Ballard et al. 1997 ; Creel 1997 ; Morrison et al. 1998).

Mon étude n'a sans doute identifié qu'une fraction des loups morts dans la région étudiée au cours des 21 années. Des difficultés similaires ont été rapportées par d'autres chercheurs ; par exemple, Peterson et al. (1998) qui ont noté que >90 % de la mortalité des loups dans leur région ne pouvait être expliquée. Néanmoins, il est intéressant de noter que quatre des huit loups dont on sait qu'ils sont morts ont été tués par des humains à l'intérieur du parc national du nord-Est du Groenland, où les loups sont légalement protégés toute l'année. Les événements qui ont conduit à trois de ces abattages ont suivi un schéma typique. **Tout d'abord**, des personnes ont incité le loup ou son compagnon à s'approcher pour prendre des photos en leur offrant des restes de nourriture. **Ensuite**, trois des quatre loups ont fini par s'habituer à fréquenter les stations pendant de longues périodes. Les loups sont alors devenus plus audacieux et ont commencé à avoir un comportement considéré comme nuisible par le personnel de la station (par exemple, se battre avec des chiens de traîneau attachés, voler de la nourriture aux chiens, hurler la nuit en empêchant le personnel de dormir, fouiller dans les ordures, piller les nids des oiseaux aquatiques qui nichent dans la zone de la station, etc.) Des comportements nuisibles similaires de la part des loups, liés aux ordures et aux chiens domestiques, ont été rapportés sur l'île d'Ellesmere (Grace 1976 ; Miller 1978 ; Gray 1995\*). **Troisièmement**, comme la perception d'un loup est passée d'une opportunité de photo à une nuisance, des efforts ont été faits pour le chasser, typiquement en lui tirant des fusées aériennes. Ces efforts ont été universellement infructueux, les loups ayant rapidement appris que de tels événements étaient inoffensifs. Enfin, des coups de feu sont tirés directement sur l'animal. **Trois** des quatre loups tués par l'homme à l'intérieur du parc national l'ont été à la suite de conflits avec des chiens domestiques, ce qui démontre que la présence de chiens de traîneau dans le nord-Est du Groenland a créé un environnement propice à des conflits qui, dans certains cas, ont été délétères pour les loups.

On ne sait pas dans quelle mesure ces décès contribuent à la mortalité globale, car la taille de l'échantillon est faible et les données sont biaisées par l'inflation de la proportion de mortalité d'origine humaine. Cette mortalité n'était probablement pas importante au niveau de la population régionale, mais elle pouvait être importante localement dans les zones où la taille des portées ne comportait qu'un seul petit, ou pendant les périodes où la population était en déclin et où la survie des petits était faible. **De plus**, la perte d'un nombre relativement faible de femelles adultes pourrait avoir un effet négatif **disproportionné** sur la taille de la population dans les zones locales ainsi qu'au niveau régional, si la perte se produit dans une zone centrale du loup. Le nourrissage de la faune dans le parc national du nord-Est du Groenland était illégal, mais il était pratiqué et son application était inexistante. Aucune charge n'a été retenue contre les individus qui ont tué des loups illégalement à l'intérieur du parc national (c'est-à-dire pas en état de légitime défense). De tels abattages étaient généralement passés sous silence, et les détails n'étaient pas facilement accessibles.

Dans les régions autres que le Haut-Arctique, la principale cause de mortalité des espèces vivant dans des zones protégées est le conflit avec les populations dans les zones frontalières qui deviennent des **puits** de population (Woodroffe et Ginsberg 1998). Quatre des six loups tués par l'homme dans ma région d'étude l'ont été sur des bases, ce qui suggère que les stations militaires ou civiles constituent des **puits** de population périodiques. **Bien que de telles mortalités soient rares**, les stations météorologiques, les aéroports, les bases militaires et les camps de campagne peuvent avoir un effet négatif mesurable et cumulatif sur la petite population disjointe de loups de la région. Compte tenu de la densité apparemment extraordinairement faible des loups dans le nord-Est du Groenland (Marquard-Petersen, sous presse), même l'abattage occasionnel d'un ou deux loups par l'homme pourrait avoir un effet négatif important en éliminant un pourcentage

disproportionné de la population locale, par exemple dans une zone occupée par un seul couple de loups. Cet effet négatif serait exacerbé par le fait qu'une telle mortalité ne serait pas nécessairement contrebalancée par le recrutement de meutes voisines, étant donné le faible taux de reproduction probable, les caractéristiques insulaires de la répartition des loups et les faibles taux d'immigration probables dans certaines régions (voir Marquard-Petersen sous presse).

Les données étaient **biaisées**, car les loups tués par l'homme étaient plus susceptibles d'être signalés que les loups morts de causes naturelles. Ainsi, la mortalité provenant de sources connues pour être importantes dans d'autres populations était mal représentée, par exemple les conflits intraspécifiques et la malnutrition. Dans le nord-Est du Minnesota, les conflits intraspécifiques étaient la principale cause de mortalité des loups adultes (Mech 1977). Dans le parc de Denali, en Alaska, 39 % de la mortalité connue était conspécifique (Mech et al. 1998). Dans le centre de l'East Greenland, un jeune chien de traîneau qui s'était séparé d'autres chiens de traîneau en novembre 1998 a été attaqué et tué par une meute de quatre loups, ce qui suggère que les conflits intraspécifiques peuvent être tout aussi importants dans cette population. Dans d'autres régions, les meutes poursuivent et tuent parfois des loups isolés qui s'introduisent dans leur territoire (Peterson et al. 1998). La mortalité due à la **malnutrition** peut être fréquente dans ma région d'étude, car : (1) certains loups habitent probablement des zones où la densité relative des proies est faible, (2) la proportion de loups solitaires était élevée (Marquard-Petersen sous presse), et (3) il peut être difficile pour les loups solitaires de tuer des bœufs musqués (cf. Gray 1970 ; Miller et Gunn 1977). Les loups d'une zone de faible proie au Québec ont connu une mortalité plus élevée par famine et agression intraspécifique que les loups d'une zone de forte proie (Messier 1985). Il existe peu de données comparables dans le Haut-Arctique. Les Inuits de l'archipel arctique Canadien représentent la plus grande cause de mortalité des loups dans cette région, certains cas de meutes entières ayant été éliminés (Miller 1993\*).