

Effets de la densité de population et de la taille de la meute sur l'écologie de la recherche de nourriture des loups gris

EFFECTS OF POPULATION DENSITY AND PACK SIZE ON THE FORAGING ECOLOGY OF GRAY WOLVES

JOANNE M. THURBER AND ROLF O. PETERSON

*School of Forestry and Wood Products,
Michigan Technological University, Houghton, Michigan
Current address of JMT: Ottawa National Forest,
801 Adams, Iron River, MI 49935*

J. Mamm., 74(4):879–889, 1993

Résumé

Le déclin de la population de loups gris (*Canis lupus*) dans le parc national de l'Isle Royale a donné lieu à une étude intensive des individus radio-équipés en 1988-1991, complément d'une étude continue commencée en 1958. Au cours de l'hiver 1959-1991, la proportion de loups solitaires était plus élevée lorsque la population était faible, tandis que la taille moyenne des meutes diminuait avec la densité des loups. La taille des territoires (1971-1991) n'était pas liée à la taille des meutes. En hiver, la disponibilité de la nourriture ($\text{kg loup}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) et l'intervalle entre les prédateurs (jours/prédation) variaient inversement à la taille des meutes. Les relations sociales des loups isolés par radio-pistage étaient flexibles ; ils formaient souvent des groupes temporaires de deux ou trois loups. Les petits groupes (moins de quatre) et les loups solitaires parcouraient de grandes zones de l'île (300 km^2 et 540 km^2 , respectivement), se déplaçant fréquemment à travers les territoires des meutes établies. Les loups solitaires et les paires de loups tuaient volontiers les orignaux adultes, contrairement à l'idée répandue selon laquelle les meutes plus importantes bénéficient d'une chasse coopérative.

INTRODUCTION

Les relations sociales, les mouvements et les modes d'alimentation des meutes moyennes et grandes (plus de quatre individus) de loups gris (*Canis lupus*) ont été bien documentés (Allen, 1979 ; Fritts et Mech, 1981 ; Fuller et Keith, 1980 ; Peterson, 1977), mais les données sont rares pour les petits groupes (deux ou trois animaux) et les loups solitaires (Messier, 1985a ; Rothman et Mech 1979). Traditionnellement, on pensait que les **loups solitaires** étaient de vieux individus qui avaient perdu leur compagnon (Young et Goldman, 1944), ou des individus dispersés à la recherche d'un territoire de reproduction et d'un compagnon (Fritts et Mech, 1981 ; Peterson et al., 1984 ; Rothman et Mech, 1979). Ces **loups solitaires** vivaient apparemment à la périphérie des territoires de meute (Fritts et Mech, 1981 ; Peterson et al., 1984), se nourrissant de petites proies et récupérant les déchets laissés par les grandes meutes (Jordan et al., 1967 ; Mech, 1966 ; Nudds, 1978), bien que des couples de loups aient été connus pour tuer des élans (*Alces alces* - Ballard et al., 1987 ; Peterson et al., 1984).

Les loups du parc national de l'Isle Royale ont été suivis chaque année depuis 1959 par pistage de la neige à partir d'un avion en hiver. Cette méthode a permis d'obtenir des informations détaillées sur la prédation et les mouvements, principalement pour les grands groupes qui étaient facilement localisés ; les données sur les petits groupes et les loups isolés étaient fragmentaires. La population

de loups est tombée à 14 animaux en 1982 après avoir atteint le chiffre record de 50 en 1980 (Peterson et Page, 1988). Après un bref rebond, la population a de nouveau décliné pour atteindre son plus bas niveau historique de 12 loups en 1991.

Dans le cadre d'une étude sur ce déclin de la population, des loups ont été capturés vivants et équipés de collier-radio pour la première fois entre 1988 et 1991. Dans cet article, nous fournissons de nouvelles données sur les relations sociales, les mouvements et l'approvisionnement en nourriture de loups solitaires et de petits groupes de loups. Nous testons les hypothèses nulles selon lesquelles la proportion de loups solitaires est la même à tous les niveaux de la population, que la taille du territoire, la nourriture disponible et l'intervalle entre les prédatons ne varient pas en fonction de la taille des meutes, et que la taille des meutes n'est pas liée à la densité des loups. Notre objectif est de mieux comprendre les stratégies comportementales des loups en fonction de la taille des groupes et des facteurs qui les influencent.

MÉTHODES

Aire d'étude

Le Michigan, situé au nord du lac Supérieur (47°05'N, 89°0'W), est un archipel composé d'une grande île (544 km²) et de plusieurs petites îles. L'archipel a été formé par des dépôts intercalaires de laves volcaniques et de sédiments qui se sont progressivement déplacés, créant ainsi le bassin du lac Supérieur avec des reliefs qui forment l'île Royale au nord et la péninsule Keweenaw du Michigan au sud (Huber, 1975). La végétation comprend à la fois des forêts boréales (*Picea glauca*-*Abies balsamea*) et des forêts de feuillus nordiques (*Acer saccharum*-*Betula allegheniensis*). La base de proies disponibles pour les loups comprend l'orignal, le castor (*Castor canadensis*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*). Le parc est ouvert aux visiteurs de la mi-avril à octobre.

Capture et échantillonnage de loups.

Des pièges à mâchoires no. 14 (modifiés comme décrit par Kuehn et al., 1986) ont été utilisés pour capturer 10 loups d'avril 1988 à mai 1991. Les loups ont été mobilisés avec un mélange de 4 mg de chlorure de kétamine et de 1 mg de xylazine (1988) ou de 1 mg de chlorure de promazine (1989-1991). Tous les animaux ont été radio-équipés, étiquetés, pesés, mesurés et le sang a été prélevé pour des études de génétique et de pathologie (Lehman et al., 1991 ; Wayne et al., 1991). Des localisations ultérieures ont été effectuées à partir d'avions une ou deux fois par jour en hiver (mi-janvier-début mars, si le temps le permet), et une fois toutes les 2 à 4 semaines le reste de l'année. Tous les loups ont été observés et recensés en hiver à partir d'un avion et suivis si possible jusqu'aux localisations précédentes, ce qui a permis d'obtenir des informations sur la taille des groupes, les déplacements et les prédatons. Le suivi de la neige sans l'aide de la télémétrie a eu lieu de 1959 à 1987. Les territoires ont été déterminés pour les groupes à partir de toutes les localisations connues pendant l'hiver (polygone convexe minimum - Mohr, 1947).

Les carcasses d'orniaux et de castors utilisées par les loups ont été localisées à partir d'avions en hiver (1971-1991). Les orniaux morts ont été examinés pour déterminer leur sexe, leur âge, leur état et la cause de leur mort. La cause de la mort a été attribuée aux loups si l'un des éléments suivants était présent : signes de lutte (marques de poursuite, branches cassées, sang sur les arbres, sang aspiré, taches de sang sur les pattes arrière) ; carcasse désarticulée et fortement rongée ; **panse généralement séparée de la carcasse ; les morceaux de carcasse sont généralement retirés du tapis de poils où l'orignal est mort.** La cause de la mort était présumée être la malnutrition (et donc

charognée) si l'original était habituellement articulé, s'il était mort sous le couvert d'un conifère sur le côté ou le sternum, si sa panse était habituellement intacte, si aucun signe de lutte n'était présent et si la moelle osseuse était appauvrie en graisse (Peterson, 1977).

La biomasse disponible (kg) par loup⁻¹ par jour⁻¹ a été calculée en supposant que les poids comestibles moyens étaient de 330, 261, 114 et 13 kg pour le mâle adulte, la femelle adulte, le jeune de l'année et le castor respectivement (Peterson, 1977). Si une partie seulement d'une carcasse a été utilisée par un groupe ou un individu, nous avons estimé la proportion consommée. Nous n'avons pas corrigé les pertes de nourriture dues aux charognards tels que les corbeaux (*Corvus corax*) et les renards roux (*Vulpes vulpes*). Bien que les pertes de ces charognards puissent être considérables à partir d'une carcasse non protégée, les loups dominent les corbeaux et les renards, et ces derniers peuvent ne pas se nourrir en présence des loups (Magoun, 1976).

Régime alimentaire

En été, les fèces des loups observés par les chercheurs (1975-1990) ont été analysées à l'échelle macro pour déterminer le contenu des proies, puis retirées du sentier ou du site pour éviter un double comptage. Les données sur le contenu des fèces ont été moyennées à des intervalles de deux ans pour être comparées aux données sur les colonies de castors (recensées par voie aérienne tous les sept ans par P.C. Shelton) et les populations d'orignaux jeunes et adultes (recensées par voie aérienne chaque hiver). On a calculé le pourcentage de présence des proies, le pourcentage de biomasse des proies (Floyd et al., 1978) et le nombre de proies (par rapport aux orignaux).

Analyses statistiques

Une régression linéaire simple a été utilisée pour déterminer si la taille du territoire, l'intervalle entre chaque prédation par jour par loup étaient liés à la taille du groupe. Des transformations logarithmiques ont été utilisées lorsque cela était nécessaire pour s'assurer que la variance était homogène. Le test de Mann-Whitney et l'analyse de variance à sens unique (ANOVA) ont été utilisés pour tester les différences entre les moyennes. L'analyse du chi carré a été utilisée pour déterminer si la proportion de chaque composant majeur des fèces de loup différait d'une année à l'autre (les fèces contenant plus d'un type de proie sont plus nombreuses), et la corrélation de rang de Spearman a été utilisée pour déterminer si le pourcentage de biomasse du régime alimentaire des loups était lié à la taille respective des populations de proies, moyennée à des intervalles de deux ans.

RÉSULTATS

Taille des groupes

De 1959 à 1991, la proportion de loups solitaires dans la population a varié de 0,02 à 0,33 (\bar{X} = 0,10, SD = 0,07) avec le pourcentage le plus élevé de loups solitaires étant observé lorsque le nombre de loups est faible (Fig. 1). La taille moyenne des meutes (1971-1991) a diminué avec la densité des loups. La taille moyenne des meutes de 1959 à 1985 (\bar{X} = 9,8 ± 3,7 SD) était significativement plus élevée que celle de 1986-1991 (\bar{X} = 4,6 ± 2,1 SD, test de Mann-Whitney, P = 0,003). Le nombre de meutes dans l'île est resté assez constant, de deux à quatre à l'exception de 1976 et de 1980, lorsque le nombre de loups était élevé et que l'on a observé des cas supplémentaires de meutes.

Relations sociales

Les relations de la plupart des petits groupes et des loups solitaires élevés entre 1988 et 1991 étaient transitoires (l'appartenance au groupe changeait d'une année à l'autre), à l'exception d'un groupe situé à l'extrémité ouest de l'île, qui a eu le même couple de loups de 1987 à 1991. Le même mâle a été en couple avec une nouvelle femelle pendant la saison de reproduction 1990 (séparation début mars) et avec la même femelle pendant une partie de la saison de reproduction 1991 (disparue à la mi-février 1991), mais ils n'étaient ensemble qu'occasionnellement pendant l'été et l'automne intermédiaires. Deux femelles ont été associées à partir du moment où elles ont été radio-équipées en 1988 (y compris la saison de reproduction de 1989 avec le mâle qui vient d'être mentionné) jusqu'à ce que l'une d'entre elles s'impose comme la femelle alpha d'un groupe de l'Est en 1990.



FIG. 1 - Nombre total, taille moyenne des meutes, pourcentage de loup solitaire et nombre de meutes de loups gris dans le parc national de l'île Royale, 1959-1991

L'autre femelle de ce couple était généralement seule, mais était parfois accompagnée d'une autre femelle (ce loup suivait parfois la meute de l'Est, mais a disparu en décembre 1990) ou des mêmes femelles que ci-dessus. **Un mâle radio-équipé était seul presque continuellement** ; il n'a été localisé visuellement avec d'autres loups que trois fois en 2,5 ans de suivi (> 55 observations).

Deux loups étaient chacun le mâle alpha d'une meute de deux membres (un mâle était le jeune de l'autre). Un autre mâle, radio-équipé à l'âge de 2 ans en mai 1991, est resté avec sa meute natale (à l'Est) au moins jusqu'en août 1991, lorsque la présence de petits était connue.

La taille du territoire n'était pas corrélée avec la taille du groupe (1971-1991 ; $r^2 = 0,01$, $d.f. = 52$, $P = 0,22$), et les mouvements des groupes transitoires chevauchent ceux des meutes plus établies (Fig. 2). En 1989, un groupe de trois loups chevauchait la partie nord du territoire d'une paire de loups au sud-ouest, mais des associations différentes ont été formées l'année suivante. Un couple de mâles et de femelles non reproducteurs chevauchait un territoire établi à l'ouest presque entièrement en 1990 et étaient totalement dans ce territoire en 1991.

D'après les observations faites sur le terrain d'originaux tués en hiver (et d'environ 7 heures par an d'observation aérienne des loups), ou l'identité était connue, ce couple n'a pas marqué son odeur ($n = 7$ originaux en 2 ans), comme l'ont fait d'autres paires établies et transitoires, et aucun comportement de parade n'a été observé.

Les loups solitaires ont voyagé dans les territoires de meutes établies beaucoup plus que prévu (Fig. 2), mais pas en toute impunité. Une femelle munie d'un collier émetteur a été tuée par la meute de l'ouest près d'un orignal qu'elle avait tué sur son territoire. Certains loups solitaires ont été harcelés, mais pas tués, par des résidents. Un mâle solitaire a été observé à plusieurs reprises près de la meute de l'extrémité ouest et des carcasses que lui ou eux avaient faites. À deux reprises au moins, il a été poursuivi par la meute de l'ouest, mais il les a évités ou a pu s'échapper. Une femelle solitaire semblait également être tolérée par la meute de l'Est, à moins de 50 m. Une deuxième femelle solitaire a été poursuivie et capturée par cette meute, puis relâchée, en janvier 1991.

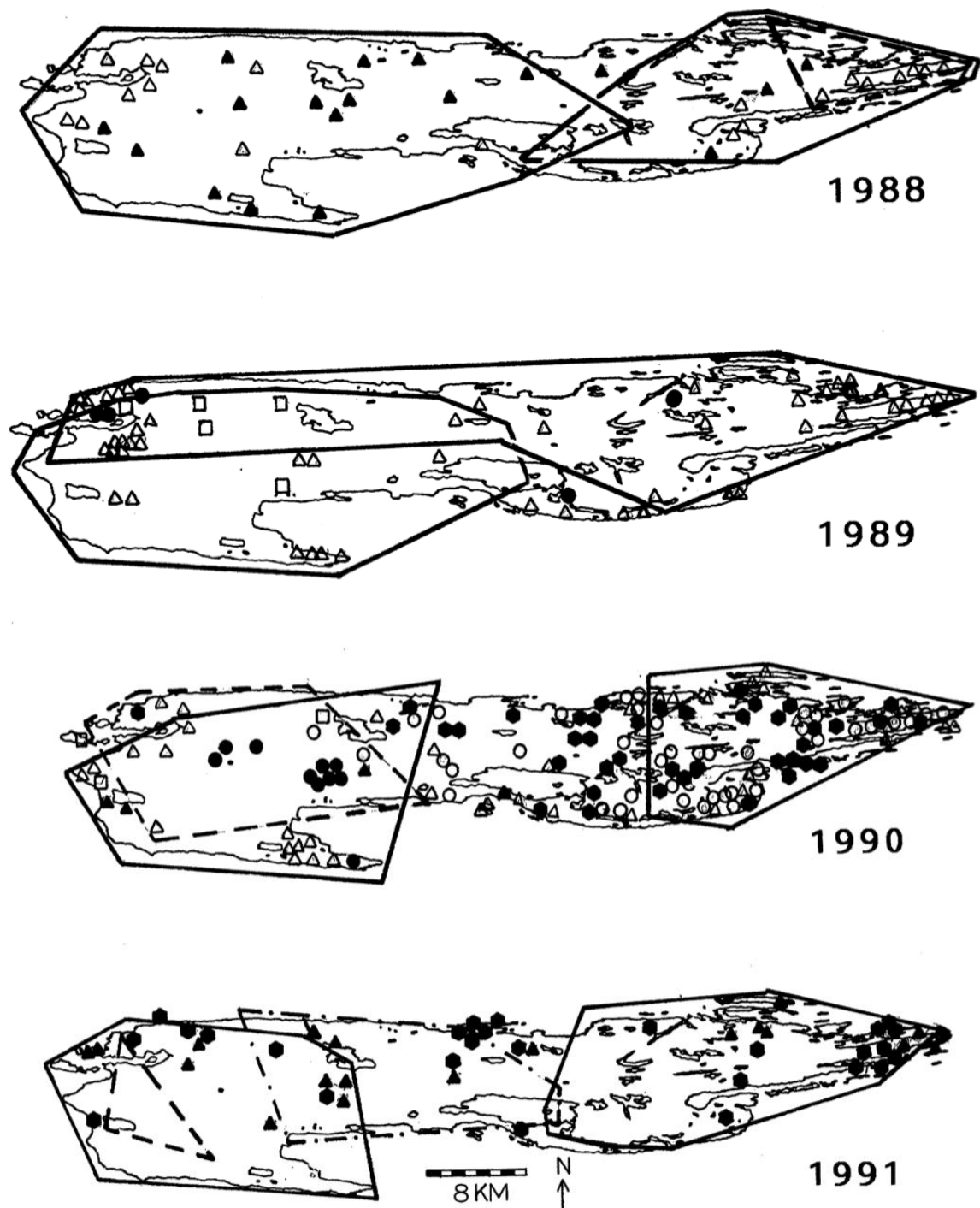


FIG. 2 - Localisation des loups solitaires en toutes saisons, superposée aux zones utilisées par les meutes en hiver (lignes pointillées et pleines), parc national d'Isle Royale, 1988-1991. Chaque type de symbole représente un loup solitaire différent

Approvisionnement alimentaire

La nourriture quotidienne par loup en hiver (1971-1991) était inversement proportionnelle au logarithme de la taille des groupes de loups ($r^2 = 0,30$, $d.f. = 56$, $P = 0,001$), avec une plus grande variance pour les petits groupes (Fig. 3). L'apport alimentaire moyen (\pm SD) à des intervalles de 5-6 ans était le suivant : 1971-1975 ($6,8 \pm 2,0$) ; 1976-1980 ($4,4 \pm 1,4$) ; 1981-1985 ($5,8 \pm 2,5$) ; 1986-1991 ($7,8 \pm 2,6$ kg-loup⁻¹ jour⁻¹). Tous les loups avaient une grande disponibilité de nourriture en hiver de 1986 à 1991, à l'exception d'une femelle (2,6 kg loup⁻¹ jour⁻¹), qui semblait vivre en se nourrissant de charogne.

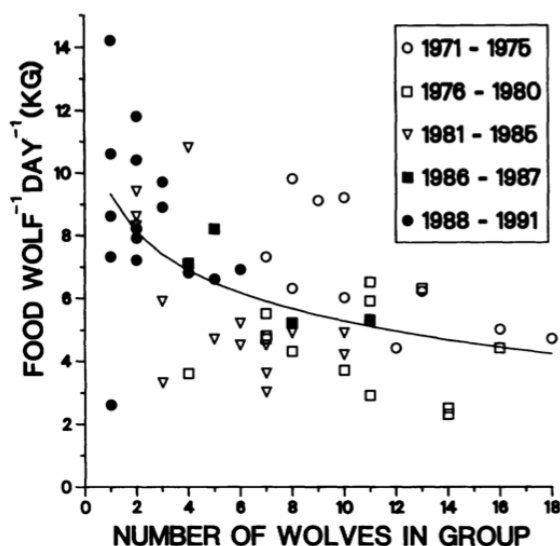


FIG. 3 - Disponibilité de nourriture (kg loup⁻¹ jour⁻¹) pour différentes tailles de groupes de loups gris dans le parc national d'Isle Royale pendant l'hiver, 1971-1991 ($\bar{Y} = 9,31 - 1,76 \log_{10} \bar{X}$)

Le \log_{10} de l'intervalle entre chaque kill (Fig. 4 ; gamme = 2,5-43,0 jours/kill) a également varié inversement avec la taille des meutes, $r^2=0,47$, $d.f.=56$, $P < 0,001$). Si l'on ignore les deux valeurs aberrantes (un loup solitaire avec 43 jours/kill, et un groupe de trois avec 33 jours/kill), l'intervalle entre les kills a chuté d'environ 33 % lorsque la taille de la meute a doublé.

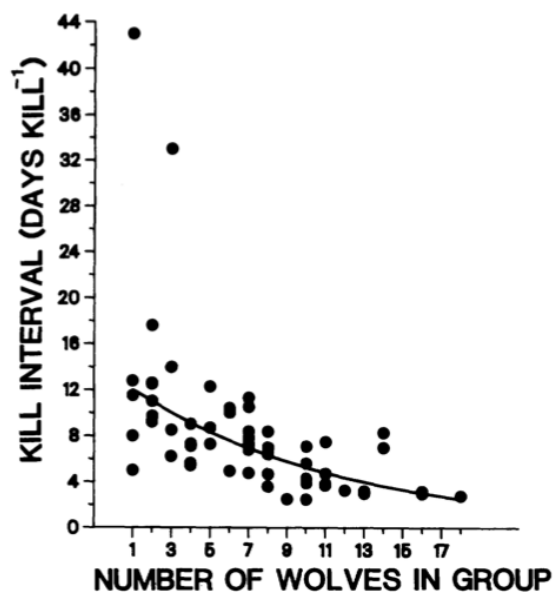


FIG. 4 - Intervalle de mortalité (jours de mortalité⁻¹) pour différentes tailles de groupes de loups gris dans le parc national de l'île Royale en hiver, à l'exclusion de deux points périphériques, 1971-1991 ($\log_{10} Y = 2,58 - 0,09 \bar{X}$)

L'analyse des fèces a fourni les seules données concernant le régime alimentaire en été (Tableau 1). **Numériquement**, le castor et le lièvre d'Amérique étaient les proies les plus importantes pour les loups, mais en termes de biomasse, les orignaux adultes l'emportaient systématiquement sur tous les autres types de proies. Le pourcentage moyen de la biomasse (\pm SD) pour toutes les années (1975-1991) était le suivant : orignal adulte, 63 ± 27 % ; jeunes orignaux d'un an, 22 ± 21 % ; castor, 14 ± 10 % ; lièvre d'Amérique, 1 ± 1 %. Les proportions de ces restes différaient entre les intervalles de deux ans (orignal adulte, $\chi^2 = 207,1$, $df = 7$, $P < 0,001$; orignal jeune de l'année, $\chi^2 = 648,2$, $df = 7$, $P < 0,001$; castor, $\chi^2 = 157,8$, $df = 7$, $P < 0,001$; lièvre d'Amérique, $\chi^2 = 126,0$, $df = 7$, $P < 0,001$). Le pourcentage de biomasse du castor a moins varié dans le temps que le pourcentage de biomasse des restes de jeunes de l'année ou des orignaux adultes, qui ont varié de façon inverse (Figure 5). La biomasse en pourcentage du castor, des jeunes de l'année et des orignaux adultes n'était pas liée au nombre de colonies de castors ($r_s = 0,09$, $df = 7$, $P = 0,77$), à la population moyenne des jeunes de l'année ($r_s = -0,02$, $df = 6$, $P = 0,92$), et la population moyenne d'orignaux adultes ($r_s = 0,60$, $df = 10$, $P = 0,29$), respectivement, pour les intervalles de deux ans (Tableau 1).

Tableau 1. - Utilisation des proies par les loups pendant l'été (juin-août) dans le parc national d'Isle Royale, 1975-1990 (intervalles de 2 ans), comme l'indiquent les restes de proies dans les fèces des loups

Years ^b	n ^c	Percent occurrence				Percent biomass ^a				Relative number of prey				Number of beaver colonies ^e	Number of young ^d	Number of moose ^e
		Adult	Young	Beaver	Hare	Adult	Young	Beaver	Hare	Adult	Young	Beaver	Hare			
1975	1,291	46.7	2.0	44.4	0.1	90.0	0.9	9.4	0.0	1.00	0.06	2.29	0.02	—	126	1,153
1977	256	30.1	14.4	50.8	0.0	77.2	8.4	14.4	0.0	1.00	0.60	4.06	0.00	129	51	929
1979	1,002	36.9	22.6	30.9	2.2	80.9	11.2	7.5	0.3	1.00	0.81	1.02	0.92	83	98	757
1981	212	18.9	46.7	23.6	8.0	57.8	32.5	7.9	1.7	1.00	3.27	3.00	6.63	125	142	758
1983	307	10.7	44.0	33.9	3.9	43.4	40.4	15.1	1.1	1.00	5.41	7.56	5.63	151	183	970
1985	257	22.6	45.5	17.5	8.9	63.6	29.2	5.4	1.8	1.00	2.77	1.92	6.42	204	156	1,043
1987	101	40.6	10.9	46.5	2.0	84.0	5.1	10.6	0.3	1.00	0.35	2.72	0.76	199	240	1,516
1989	211	29.8	8.0	55.0	6.2	78.2	4.8	15.9	1.1	1.00	0.34	4.28	3.07	176	185	1,306

^a Assumed consumed prey weights (kg), based on Fuller and Keith (1980) and Franzmann et al. (1978), and prey weight (kg) represented by each occurrence in feces (as calculated by Floyd et al., 1978) were as follows: adult moose (262.5, 5.63); young moose (45.0, 1.28); beaver (12.0, 0.62); snowshoe hare (1.2, 0.4).

^b Year 1975 refers to 2-year interval, e.g., 1975–1976.

^c The number of occurrences represented by all scats examined.

^d From P. C. Shelton and Isle Royale National Park files.

^e From R. O. Peterson, pers. comm.

Les habitudes alimentaires hivernales des petites et des grandes meutes ne diffèrent pas, mais les loups solitaires ont tendance à avoir un régime alimentaire **plus variable**. Les loups solitaires étaient capables de tuer des orignaux sur une base assez régulière. Cinq loups solitaires qui ont été radio-pistés ont tué des orignaux en hiver et un de ces loups a tué au moins cinq orignaux (trois adultes et deux jeunes de l'année) pendant les hivers 1989 et 1990. Ce même loup a consommé des restes de poissons sur des terrains de camping pendant l'été 1990, mais les observations suggèrent que ce comportement inhabituel est dû à un déclin physique chronique. Le loup est mort de vieillesse (> 8 ans) et de malnutrition en janvier 1991. En tant que loup solitaire, une femelle a activement chassé les castors pendant les dégels de l'hiver 1990, dormant souvent le long des pistes de castors à la lumière du jour avant de les tuer. Elle a également tué trois orignaux (deux adultes et un d'âge inconnu) alors qu'elle était seule et a récupéré au moins quatre carcasses d'orignaux supplémentaires en 1990 et 1991. Deux loups femelles ont tué au moins un orignal adulte chacune, tandis qu'un mâle a tué au moins un adulte et un jeune de l'année en tant que loup solitaire. Une autre femelle s'est appuyée presque entièrement sur les carcasses de la meute de l'Est de l'île pendant l'hiver 1990, mais elle a aussi tué des castors à l'occasion.

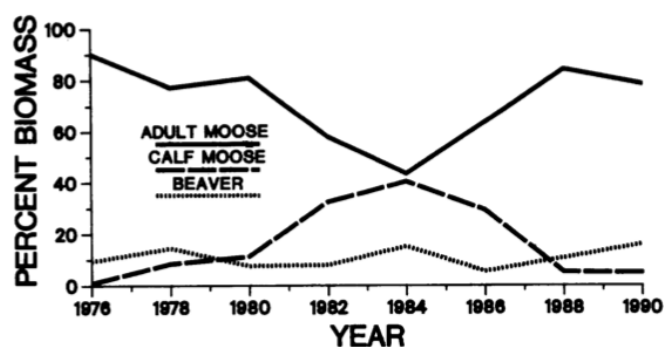


FIG. 5 - Comparaison de la teneur en proies (pourcentage de biomasse) des principaux composants des fèces de loups du parc national d'Isle Royale durant l'été 1976-1990 (données moyennées à intervalles de 2 ans)

DISCUSSION

La taille des groupes

La variation de la proportion de loups solitaires dans une population n'a pas été rapportée, et les données sont rares sur la prévalence des loups solitaires. La moyenne (10 %) de loups solitaires en hiver dans la population du parc national d'Isle Royale était similaire à d'autres rapports, mais la **variabilité** (de 2 à 33 %) était élevée. Les estimations dans d'autres régions variaient de 8 % dans le nord-Est du Minnesota (Mech et al., 1971) à 18 % au Québec (Messier, 1985*b*). En plus de changer avec le temps ou avec la densité des loups comme indiqué ici, la proportion de solitaires peut également varier selon les saisons (Fuller, 1989).

Lorsque la population de loups de l'île Royale a décliné au cours des années 1980, on a observé simultanément une diminution de la taille moyenne des meutes et une augmentation de la proportion de loups solitaires. Deux hypothèses expliquant les proportions élevées de loups solitaires ou la petite taille des meutes ont été proposées. **Premièrement**, si la densité des loups est élevée par rapport aux ressources, un plus grand nombre d'individus peuvent se disperser en raison de conflits au sein de la meute ou pour trouver de nouvelles ressources alimentaires (Boutin et al., 1985 ; Keith, 1974 ; Messier, 1985*a* ; Packard et Mech, 1980). Packard et al. (1983) ont cependant rapporté que certains jeunes loups (< 22 ans) restaient dans leur meute natale lorsque les densités étaient élevées, maintenant ainsi la reproduction au minimum.

Alternativement, lorsque la densité de loups est faible par rapport aux ressources, les individus peuvent se disperser pour former plusieurs petits groupes reproducteurs, entraînant une augmentation de la population (Fritts et Mech, 1981 ; Keith, 1974 ; Mech, 1970 ; Packard et Mech, 1980 ; Zimen, 1976). **Contrairement** à la première hypothèse, lorsque les densités de loups étaient élevées sur l'île Royale (1974-1981), la proportion d'animaux solitaires était faible et la taille des meutes est restée modérée, alors que le nombre de meutes a augmenté. On aurait pu s'attendre à une forte proportion d'individus isolés et à un nombre réduit de meutes, car l'insularité empêche la dispersion complète (Crowell, 1981). L'organisation sociale des loups sur l'île en 1988-1991 est la plus cohérente avec la seconde hypothèse. Lorsque la densité des loups était faible, la prépondérance de petites meutes, une forte proportion de solitaires (peut-être à la recherche de partenaires) et une grande disponibilité de nourriture en hiver permettaient aux individus de maximiser les possibilités de reproduction. Bien qu'une augmentation de la population aurait été attendue, elle ne s'était pas produite en 1991.

Relations sociales

Des relations transitoires entre loups ont été rapportées ailleurs, impliquant généralement de jeunes animaux faisant des allers-retours vers leur meute natale avant d'établir leur propre meute et dans des territoires dépendants (Mech, 1987 ; Messier, 1985a ; Peterson et al., 1984). Tous les loups radio-pistés sur l'Isle Royale étaient des adultes en pleine croissance selon l'inspection visuelle de l'usure des dents, à l'exception de deux mâles de deux ans. L'un de ces mâles s'est progressivement dispersé et a établi un territoire avec une compagne, tandis que l'autre est resté avec sa meute natale. Le changement de faciès des adultes plus âgés peut être dû à des tentatives de rapprochement et de reproduction qui ont échoué. Une meute composée d'un mâle et de deux femelles adultes s'est **divisée** au milieu de l'été après une période de mouvements restreints au printemps, ce qui suggère un échec de la reproduction. L'absence observée de marquage olfactif (et donc de territoire exclusif) par un couple de mâles et de femelles pendant deux hivers peut refléter une incapacité physiologique à se reproduire (Rothman et Mech, 1979).

Les loups solitaires n'étaient pas limités aux zones marginales entre les meutes comme cela a été rapporté dans d'autres études (Fritts et Mech, 1981 ; Mech et al., 1971 ; Packard et Mech, 1980 ; Peterson et al., 1984 ; Rothman et Mech, 1979 ; Van Ballenberg et al., 1975), mais ils se déplaçaient plutôt sur l'ensemble de l'île parmi les territoires établis comme l'a noté Messier (1985b). Les mouvements des petits groupes transitoires se **chevauchaient** également avec ceux des meutes établies. Le stress alimentaire a souvent été invoqué pour expliquer le chevauchement des meutes (Bekoff et Wells, 1980 ; Mech, 1977 ; Packard et Mech, 1980), bien que Messier (1985b) ait rapporté un chevauchement moindre des meutes dans les zones à faible densité d'originaux. En 1989, année de chevauchement important des meutes sur l'Isle Royale, la mortalité des originaux était élevée en raison de la malnutrition associée à une forte infection de tiques ; d'autres indices de nourriture n'indiquaient pas un approvisionnement alimentaire déficient. En raison de la densité relativement faible des loups en 1988-1991 et des mouvements des loups limités dus à l'insularité, il est possible que les petites meutes établies n'aient pas pu maintenir suffisamment leurs frontières territoriales pour exclure d'autres loups. Fuller (1989) n'a démontré qu'une faible corrélation entre ces deux variables, et Peterson et al. (1984) ont noté qu'un couple potentiellement reproducteur maintenait un territoire comparable à ceux de meutes beaucoup plus importantes. Nous émettons l'hypothèse que la taille du territoire sur l'île Royale peut être davantage fonction d'une tentative de reproduction, même si elle n'a pas abouti.

Approvisionnement en nourriture

La disponibilité de la nourriture en hiver (1971-1991, fourchette des moyennes quinquennales = 4,4-7,8 kg de loup⁻¹ jour⁻¹) était comparable ou supérieure à celle rapportée ailleurs. La taille du territoire n'était pas corrélée à la taille des meutes, contrairement à d'autres études (Ballard et al., 1987 ; Messier, 1985b ; Peterson et al., 1984). Les loups se nourrissant principalement d'originaux ont été rapportés comme ayant 4,5-14,9 (Ballard et al., 1987), 4,4-6,3 (Mech, 1966), et 1,6-2,8 (Messier et Crete, 1985) kg de nourriture disponible pour les loups⁻¹ jour⁻¹. Les loups se nourrissant de cerfs (*Odocoileus*) avaient 0,5-7,0 (Fritts et Mech, 1981), 2,0 (Fuller, 1989), 2,9 (Kolenosky, 1972), et 2,5 (Mech et al., 1971) kg loup⁻¹ jour⁻¹ de nourriture disponible. La plus faible disponibilité calculée de nourriture en hiver pour les loups de cette étude (2,3 kg loup⁻¹ jour⁻¹) se situe dans les fourchettes rapportées. Mech (1970, 1977) a noté que 1,7 kg de proies consommées par jour était probablement nécessaire pour maintenir les loups dans la nature, tandis que 3,2 (Mech, 1977) à 4,5 (Nudds, 1978) kg de proies consommées par jour pouvaient être nécessaires pour la reproduction. Messier (1987) a noté une taille plus petite des meutes et un plus grand nombre de mortalités de

loups par malnutrition dans les zones de faible densité d'orignaux ($0,2$ orignal km^{-2}), où les loups disposaient de $1,7$ kg de nourriture disponible. Dans son étude, la disponibilité de la nourriture pour les loups dans les zones à forte densité d'orignaux ($0,4$ orignal km^{-2}) était de $2,8$ kg loup⁻¹ jour⁻¹, ce qui reste inférieur au niveau minimum de cette étude. La famine et d'autres indicateurs d'une grave détresse nutritionnelle n'ont été constatés qu'à l'Isle Royale, une zone de haute densité d'orignaux ($1,9$ orignal km^{-2}), lorsque la disponibilité de la nourriture est tombée en dessous de 4 kg-loup⁻¹ jour⁻¹ (Peterson et Page, 1988).

Le taux de prédation, indiqué par l'intervalle entre chaque mise à mort (1971-1991, intervalle de $2,5$ à $43,0$ jours meute⁻¹), était lié à la taille des meutes, et était similaire à d'autres études. Les intervalles entre chaque mise à mort (jours de mise à mort⁻¹) où l'orignal était la proie principale étaient de $4,9$ - $10,8$ (Ballard et al., 1987), $3,2$ - $14,3$ (Peterson et al., 1984), $4,5$ - $12,5$ (Fuller et Keith, 1980) et $10,4$ - $45,0$ (Messier et Crete, 1985) avec généralement (mais pas toujours) des intervalles plus élevés pour les petits groupes. Bien que les grandes meutes ne puissent apparemment exister qu'avec un intervalle de mise à mort court (taux de mise à mort élevé), les petites meutes de cette étude ont également atteint des taux de mise à mort élevés. Les taux de prédation proportionnellement plus élevés pour les petits groupes peuvent s'expliquer par des pertes plus importantes pour les charognards, alors que les grands groupes utilisent une plus grande partie d'un animal tué avant qu'il ne soit perdu pour les charognards. De plus, les taux de prédation peuvent ne pas refléter la taille des meutes en raison de la prédominance des lous alpha, qui mangent probablement plus que les lous subalternes.

Notre compréhension de l'économie de l'alimentation estivale des lous sur l'île Royale n'a été acquise qu'avec des analyses de leurs excréments. Les orignaux adultes ont fourni la plus grande biomasse de nourriture d'été pour les lous de l'île Royale, comme cela a également été constaté en Alberta (Fuller et Keith, 1980) et en Alaska (Peterson et al., 1984). Les castors étaient presque aussi importants que les jeunes orignaux de l'année en termes de pourcentage de la biomasse utilisée, mais la variation annuelle de ces trois composantes du régime alimentaire reste inexplicée par la densité des orignaux, l'abondance des jeunes de l'année ou le nombre de colonies de castors. Ces données suggèrent cependant une relation inverse entre les orignaux adultes et les jeunes de l'année dans le régime alimentaire des lous, alors que les castors restent secondaires.

Les informations sur les stratégies d'alimentation utilisées par les lous solitaires et les couples sont rares. On a supposé qu'ils subsistaient en charognant et en s'attaquant aux castors de manière opportuniste (Jordan et al., 1967 ; Mech, 1966 ; Nudds, 1978). Bien qu'il ait été démontré que des couples de lous tuent des orignaux dans d'autres régions (Ballard, 1984), il est rare que des lous solitaires tuent des orignaux (Cowan, 1947) ; cependant, les lous solitaires de notre étude étaient des prédateurs capables de tuer des orignaux.

On pense que les lous et autres carnivores sociaux existent en grands groupes principalement pour prendre de grandes proies (Bekoff et Wells, 1980 ; Nudds, 1978 ; Pulliam et Caraco, 1978 ; Zimen, 1976). Si des petits groupes et des lous individuels peuvent tuer régulièrement des orignaux, d'autres raisons doivent exister pour la vie en groupe. Caraco et Wolf (1975) ont émis l'hypothèse que la taille du groupe serait optimisée en réponse aux variables environnementales qui maximisent la *fitness* individuelle, mais celles-ci sont toujours liées au succès de la recherche de nourriture. Packard et al. (1983) ont émis l'hypothèse que les jeunes restaient en meute pour maximiser la *fitness* individuelle en retardant la reproduction jusqu'à ce qu'ils puissent soit prendre

la position alpha dans leur meute natale, soit former leur propre meute sur un territoire différent lorsque les ressources le permettent. D'autres ont démontré que la taille des groupes de prédateurs n'était pas optimale pour maximiser la prise de nourriture (Packer et Rutan, 1988 ; Packer et al., 1990), bien que les groupes plus grands tendent à diminuer la variance de la prise de nourriture (Packer, 1986 ; cette étude) et qu'il peut y avoir des gains de *fitness* inclusif en permettant aux parents de se joindre au groupe (Packer et Rutan, 1988 ; Rodman, 1981). Packer et al. (1990) ont suggéré que le comportement de regroupement chez les lions femelles (*Panthera leo*) a évolué pour faciliter la protection des jeunes et le maintien du territoire, un autre aspect de la capacité d'intégration.

La capacité de s'attaquer aux originaux et de modifier les habitudes alimentaires de manière opportuniste permet aux loups solitaires de survivre jusqu'à l'acquisition de partenaires et de territoires. Sur l'île Royale, l'existence de plusieurs petits groupes au lieu d'un ou deux grands groupes lorsque la densité de loups était faible suggère que les loups tentaient de maximiser la prise de nourriture et les possibilités de reproduction immédiate, plutôt que le potentiel de reproduction future.