

Dynamique d'une population de loup en voie de recolonisation

POPULATION DYNAMICS OF A RECOLONIZING WOLF POPULATION

DANIEL H. PLETSCHER, Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA.
ROBERT R. REAM, Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA.
DIANE K. BOYD, Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA.
MICHAEL W. FAIRCHILD,¹ Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA.
KYRAN E. KUNKEL, Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA.

J. WILDL. MANAGE. 61(2):459-465

Résumé

Les populations reproductrices de loups (*Canis lupus*) ont été absentes de l'ouest des Etats-Unis pendant environ 50 ans après leur disparition par l'homme dans les années 1930. Nous décrivons ici la recolonisation par les loups du nord-ouest du Montana et du sud-est de la Colombie-Britannique, depuis la production initiale d'une portée par un couple de loups en 1982 jusqu'au milieu des années 1990 où 3-4 meutes ont produit des portées. Le sex-ratio des loups capturés favorisait les femelles ($38/54 = 70\%$; $\chi^2 = 8,96$, 1 df, $P < 0,005$). La taille des portées au début de l'été ($\bar{x} = 5,3$, SE = 0,4, $n = 26$) et en décembre ($\bar{x} = 4,5$, SE = 0,5, $n = 26$) était relativement élevée par rapport à des comptages similaires dans des populations établies ailleurs. La taille de la meute en mai n'était pas liée à la taille de la portée en juin ($r_s = -0,13$, 23 df, $P = 0,25$) ou en décembre suivant ($r_s = -0,12$, 23 df, $P = 0,28$). Le taux de survie annuel des adultes (0,80) était relativement élevé dans cette population semi-protégée et était plus élevé chez les résidents (0,84) que chez les loups qui se sont dispersés (0,66) de la zone d'étude ($Z = 2,24$, $P = 0,025$). Bien que la dispersion soit fréquente chez les loups radio-équipés (19/43 = 44%), la croissance de la population dans la zone d'étude a été en moyenne de 20% par an de 1982 à 1995. De faibles taux de mortalité dus à l'homme et le maintien de la connectivité pour les loups entre cette petite population des Etats-Unis et les populations plus importantes du Canada augmenteront la probabilité de persistance et d'expansion de cette population.

INTRODUCTION

Les loups ont disparu d'une grande partie de leur aire de répartition historique en Amérique du Nord grâce aux efforts intensifs de l'homme au cours du 19^{ème} et du début du 20^{ème} siècle (Mech 1970). L'éradication du Montana était complète dans les années 1930, bien que quelques animaux aient été tués dans les années suivantes (Singer 1979, Day 1981, Ream et Mattson 1982). La recolonisation par les loups de l'ouest des Etats-Unis a commencé à la fin des années 1970 et s'est concentrée dans le parc national de Glacier, Montana (Ream et al. 1985, 1989, 1991). La population reproductrice la plus proche se trouvait alors à au moins 100 km, voire 250 km, au nord, au Canada (Ream et Harris 1986).

Plusieurs facteurs ont facilité l'augmentation de cette population de loups. Les loups ont été inscrits sur la liste des espèces menacées dans le Montana en 1973 en vertu de la loi sur les espèces menacées et ont été entièrement protégés dans le sud-est de la Colombie-Britannique (BC) à partir de 1967 jusqu'à ce qu'une chasse limitée soit autorisée à partir de la fin des années 1980 (Pletscher et al. 1991). Le parc national des Glaciers (PNG) a apporté une sécurité supplémentaire aux loups aux Etats-Unis. Les populations de proies étaient élevées

en raison d'une série d'hivers relativement doux (H. E. Nyberg, Mont. Dep. Fish, Wildl. and Parks, Kalispell, pers. commun.).

Nos objectifs étaient de documenter la reproduction, la survie, l'immigration et la dispersion des loups dans cette population à l'intérieur et à proximité du PNG qui est apparemment une source pour les loups qui repeuplent l'ouest des États-Unis. Nous pensons que les résultats de notre étude peuvent donner des indications sur ce qui peut se passer ailleurs dans la région.

Nous remercions l'U.S. Fish and Wildlife Service, le National Park Service, l'U.S. Forest Service, le British Columbia Wildlife Branch, le Montana Department of Fish, Wildlife and Parks, le McIntire-Stennis Program de la School of Forestry, University of Montana, et les donateurs privés pour leurs contributions financières. E. E. Bangs, J. J. Fontaine, S. H. Fritts, L. D. Mech, W. G. Brewster, J. T. Tilmant, B. N. Hird, R. A. Demarchi, A. J. Fontana et M. D. Jimenez ont été particulièrement utiles. I. J. Ball a commenté le manuscrit. Nous remercions les nombreux volontaires qui nous ont aidés au cours du projet.

ZONE D'ÉTUDE

Notre étude a débuté dans le bassin versant de la rivière Flathead, dans le coin sud-est de la Colombie-Britannique, et a englobé le bassin versant adjacent de la rivière Wigwam, à l'ouest, et le PNG, au sud. Aux États-Unis, la rivière Flathead sépare le PNG à l'est des terres du Service forestier des États-Unis, de l'État et des terres privées à l'ouest. La vallée de la rivière a une largeur de 4 à 10 km et une altitude d'environ 1 200 m, s'élevant à des pentes boisées et à des pics subalpins plus abrupts. La vallée de la rivière Wigwam est plus étroite et plus abrupte. Les deux vallées étaient dominées par des forêts de conifères denses entrecoupées de prairies, de marais et d'habitats riverains (Habeck 1970, Kraemer 1989). Le pin tordu (*Pinus contorta*) était l'espèce dominante, associé à l'épicéa (*Picea engelmannii*), au mélèze (*Larix occidentalis*), au sapin subalpin (*Abies lasiocarpa*) et au douglas (*Pseudotsuga menziesii*).

Avec l'augmentation de la population de loups, les loups se sont dispersés et la zone d'étude s'est élargie pour inclure le nord-est de l'Idaho, le centre-ouest du Montana près de Missoula, la Sun River Game Range près d'Augusta (Montana) et les zones entourant le parc national de Banff (Alberta) (Ream et al. 1991, Boyd et al. 1995).

La densité humaine dans la zone d'étude était inférieure à 0,005 personne/km² en Colombie-Britannique et inférieure à 0,1 personne/km² dans le Montana. L'exploitation forestière, la prospection pétrolière et la chasse ont lieu sur les terres du service forestier, de l'État et de la province, ainsi que sur des terres privées. Trois éleveurs font paître du bétail dans la région de Flathead, à l'ouest du PNG ; le bétail n'était pas présent pendant l'hiver. Aucun bétail n'était autorisé dans la partie BC de la zone d'étude. Aucune de ces consommations n'était autorisée dans le PNG où les loups passaient la plupart de leur temps lorsqu'ils étaient aux États-Unis.

Les ongulés proies des loups dans la zone d'étude comprenaient le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le wapiti (*Cervus elaphus*), l'orignal (*Alces alces*) et le cerf mulet (*O. hemionus* ; Boyd et al. 1994). En outre, le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) est présent dans la région de Wigwam et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et le castor (*Castor canadensis*) habitent

l'ensemble de la région. D'autres prédateurs se disputaient certaines des mêmes proies dans cet écosystème, notamment le grizzli (*Ursus arctos*), l'ours noir (*U. americanus*), le couguar (*Puma concolor*), le coyote (*Canis latrans*) et l'homme.

MÉTHODES

Nous avons capturé des loups et les avons mis sous sédation en suivant les techniques décrites par Mech (1974) et Ream et al. (1991). Les loups de plus de 20 kg ont été marqués par radio-collier ; les loups plus petits ont été marqués à l'oreille seulement. Nous avons supposé que les mâles et les femelles avaient la même capacité de capture (Mech 1975).

Les loups munis d'un radio-collier ont été localisés depuis le sol environ 3 fois par semaine et depuis un avion environ une fois par semaine. Nous avons déterminé la taille des meutes à partir des observations aériennes et du comptage des traces le long des itinéraires hivernaux. La couleur des pelages variait du noir au gris clair, et ce facteur a permis de déterminer la taille des meutes lors des comptages aériens par combinaison de couleurs ainsi que le nombre total observé. Nous avons noté les immigrants possibles pendant les comptages aériens en utilisant les tailles de meutes et les combinaisons de couleurs connues.

Les premières observations de petits ont généralement été faites à la fin du mois de juin ou en juillet lors de la localisation aérienne d'adultes munis de colliers radiométriques. Une partie de la mortalité des petits peut avoir eu lieu avant l'observation initiale. Les petits ont été distingués des adultes sur la base de différences de taille et d'observations comportementales jusqu'en septembre. En octobre, les petits et les adultes étaient de taille similaire et la différenciation devenait de plus en plus difficile ; des combinaisons de couleurs (noir ou gris) pour identifier les individus, et les mortalités et dispersions connues ont alors été utilisées pour suivre la survie des petits jusqu'en décembre.

Nous avons enquêté sur les loups munis de radio-colliers qui sont morts pour déterminer la cause de la mortalité. Des cadavres de loups non radio-pistés ont parfois été découverts au même endroit. D'autres cadavres ont été découverts en remontant la piste des loups pendant l'hiver et sur les sites de tanières après leur abandon. Les loups prélevés légalement dans la zone d'étude au Canada nous ont été signalés par les autorités Canadiennes.

Nous avons estimé les taux de survie spécifiques à l'âge et au sexe ainsi que les taux de survie des loups en dispersion et des loups résidents pour les loups marqués au collier-radio et les loups marqués à l'oreille (Trent et Rongstad 1974) à l'aide du programme MICROMORT (Heisey et Fuller 1985). Les loups radio-équipés qui étaient en âge de se disperser ou qui montraient des mouvements typiques avant la dispersion (depuis et vers le territoire de la meute natale, généralement sur une période de plusieurs semaines) et qui ont ensuite disparu ont été considérés comme s'étant dispersés. Trois loups qui n'ont pas montré de mouvements pré-dispersifs ont été supposés s'être dispersés dans la première analyse de survie et de dispersion, et avoir été tués illégalement dans la seconde analyse. Nous avons attribué des dates de mortalité à mi-chemin entre le dernier lieu de vie connu et la première indication que le loup était mort, à moins que les preuves de la carcasse n'indiquent le contraire.

L'âge a été divisé en 2 classes (<3 ans *vs.* ≥3 ans) car la plupart des dispersions et des repeuplements sont effectués par des loups âgés de moins de 3 ans (Gese et Mech 1991, Boyd et al. 1995). Nous avons comparé la survie entre les sexes, entre les âges et entre les résidents et les disperseurs à l'aide de tests χ^2 . Pour l'analyse MICROMORT, l'année biologique commençait le 1^{er} avril car la mise bas avait lieu pendant ce mois. Dans un premier temps, chaque mois a été considéré comme un intervalle avec un taux de survie journalier constant. Les taux de survie journaliers pour chaque intervalle ont été comparés et les données des intervalles ont été regroupées si les taux n'étaient pas significativement différents (Heisey et Fuller 1985). La dispersion chez les loups est habituellement définie comme se produisant lorsqu'un animal quitte son territoire natal (Gese et Mech 1991). Comme nous nous intéressions principalement à la population à l'intérieur et à proximité du PNG, nous avons classé les loups comme dispersés uniquement s'ils quittaient définitivement la zone d'étude.

RÉSULTATS

Le **rapport des sexes** de tous les loups capturés favorisait les femelles (38 F:16 M, 70% F ; $\chi^2 = 8,96$, 1 df, $P < 0,005$). Nous avons également évalué le sex-ratio uniquement parmi les loups plus jeunes que l'âge minimum connu de dispersion (16 mois) afin d'explorer la possibilité que le sex-ratio biaisé existait parce que la dispersion différait entre les sexes. Un biais plus faible en faveur des femelles est resté évident dans cet échantillon (25 F:14 M, 64% F ; $\chi^2 = 3,10$, 1 df, $P = 0,08$). Il n'y a pas de différence significative de parité dans notre petit échantillon de petits (8 F:5 M, 62% F ; $\chi^2 = 0,69$, 1 df, $P > 0,25$).

L'immigration observée au cours de la période d'étude a été minimale. Nous avons documenté 2 femelles (1 en 1986 et 1 en 1987) et 1 mâle (en 1992) rejoignant des meutes connues. Bien que tous aient pu être des immigrants (d'après les combinaisons de couleurs des loups disparus de la zone d'étude), la femelle de 1987 est le seul immigrant connu provenant de l'extérieur de la zone d'étude. Bien que nous ne connaissions pas d'autres immigrants, nous ne pouvons pas écarter la possibilité que d'autres loups aient immigré à peu près au même moment où les loups résidents se sont dispersés ou ont disparu.

Vingt-six efforts de **mise bas** connus ont été documentés (Tableau 1). Le nombre maximum de petits varie de 1 à 9 ($\bar{x} = 5,3$, SE = 0,4, $n = 26$). Le nombre de petits en décembre (jusqu'en 1994) variait de 0 à 9 ($\bar{x} = 4,5$, SE = 0,5, $n = 26$). Quatre autres meutes comptaient ≥3 adultes au printemps mais n'ont apparemment pas mis bas. Aucune relation significative n'a été trouvée entre le nombre d'adultes en mai et le nombre maximum de petits ($r_s = -0,13$, 23 df, $P = 0,25$) ou le nombre de petits en décembre ($r_s = -0,12$, 23 df, $P = 0,28$).

Sur les 137 petits connus pour être nés dans la zone d'étude jusqu'en 1994, 117 (85,4%) ont survécu au moins jusqu'en décembre (Tableau 1). Huit des 20 petits (40%) qui sont morts étaient connus pour être d'origine humaine ; 3 petits (15%) sont morts de causes inconnues dans leur tanière natale, et 9 (45%) ont disparu pendant l'été et leur sort est inconnu.

Nous avons examiné les carcasses de 46 loups morts, tous mois confondus ; sur les 43 morts non néonatales, 36 (83,7%) étaient d'origine humaine (Tableau 2) et nous soupçonnons que 2 autres étaient également d'origine humaine. Vingt-deux loups ont été tués légalement en

Colombie-Britannique et en Alberta, et 11 loups ont été tués illégalement (Colombie-Britannique et États-Unis). 4 seulement des mortalités non néonatales se sont produites dans le PNG.

Tableau 1. Production et survie des louveteaux dans la zone d'étude du nord-ouest du Montana et du sud-est de la Colombie-Britannique, 1982-94

Year	Packs	Adults in May	Max. pup count	Pups in Dec
1982	1	2	7	7
1985	1	6	7	7
1986	1	8	5	3
1987	3	5, 3, 2	5, 6, 6	1, 6, 5
1988	3	5-8, 5-7, 3	6, 6, 1	6, 4, 1
1989	2	9-10, 3	2 ¹ , 9	0, 9
1990	3	2, 2-5, 11	6, 6, 2	6, 6, 2
1991	4	7, 5-7, 1, 5	—, 7, 2, 4	—, 7, 2, 1
1992	4	5, 11, 3, 4	5, 2, 6, 7	5, 2, 4, 7
1993	4	10, 5-10, 5, 6	8, 8, 7, —	7, 7, 7, —
1994	3	11, 3, 7	—, 2 ² , 5	—, 0, 5
TOTAL			137	117
			$\bar{x} = 5.3$	$\bar{x} = 4.5$
			SE = 0.4	SE = 0.5

¹ Ces petits ont été trouvés morts dans la tanière (Johnson et al. 1994).

² Deux petits ont été entendus hurler mais n'ont jamais été vus.

Tableau 2. Mortalités non néo-natales dans le Montana, le sud-est de la Colombie britannique, et le sud-ouest de l'Alberta 1982-95

Cause of mortality	No. of mortalities
Human-caused	
Legal	
Shot	22
Research/control action	2
Illegal	
Shot	
Verified	5
Probable	2 ¹
Poison	5
Unknown	2 ²
Other causes	
Avalanche ³	1
Ungulate	1
Wolves	1
Unknown	2
TOTAL	43

¹ Un loup est mort de faim à la suite d'une probable blessure par balle ; le signal radio du second loup provenait d'un garage.

² Un loup a été tué pendant la saison de chasse d'automne en Colombie-Britannique ; le collier radio de l'autre a été trouvé dans une rivière près de Missoula, au Montana.

³ Voir Boyd et al. 1992.

Les données de **survie** ont été regroupées pour la période d'étude en raison de la petite taille des échantillons, en particulier avant 1987. Les taux de survie quotidiens pour chaque intervalle mensuel d'avril à août et de septembre à mars étaient similaires (test G^2 , $P > 0,05$), et ces périodes ont donc été définies comme des intervalles au cours desquels les taux de survie quotidiens étaient supposés constants.

Les taux d'intervalle et de survie annuelle n'étaient pas différents (tests χ^2 , $P > 0,54$) entre les mâles et les femelles (Tableau 3). La survie annuelle des loups âgés de 3 ans n'était pas différente de celle des loups âgés de moins de 3 ans (0,80 contre 0,74, $P = 0,45$; Tableau 3).

Tableau 3. Taux de survie de 52 loups de mer radio-équipés dans le nord-ouest de l'Ontario d'août 1984 à mai 1995

Class	Apr–Aug			Sep–Mar			Annual		
	Rate ^a	95% CI	n ^b	Rate ^a	95% CI	n ^b	Rate ^a	95% CI	n ^b
Male	0.97*	0.92–1.00	5765	0.82*	0.72–0.94	8688	0.80*	0.69–0.93	14453
Female	0.95*	0.91–1.00	12745	0.82*	0.74–0.90	17893	0.78*	0.70–0.87	30638
<3.0 yr	0.92 ⁺	0.84–1.00	7095	0.81 ⁺	0.72–0.91	12107	0.74 ⁺	0.64–0.86	19202
≥3.0 yr	0.97 ⁺	0.93–1.00	10260	0.82 ⁺	0.73–0.92	13018	0.80 ⁺	0.71–0.90	23278
Resident	0.98 ^x	0.94–1.00	12173	0.86 ^x	0.79–0.93	18282	0.84 ^x	0.77–0.92	30455
Disperser	0.92 ^x	0.83–1.00	5333	0.72 ^x	0.60–0.88	7157	0.66 ^{xx}	0.53–0.82	12490
Overall ^c	0.96	0.93–1.00	18951	0.83	0.77–0.89	27255	0.80	0.73–0.87	46206
Overall ^d	0.94	0.90–0.99	18510	0.82	0.76–0.89	27573	0.77	0.71–0.85	46083

^a Les taux suivis de 2 symboles en exposant sont significativement différents ($P < 0,05$) des taux qui les précèdent et qui ne comportent qu'un seul des mêmes symboles en exposant.

^b Nombre de jours d'émission.

^c En supposant la dispersion de 3 loups ne présentant pas de comportement pré-dispersif.

^d En supposant la mortalité de 3 loups n'ayant pas de comportement pré-dispersif.

La survie annuelle des loups munis d'un collier-radio à l'intérieur de la zone d'étude était significativement plus élevée que la survie après la dispersion (0,84 vs. 0,66, $P = 0,025$; Tableau 3). Le taux de survie annuel global de tous les loups munis d'un collier-radio lorsque la dispersion était supposée pour les 3 loups ne montrant aucun mouvement de prédispersion était de 0,80 (0,77 lorsque les 3 loups étaient supposés avoir été tués illégalement). Le taux annuel de mortalité humaine connue (en supposant une dispersion pour les 3 loups ne présentant pas de comportement de prédispersion) était de 0,07 pour les mortalités illégales et de 0,10 pour les mortalités légales (Tableau 4).

Tableau 4. Mortalité spécifique de 52 loups radio-équipés dans le nord-ouest de Montana d'août 1984 à mai 1995

Cause	Apr–Aug			Sep–Mar			Annual		
	Rate	95% CI	n ^a	Rate	95% CI	n ^a	Rate	95% CI	n ^a
Unknown	0.01	0.00–0.02	18798	0.01	0.00–0.02	27043	0.02	0.00–0.04	45841
Non-human	0.00	0.00–0.00	18798	0.02	0.00–0.05	27043	0.02	0.00–0.05	45841
Illegal	0.02	0.00–0.04	18798	0.06	0.02–0.10	27043	0.07	0.03–0.11	45841
Legal	0.02	0.00–0.04	18798	0.09	0.04–0.13	27043	0.10	0.05–0.15	45841

^a Nombre de jours-émetteurs

Du 26 août 1984 au 31 mai 1995, 19 des 43 (44,2%) loups munis d'un collier-radio se sont dispersés hors de la zone d'étude. Quatorze (73,7%) d'entre eux étaient des femelles, ce qui est comparable au sex-ratio des loups capturés (70%).

Le nombre de meutes contiguës est passé de 1 en 1982 à 4 en 1987. La saison de chasse de 1987 a entraîné la disparition d'une meute, et le nombre de meutes dans la zone d'étude n'a plus atteint 4 jusqu'à ce qu'une autre meute se sépare en 1990. Le nombre de meutes est resté à 4 jusqu'en 1993. En 1993, la meute la plus au nord a disparu. Nous ne sommes pas sûrs du statut de cette meute, bien qu'une paire de traces ait été vue sur son ancien territoire en mai 1995. La population avant l'enlèvement est passée de 2 loups en 1982 à un minimum de 23 en 1995, soit un taux d'accroissement moyen de 1,20 ($r = 0,18$) pour la période de 13 ans. Le taux d'accroissement annuel a varié de 0,74 à 1,44, les taux les plus élevés étant observés les premières années et les plus faibles les dernières années. La densité de la population dans la zone d'étude en 1994 (Singleton 1995) était de 35 loups/1000 km².

Sur les 140 loups connus pour avoir été dans la zone d'étude (les 2 loups d'origine, 137 petits nés et en supposant 1 immigrant), nous pouvons expliquer le destin de 80 (26 dans la zone d'étude en décembre 1994, 46 mortalités connues, 6 mortalités probables de petits et 2 disperseurs connus encore en vie).

DISCUSSION

Le **sex-ratio** de la progéniture chez les loups favorise les mâles dans les populations saturées, à haute densité, sur un plan nutritionnel relativement bas (Mech 1975), et inversement, les femelles seraient favorisées dans les populations à faible densité où le plan nutritionnel est plus élevé. La prépondérance des femelles dans notre population en expansion semble confirmer l'hypothèse de Mech, bien que nous ayons peu de données sur les petits.

L'**immigration** dans une population est difficile à contrôler avec certitude, même dans une population aussi intensivement surveillée que la nôtre. Nous avons enregistré 1 immigrant connu et 2 immigrants possibles après la recolonisation initiale. Des résultats génétiques récents (Forbes et Boyd 1996) indiquent que l'immigration a été plus importante que ce que suggèrent nos observations directes.

La **production de petits** dans notre zone d'étude était relativement élevée par rapport aux études examinées par Fuller (1989). La seule étude avec un nombre comparable de petits produits était une population de loups fortement exploitée dans le centre-sud de l'Alaska (Ballard et al. 1987).

La **taille de la meute et la taille de la portée** survivante chez les canidés sont généralement corrélées positivement, probablement parce que les membres de la meute aident à nourrir les petits (Harrington et al. 1983). La seule corrélation négative a été observée dans une zone d'étude où la population de loups était en déclin. Nous n'avons pas trouvé de corrélation significative entre la taille de la meute et la taille de la portée ; nos résultats concordent avec ceux de plusieurs autres études (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Fuller 1989). La taille de nos meutes (Tableau 1) était supérieure à la plupart des tailles rapportées par Harrington et al. (1983), probablement parce que les taux de survie des petits et des adultes étaient élevés. Ces traits peuvent caractériser les populations réintroduites et recolonisées dans l'ouest des Etats-Unis.

La **survie** des loups est généralement plus élevée à l'intérieur de leur territoire (Messier 1985). La survie plus faible des loups en dispersion que des loups résidents a également été rapportée en Alaska par Peterson et al. (1984) où la survie des loups en dehors de leur territoire natal était la moitié de celle des loups à l'intérieur de leur territoire. Le taux de survie plus faible des loups en dispersion était probablement dû aux déplacements dans des zones non familières et à une moindre tendance des disperseurs à éviter les zones habitées (Peterson et al. 1984). Ces facteurs ont probablement aussi joué un rôle dans notre étude. De nombreux disperseurs de notre étude ont quitté la sécurité familiale du PNG et se sont rendus au Canada où la chasse et le piégeage des loups étaient légaux. Le rétablissement de la population de loups dans le sud de l'Alberta et de la Colombie-Britannique (coïncidant avec la croissance de la population dans le nord-ouest du Mont) a entraîné une libéralisation de la chasse au loup et des pratiques de contrôle, ce qui a entraîné la mort de 8 de nos loups radio-équipés

en 1994-1995. Le taux de survie pour la période août 1993-mai 1995 était inférieur au taux pour la période août 1984-juillet 1993 (0,61 vs. 0,85, $P = 0,009$). Si les mortalités de 1994-95 avaient été exclues de notre analyse, les taux de survie des loups résidents et des loups en dispersion n'auraient pas été différents. Aucune différence significative de survie liée à la dispersion n'a été trouvée au Minnesota (Fuller 1989).

Nos taux de survie des adultes et des jeunes étaient similaires aux taux les plus élevés rapportés dans la littérature (Fuller 1989). Nous avons utilisé le modèle linéaire de Fuller (1989) pour prédire un taux d'augmentation exponentiel basé sur le taux de mortalité annuel et nous avons prédit une valeur de r substantiellement plus élevée que celle que nous avons trouvée (0,32 contre 0,18). Nous pensons que cette différence peut être due en partie au fait que beaucoup de nos disperseurs ont quitté la zone d'étude et que, par conséquent, eux et leur progéniture n'ont pas été comptés. En outre, la relation entre le taux de mortalité et r resterait linéaire en cas de faible mortalité annuelle si la production de petits diminuait à mesure que la taille de la meute augmentait.

La **densité** de loups à la fin de notre étude était comparable aux densités les plus élevées rapportées par Fuller (1989 : 40). Nous nous attendons à une plus grande dispersion vers les zones adjacentes et éloignées plutôt qu'à une nouvelle augmentation de la densité dans les zones actuellement occupées.

Notre taux annuel de mortalité d'origine humaine de 0,17 est faible par rapport aux études examinées par Fuller (1989 ; fourchette = 0,15-0,68). La proportion de mortalité totale attribuée à l'homme dans notre zone d'étude était cependant élevée mais pas inhabituelle (Fuller 1989). Dans les parcs nationaux de Banff et de Kootenay, de 1986 à 1993, 28 des 29 mortalités de loups (96,6%) ont été causés par l'homme (collision avec des voitures et des trains ; P. Paquet, Banff Natl. Park, pers. commun.). Ainsi, malgré la protection, l'homme est la cause la plus fréquente de mortalité dans de nombreuses populations de loups.

Les taux de mortalité spécifiques à une cause peuvent être biaisés lorsqu'un émetteur tombe en panne mais est récupéré plus tard lorsque l'animal est tué par l'homme car l'émetteur n'aurait probablement pas été récupéré si la mort n'était pas due à l'homme (White et Garrott 1990 : 225). Cinq loups sont entrés dans cette catégorie. Par conséquent, nous avons peut-être sous-estimé les taux de mortalité non causés par l'homme.

Le taux de dispersion que nous avons documenté (44%) est plus élevé que celui de toutes les autres études que nous avons trouvées. Les taux de dispersion d'autres études allaient de 21% dans le nord-ouest du Minnesota (Fritts et Mech 1981) à 35% dans le centre-nord du Minnesota (Fuller 1989). Les taux de dispersion des jeunes de l'année et des petits augmentent pendant les augmentations de population et diminuent pendant les phases de population stable dans le Minnesota (Gese et Mech 1991). L'opportunité pour les loups qui se dispersent de réussir à établir leur propre meute dans un territoire inoccupé était élevée pendant notre étude et peut avoir été un facteur dans le taux élevé de dispersion (Boyd et al. 1995).

La **dispersion** s'est faite dans toutes les directions. Les disperseurs se sont dirigés vers le nord vers les parcs nationaux Canadiens et au-delà, vers la région de Missoula, vers l'Idaho

(Boyd et al. 1995), vers le front des Rocheuses près d'Augusta, Montana (J. Fontaine, U.S. Fish and Wildl. Serv., Helena, pers. commun.), et peut-être vers le sud du parc national de Yellowstone (S. Fain, Wildl. Forensic Lab, Ashland, Oreg., perscommun.). En estimant le taux de croissance de la population des meutes adjacentes dans notre zone d'étude, nous avons sous-estimé l'effet de la population du PNG sur la croissance de la population à une plus grande échelle.

Le parc national des Glaciers a été dépourvu de population reproductrice de loups des années 1930 jusqu'en 1986 (Ream et al. 1989), bien que des dispersions occasionnelles aient été signalées pendant toute cette période (Singer 1979). Les actions humaines autour du parc ont certainement joué un rôle dans cette absence (Curnow 1969), mais le rôle des facteurs génétiques ou d'autres facteurs biologiques est inconnu.

Le parc national des Glaciers restera probablement une zone centrale importante pour les loups qui se dispersent dans l'ouest des États-Unis. Les loups ont un taux de reproduction élevé et le rétablissement des loups devrait se faire relativement rapidement dans la zone de rétablissement du nord-ouest du Montana si la connectivité avec les populations de loups plus au nord est maintenue et si les taux de mortalité dus à l'homme restent relativement bas.