

L'immigration des cerfs de virginie et son rôle dans la prédation des loups

WHITE-TAILED DEER MIGRATION AND ITS ROLE IN WOLF PREDATION¹

REED L. HOSKINSON, Department of Entomology, Fisheries and Wildlife, University of Minnesota, St. Paul 55101²
L. DAVID MECH, U.S. Fish and Wildlife Service, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland 20810³

J. WILDL. MANAGE. 40(3):429-441

Résumé

Dix-sept cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) ont été marqués par radio dans les zones d'hiver et suivis pendant 17 mois chacun (881 emplacements) de janvier 1973 à août 1974 dans la forêt nationale centrale Supérieure, au nord-est du Minnesota, à la suite d'un déclin drastique du nombre de cerfs. Dix loups (*Canis lupus*) de 7 meutes de la même région ont été radio-trackés avant et/ou pendant la même période (703 localisations). Les cerfs avaient des aires d'hivernage d'une superficie moyenne de 26,4 ha. La migration de printemps a eu lieu du 26 mars au 23 avril et était liée à la perte de la couverture neigeuse. Les cerfs ont généralement migré vers l'ENE en ligne droite sur des distances de 10,0 à 38,0 km jusqu'aux aires d'été. Deux faons n'ont pas migré. L'arrivée sur les territoires d'été a eu lieu entre le 19 avril et le 18 mai, et les territoires d'été ont varié de 48,1 à 410,4 ha. La migration vers les mêmes zones d'hiver a eu lieu début décembre, coïncidant avec l'accumulation de neige et les basses températures. Le regroupement social semblait le plus fort pendant la migration et le parcage d'hiver. La survie des cerfs marqués par radio a été étudiée jusqu'au 1^{er} mai 1975. Quatre cerfs ont été tués par des loups, un a été braconné et un s'est noyé. L'âge moyen des cerfs capturés était de 5,4 ans et la survie minimale estimée après la capture était de 2,6 ans, ce qui donne une survie minimale totale estimée à 8,0 ans. Ce taux de survie exceptionnellement élevé semble être lié au fait que les aires d'hivernage et d'estivage de ces cerfs étaient situées en bordure des territoires des meutes de loups plutôt qu'au centre. De plus, la plupart des territoires d'été des cerfs marqués par radio étaient situés le long de voies d'eau importantes où les cerfs pouvaient échapper aux loups.

INTRODUCTION

Cette étude a été motivée par une diminution drastique du nombre de cerfs de Virginie tués par les loups en hiver dans la moitié orientale éloignée de la zone de canoë des eaux limitrophes (BWCA), dans la forêt nationale Supérieure, au nord-est du Minnesota. Les cerfs qui y passaient traditionnellement l'hiver avaient succombé à une série d'hivers rigoureux et à la prédation des loups en 1971-1972 (Mech, données non publiées). Nous avons émis l'hypothèse que, depuis lors, les cerfs qui occupaient cette région en été ont migré vers l'est, jusqu'au à la zone à cerfs du lac Supérieur, ou vers l'ouest jusqu'aux parcs situés près d'Ely, à quelque 96 km du lac Supérieur.

Pour commencer à vérifier cette hypothèse et pour connaître certains détails des mouvements des cerfs, nous avons capturé des cerfs vivants dans des zones d'hiver, nous les avons équipés de colliers émetteurs (Cochran et Lord, 1963) et nous avons suivi leurs mouvements saisonniers. Ces zones d'hiver ont été choisies parce qu'elles faisaient partie des rares endroits où il existait des concentrations de cerfs dans la région d'Ely. Les données sur

les cerfs ont été complétées par des données sur les territoires des meutes de loups dans la même région afin de mieux comprendre la prédation des loups sur les cerfs. L'étude s'est déroulée de janvier 1973 à septembre 1974.

Nous souhaitons remercier J. M. Peek, P. A. Jordan et R. B. Brander pour leurs conseils et l'administration de certaines parties de cette étude ; M. E. Nelson pour l'utilisation de données non publiées ; J. Wambaugh, B. Waddell, F. Thunhorst et J. Renneberg pour l'aide apportée sur le terrain. Renneberg pour leur aide dans le travail sur le terrain ; les pilotes D. Glaser, R. Hodge, O. Clemenson, D. Mahl et P. Magie pour leurs vols habiles et prudents ; U. S. Seal pour ses analyses et son interprétation des échantillons de sang ; et le Minnesota Department of Natural Resources et la Superior National Forest pour les permis et le soutien logistique. P. A. Jordan a effectué une révision critique du manuscrit.

AIRE D'ETUDE

La zone d'étude (Fig. 1) s'étendait de 24 km à l'ouest d'Ely à 64 km à l'est, et de 32 km au sud à 32 km au nord d'Ely, dans le centre de la Superior National Forest (92° W, 48° N). Les forêts sont des forêts de transition entre les types boréal et décidu (Maycock et Curtis 1960). Dans les 4 047 km² de la BWCA, les forêts forment une mosaïque de plusieurs grands blocs de peuplements vierges (Heinselman 1970), dont 80 à 90% ont été brûlés une à plusieurs fois au cours des 300 à 400 dernières années (Heinselman 1969, 1973). Environ 40% de la BWCA n'a jamais été directement modifiée par l'homme (Heinselman 1970 : 11). La plupart des cerfs de cette étude ont été capturés dans la zone de Garden Lake (Fig. 1), près de la centrale électrique de Winton. La zone a été exploitée et brûlée entre 1900 et 1910 (M. L. Heinselman, communication personnelle).

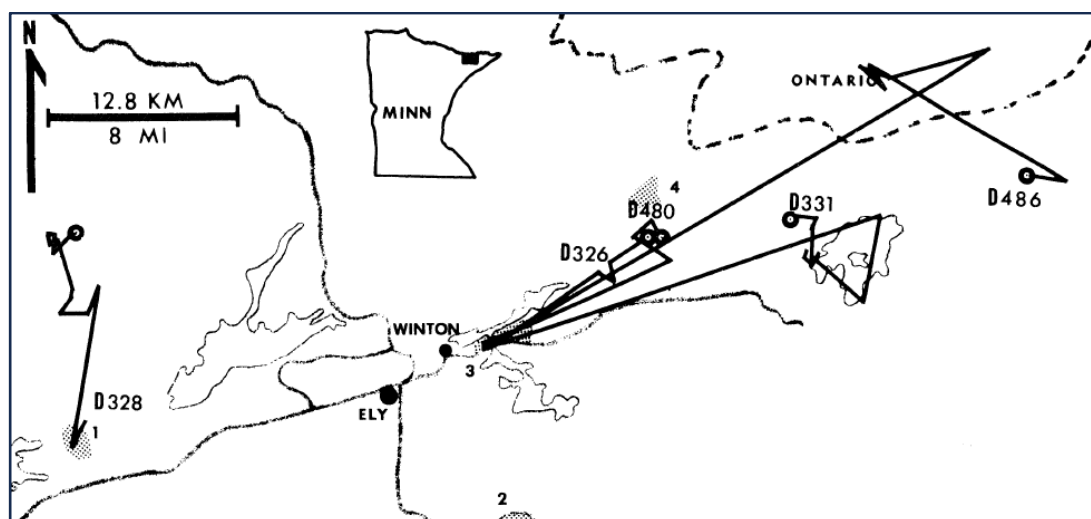


Fig. 1. La zone d'étude, y compris les zones d'hivernage dans lesquelles les cerfs ont été capturés. Zone d'hivernage: 1, Mud Creek ; 2, Kawishiwi Laboratory ; 3, Garden Lake ; 4, Hoist Bay. Les lignes indiquent les migrations du printemps 1973 des cerfs radiomarqués vers les aires d'été

Les employés de la centrale électrique ont nourri artificiellement les cerfs avec des céréales, des fruits et des produits de boulangerie périmés pendant plusieurs des 25 dernières années (E. J. Hautala, communication personnelle). Au cours de cette étude, l'alimentation a été minimale, voire inexistante. En 1953, la zone du lac Garden était estimée à 130 ha (Erickson et al. 1961 : 61), mais au milieu des années 1960, elle faisait partie d'une zone d'hivernage plus vaste qui s'étendait sur environ 16 km à l'est-nord-est le long de la route pavée Fernberg

et d'un chapelet de lacs et de crêtes au nord-est et au sud-ouest de cette route, sur plusieurs kilomètres. La zone d'hivernage du lac Garden, contenant peut-être 50 cerfs, était l'un des quelques petits segments restants de l'aire de concentration plus large. Environ 89% de la zone de Garden Lake était constituée de terres hautes, le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le tremble (*Populus tremuloides*) étant les plus courants dans la canopée. Les trois autres cours étudiées (Fig.1) étaient généralement similaires à celle-ci en termes de végétation et de topographie.

Les loups habitent l'ensemble de la zone d'étude et sont probablement la cause principale de la mortalité (Stenlund 1955, Mech et Frenzel 1971). Bien que les cerfs prédominent dans leur régime alimentaire, les loups se nourrissent également de castors (*Castor canadensis*) et d'orignaux (*Alces alces*). Les loups vivent en meutes, avec des territoires allant de 125 à 310 km² (Mech 1974 : 320) ou en **solitaires nomades** (Mech 1972, 1973). Leur densité moyenne dans la Superior National Forest a été estimée à 1 loup/26 km² en 1971-72, quand apparemment tous les territoires étaient occupés (Mech 1973 : 2).

Depuis 1968-69, le nombre de cerfs dans la zone d'étude a diminué de façon précipitée (Mech, données non publiées). Pendant l'hiver, les seuls cerfs qui restaient dans les quelques 3 840 km² de l'est de la forêt nationale du lac Supérieur étaient confinés à quelques zones de concentration éparses, comme la zone d'hivernage du lac Garden.

METHODE

Plusieurs cerfs ont été capturés de janvier à mars 1973 et d'octobre 1973 à la mi-avril 1974 dans quatre zones d'hivernage (Fig. 1, 2) à l'aide de pièges « Oregon » appâtés avec du cèdre blanc (*Thuja occidentalis*), du maïs, de l'avoine ou du blé. La plupart ont été immobilisés avec de l'étorphine (M99) ou du chlorhydrate de phencyclidine (Sernylan, Bio-ceutics Laboratories, Inc.), chacun combiné avec la moitié du chlorhydrate de promazine (Sparine, Wyeth Laboratories, Inc.) (Seal et al. 1970). Certains cerfs ont été capturés dans les mêmes zones avec un fusil Cap-Chur (Palmer Chemical and Equipment Company) et les mêmes médicaments.

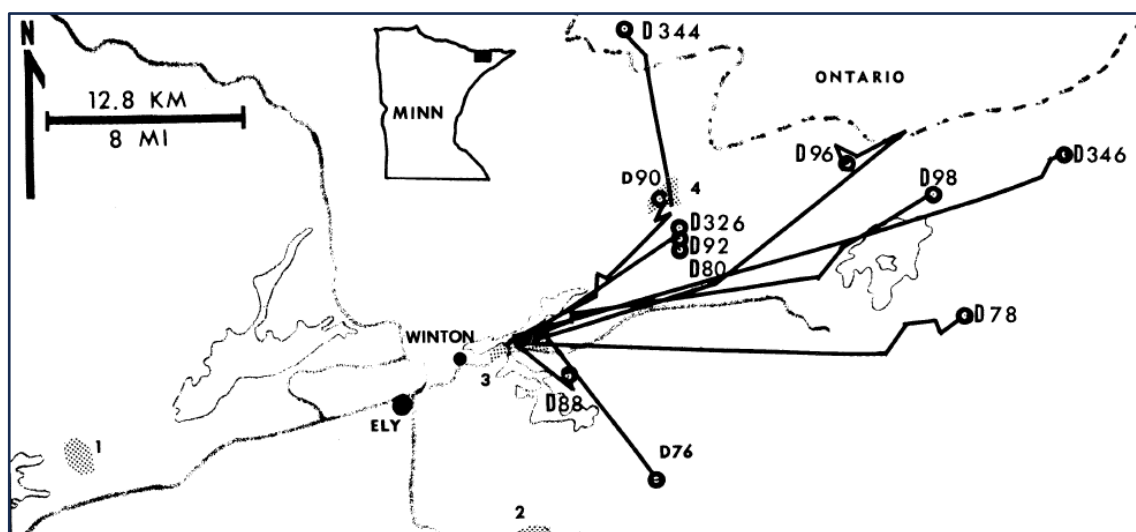


Fig. 2. Migrations de cerfs marqués par radio au printemps 1974. Les zones d'hivernage sont les mêmes que ceux de la Figure 1

Les cerfs ont été sexés, marqués à l'oreille, pesés lorsque c'était possible et vieillis en fonction de l'usure et du remplacement des dents (Severinghaus 1949). Ceux qui sont morts ont été

vieillis par sectionnement des incisives (Gilbert 1966). Au cours de l'hiver 1973-74, des échantillons de sang ont été prélevés sur la plupart des cerfs et des analyses de 24 paramètres hématologiques, chimiques et endocrinologiques ont été effectuées et interprétées (Seal et al. 1972, communication personnelle).

Toutes les biches adultes capturées en 1973 et tous les mâles capturés en 1974 ont été équipés de colliers émetteurs radio pesant environ 760 g et fabriqués par le laboratoire de bioélectronique de l'Université du Minnesota ou par AVM Instrument Co. à Champaign, Ill. En décembre 1973, toutes les radios ont cessé d'émettre lorsque la température a atteint -17,8°C, mais elles ont repris fin avril 1974 lorsque la température a atteint -3,3°C.

Pendant l'hiver, les cerfs ont été suivis par triangulation à l'aide d'antennes tenues à la main ou montées sur des tours (Marshall et Kupa, 1963). Les emplacements ont été déterminés en moyenne **trois** fois par semaine à la fin de l'hiver. Le reste de l'année, un avion Piper PA-18A-150 Super Cub a été utilisé pour localiser les cerfs en moyenne cinq fois par semaine pendant la migration et trois fois par semaine dans les aires d'été. La portée du signal était en moyenne de 9,7 km à 300 m AGL. La technique de repérage a été décrite par Mech (1974). Une recherche visuelle de chaque animal a également été effectuée ; la fréquence d'observation a varié de 3 pour cent en été à 43 pour cent en hiver. L'erreur de localisation diffère d'un pilote à l'autre et augmente avec la vitesse du vent, de 7 à 76 m (Hoskinson 1976 : 138).

Les loups participant à cette étude ont été capturés vivants, anesthésiés, marqués par radio et radio-trackés dans le cadre d'autres études (Mech et Frenzel 1971, Mech 1972, 1973, 1974). De décembre à la mi-mars, les loups ont été suivis depuis les airs tous les jours lorsque le temps le permettait et, le reste de l'année, environ deux fois par semaine.

Les données météorologiques ont été obtenues auprès de la station du Bureau météorologique des États-Unis située à la centrale électrique de Winton, à Winton, dans le Minnesota. Les données sur la couverture nuageuse ont été obtenues auprès de la Minnesota Power and Light Co. (données non publiées).

RESULTATS

Données de capture et de télémétrie

Trente-cinq cerfs ont été capturés, dont 3 deux fois, et 26 ont été équipés de colliers émetteurs. Sur ces 26 cerfs, 17 ont été suivis jusqu'à 17 mois (Tableau 1). Les autres n'ont fourni aucune donnée sur leurs déplacements, en raison de la défaillance de l'émetteur ou de la mort liée à la capture.

Sur les 11 faons capturés, seulement 2 étaient des femelles, un écart significatif par rapport à un ratio 50:50 ($P < 0,05$) ; 21 des 24 adultes étaient des femelles, un écart hautement significatif ($P < 0,005$).

Les analyses de sang prélevées au printemps 1974 sur quatre faons mâles et sept biches adultes ont indiqué qu'ils étaient en condition modérément bonne à excellente, selon les valeurs comparatives de chimie du sang et d'hématologie pour la saison de l'année (U. S. Seal, communication personnelle). Deux faons mâles (avec des incisives caduques et des

« boutons ») piégés près du laboratoire de Kawishiwi (Fig.1) le 25 octobre et le 6 novembre 1973 pesaient 53,5 et 59,4 kg et étaient parmi les plus lourds jamais rapportés (Erickson et al. 1961, Ils continuaient à grandir rapidement, comme en témoignent les taux sériques élevés de phosphatase alcaline, de phosphore et de calcium (U. S. Seal, communication personnelle) ; selon des études en cours (Seal et al., données non publiées), leurs taux élevés de thyroxine indiquaient un excellent niveau de nutrition.

Tableau 1. Informations générales sur les cerfs dont les déplacements ont été étudiés dans le nord-est du Minnesota^a

Deer no.	Age at capture (days)	Sex	Wt (kg)	Minimum survival time after capture (days)	Number of locations						
					Winter migration 1972-73	Spring migration 1973	Summer 1973	Fall migration 1973	Winter 1973-74	Spring migration 1974	Summer 1974
D76	2,526 ^b	F	61.8	200					3	4	29
D78 ^c	2,526 ^b	F	62.7	389					1	7	24
D80 ^c	2,526 ^b	F	55.5	391					30		3
D82	309	F	31.8	338						39 ^d	
D88	5,039	F	54.4	23					2	13	
D90 ^c	295	M		315					10	16	18
D92	294	M	37.3	268					10		23
D96 ^c	2,526 ^b	F	63.2	407					27	6	5
D98 ^c	2,526 ^b	F		359					3	18	17
D326	2,526 ^b	F	54.6	779	5	4	66		13		32
D328	2,110	F	45.5	251	5	12	55	4			
D331	1,395	F	58.2	355	4	12	52	9	6		
D342 ^c	159	M	59.6	328				79 ^e			
D344	975	M	84.1	342					4		24
D346	2,526 ^b	F	77.7	362					11		27
D480	2,526 ^b	F	61.4	227	5	3	55				
D486	2,526 ^b	F	68.2	389	11	7	55		13		
Total	33,310 days			5,723 days	30	38	283	13	133	64	202
Mean	91.3 years			15.7 deer years							
	5.4 years ^f			2.6 years/death (6 deaths)							

^a Tous les cerfs capturés dans la zone d'hivernage du lac Garden, sauf : D328, zone du ruisseau Mud ; D342, zone du laboratoire Kawishiwi ; D344, zone de la baie Hoist (lac Basswood).

^b Ces animaux n'étaient âgés qu'à l'âge adulte ; nous leur avons donc attribué l'âge moyen de huit cerfs adultes qui ont été âgés avec précision au cours de cette étude, par sectionnement des incisives (Gilbert 1966) lorsque c'était possible. Cet échantillon comprenait quatre cerfs morts peu après leur capture et quatre autres qui ont péri.

^c Échantillon de sang prélevé.

^d Les données ont été obtenues du 5 avril 1974 au 10 août 1974, mais l'animal n'a pas migré. Ces lieux n'ont pas été inclus dans les totaux.

^e Les données ont été obtenues du 6 novembre 1973 au 14 août 1974, mais l'animal n'a pas migré. Ces lieux n'ont pas été inclus dans les totaux.

^f L'âge moyen de l'ensemble de l'échantillon de 35 cerfs capturés était de 4,8 ans. La différence n'était pas suffisante pour annuler les conclusions basées sur l'âge moyen de l'échantillon radiomarké pour lequel la survie a pu être estimée.

Environ 80% des emplacements des cerfs ont été déterminés à partir de l'air pendant 289 heures de vol. Le domaine vital hivernal de 10 cerfs de la zone du lac Garden, basé sur 5 à 30 localisations par cerf, était en moyenne de 26 ha, 8 des 10 cerfs ayant moins de 34 ha (méthode de la surface minimale, Mohr 1947). Ces aires d'hivernage se trouvaient toutes dans une zone de 318 ha dans laquelle plusieurs cerfs non marqués ont également hiverné.

Dans les aires de répartition des 17 cerfs radio-marqués, nous avons obtenu des données sur les territoires des meutes de loups de la part de 10 membres de 7 meutes de loups avant ou pendant cette étude. Environ 170 heures de vol ont permis d'obtenir 703 emplacements utilisés pour déterminer les territoires des meutes de loups.

Tableau 2. Données sur la migration des cerfs marqués par radio

Deer	Start of migration	Days in migration ^a	Distances between winter and summer ranges (km)	Minimum distance traveled ^b (km)
1973				
D326	2 Apr (13) ^c	17	13.4	17.5
D328	26 Mar (6)	51	14.0	27.5
D331	3 Apr (14)	45	22.5	42.2
D480	3 Apr (14)	16	14.8	19.2
D486	19 Apr (30)	29	38.0	52.8
Av			20.6	31.9
1974				
D76	19 Apr (29)	5	12.4	12.7
D78	13 Apr (23)	12	28.5	30.8
D80			13.8	13.4 ^d
D96			24.6	37.4
D98	22 Apr (32)	7	28.7	41.2
D326			13.4	14.3
D346	20 Apr (30)	3	37.8	36.2 ^d
Av (does)			22.7	26.6
D90	23 Apr (33)	9	14.2	18.4
D92			14.3	14.3
D82			0.0	0.0
D342			0.0	0.0
Av (fawns)			7.1	8.2
D344			10.0	9.5 ^d

^a Seuls les cerfs dont la date de départ du parc d'hiver et d'arrivée sur les parcours d'été est connue ont été utilisés.

^b Somme de toutes les distances en ligne droite entre les localisations successives pendant la migration.

^c Les nombres entre parenthèses correspondent au nombre de jours après l'équinoxe de printemps.

^d Ces distances sont inférieures aux distances en ligne droite car elles ont été mesurées de la limite de l'aire d'hivernage à la limite de l'aire d'estivage et aucune localisation intermédiaire n'a été trouvée.

Migration de printemps

Cinq cerfs radio-marqués ont été localisés presque quotidiennement dans les zones d'hivernage au début du printemps 1973, et 13 en 1974, y compris D326 dans les deux années. Tous les cerfs étudiés en 1973 ont migré, mais en 1974, deux faons n'ont pas migré. L'un a été observé trois fois au début du printemps en compagnie d'une biche, et l'autre deux fois, apparemment seul.

La migration de printemps a été définie comme un départ de la zone d'hivernage, sans retour au printemps. Le début de la migration printanière coïncide chaque année avec la perte de la couverture neigeuse, l'augmentation de la température et la diminution de la couverture nuageuse. Du 1^{er} au 15 mars 1973, le ciel était nuageux 75% du temps et la température maximale quotidienne était inférieure à 4,4°C tous les jours sauf trois. Le 26 mars, il ne restait plus que 7,6 cm de neige au sol, la température maximale quotidienne avait dépassé 4,4°C tous les jours de la semaine précédente et le ciel avait été dégagé ou partiellement nuageux plus de 85% du temps. La neige a disparu le 29 mars.

Un cerf a quitté sa zone dans la nuit du 26 mars et trois autres l'ont quittée le 3 avril. Seul le cerf D486 est resté dans sa zone après le 3 avril. Du 9 au 12 avril, elle n'était pas à portée des antennes terrestres. Le 12 avril, 15 cm de neige sont tombés, et le lendemain matin, elle était de retour dans la zone. La neige a disparu le 14 avril, mais la température maximale quotidienne est tombée en dessous de zéro le 16 avril pour la première fois depuis 30 jours ; le cerf D486 est resté dans la zone. Le 18 avril, la température a dépassé 15,6°C pour la première fois du printemps, et la nuit du 19 avril, D486 a commencé à migrer.

Le printemps est arrivé plus tard en 1974. Le 4 avril, l'épaisseur de la neige atteignit 61 cm, le maximum de l'hiver 1973-74. La température a dépassé 10°C pour la première fois le 9 avril, mais le ciel avait été nuageux ou partiellement nuageux pendant plus de 72% des 9 jours précédents, et il restait 46 cm de neige. Pendant une semaine à partir du 15 avril, la température quotidienne a atteint ou dépassé 10°C, et le 17 avril, la neige avait disparu.

Le cerf D88 a quitté la zone de Garden Lake les 6 et 7 avril mais n'a parcouru qu'environ 4,8 km. Il s'est déplacé d'environ 0,2 km vers la zone dans la nuit du 13 avril et a été tué par des loups. Le 13 avril, le cerf D78 s'est déplacé à 3,2 km à l'est de la zone, où il est resté au moins jusqu'au 20 avril, et le 26 avril, il est arrivé sur son territoire d'été. Un autre cerf a migré de la zone du lac Garden le 19 avril, 2 jours après la disparition de la neige, et 5 autres, dont le cerf D98, sont partis au cours des 4 jours suivants. Cependant, 10 cm de neige sont tombés le 22 avril et D98 s'est arrêté à 8 km à l'est de la zone. La neige a fondu le jour suivant, et 2 jours plus tard, D98 a continué sur son territoire d'été.

L'un d'eux, D96, s'est déplacé de 1,1 km à l'est de la zone le 28 avril, mais le 29, la température a chuté jusqu'au point de congélation et il est revenu. L'après-midi, il a de nouveau parcouru plus de 1,6 km à l'est, mais le 1^{er} mai, il était de nouveau de retour. Le 3 mai, elle était à nouveau à l'est de la zone, et le 9 mai, elle était à 8,5 km à l'est. L'autre cerf, D80, a quitté la zone les 9 et 10 mai.

La neige est restée 20 jours de plus en 1974, et le départ des cerfs de la zone d'hivernage a eu lieu 2 semaines plus tard (Tableau 2) qu'en 1973 ($t = 2,315$, 8 df, $P < 0,05$). Le nombre de jours que les cerfs ont passé à migrer (Tableau 2) était en moyenne de 31,6 en 1973 et de 7,2 en 1974. La corrélation entre la durée de la migration et le début de la migration pour les deux années combinées (Fig. 3) a montré une forte corrélation inverse ($r = -0,72$, 9 df, $P < 0,05$), principalement en raison des différences entre les deux années. Ceci indique toutefois que plus les cerfs quittent les zones d'hivernage tard, moins ils passent de temps à migrer.

En 1973, la **distance** moyenne en ligne droite entre les centres d'activité d'hiver et d'été (Hayne 1949) était de 20,6 km et la plus longue de 38,0 km (Tableau 2, Fig. 1). La distance minimale de déplacement, estimée en totalisant les distances entre les emplacements successifs pendant la migration (Tableau 2), était en moyenne de 31,9 km, et la plus longue de 52,8 km.

Les cerfs D326 et D480, toujours trouvés ensemble dans la zone d'hivernage du lac Garden, occupaient des territoires d'été 1973 qui se **chevauchaient** et ont pris à peu près le même temps pour migrer, bien qu'ils soient partis à un jour d'intervalle et qu'ils aient pris des itinéraires différents. Deux autres cerfs de cette zone d'hivernage (D331 et D486) et un de celle de Mud Creek (D328) ont passé de 29 à 45 jours en migration et se sont attardés dans des sites intermédiaires avant d'arriver sur leurs territoires d'été le 16 ou le 18 mai.

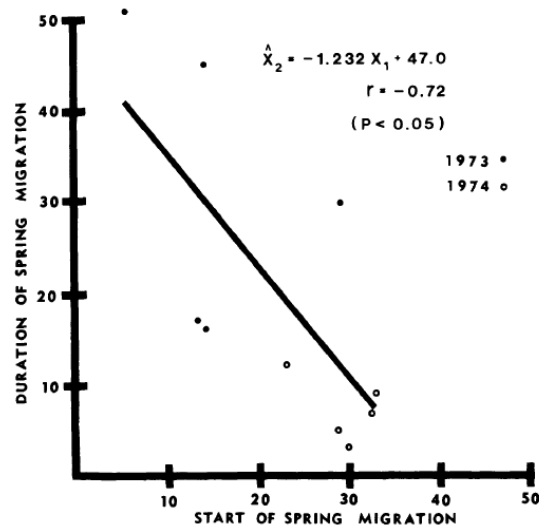


Fig. 3. Corrélation entre la durée de la migration (en jours) et le début de la migration (en jours après l'équinoxe de printemps), printemps 1973 et 1974 confondus

Au printemps 1974, 7 biches adultes ont été suivies dans la région du lac Garden, dont D326, également étudiée en 1973 (Fig. 2). La distance moyenne entre les centres d'activité d'hiver et d'été de ces biches était de 22,7 km, la plus longue étant de 37,8 km. La distance minimale moyenne parcourue était de 26,6 km.

Un mâle adulte (D344) hivernant dans la zone de Hoist Bay s'est déplacé de 10,0 km vers son aire d'été, et 2 faons mâles de la zone d'hivernage du lac Garden ont parcouru environ 14,2 km vers leur aire d'été.

La migration à partir de la zone d'hivernage du lac Garden s'est faite vers le nord-est (Fig. 1, 2). Tous les cerfs de cette zone d'hivernage se sont dispersés dans un angle de 85° centré sur N 88° E, et, à l'exception du cerf D76, ils se sont dispersés dans un angle de seulement 40° centré sur N 66° E.

Domaines d'été

Les dates d'arrivée dans les domaines vitaux d'été ont été déterminées rétrospectivement après que les emplacements d'été aient défini les limites. En 1973, les cerfs marqués par radio sont arrivés dans leurs domaines vitaux d'été du 19 avril au 18 mai, et en 1974 du 23 avril au 2 mai. Ces dates d'arrivée n'étaient pas significativement différentes entre les années ($t = 1,399$, 8 df, $P > 0,10$), ce qui indique à nouveau qu'une migration plus rapide compense un départ plus tardif des zones d'hivernage.

Les domaines vitaux d'été varient en taille de 48 à 410 ha, avec des limites de confiance à 95% de 147 à 275 ha. Il n'y avait pas de différence significative entre les années ($t = 0,072$, 12 df, $P > 0,50$) ou les sexes ($t = 0,071$, 12 df, $P > 0,50$). Deux faons qui n'ont pas migré, D82 et D342, occupaient des domaines vitaux de 191 et 361 ha.

Dans deux cas, les territoires d'été des cerfs se chevauchent. Une zone, située à 37,8 km de la zone d'hiver, a été utilisée par un cerf en 1973 et un autre en 1974. Leurs centres d'activité n'étaient séparés que de 1,1 km et les aires de répartition se chevauchaient à 43%. Une autre zone, située à 13,7 km de la zone d'estive, a été utilisée en 1973 par D326 et D480, dont les

centres d'activité étaient distants de 1,3 km et dont les aires de répartition se chevauchaient à 47%. Le cerf D326 a estivé dans la même zone en 1973 et 1974. De plus, D92 (le faon de D326) et D80 ont migré dans la même zone au printemps 1974 que D326.

Les aires d'été des cerfs avaient en général **trois caractéristiques communes** : tout d'abord, la plupart se trouvaient dans des zones coupées et/ou brûlées au début des années 1900, bien qu'il y ait eu une quantité considérable de forêt vierge à proximité. **Deuxièmement**, 13 des 16 territoires d'été étaient bordés au moins d'un côté par des lacs.

La taille des aires de répartition bordant l'eau n'était pas significativement différente de celle des aires situées à l'intérieur des terres ($t = 0,112$, 14 df, $P > 0,50$). **Troisièmement**, les territoires d'été étaient généralement situés de façon similaire par rapport aux territoires des meutes de loups, un sujet qui sera discuté plus tard.

Migration d'automne

Les données sur la migration automnale n'ont été obtenues que pour trois cerfs en 1973. Un cerf a perdu son collier avant de migrer, et un autre a commencé à migrer et a été tué à 1,6 km par des loups entre le 19 et le 28 novembre. Parmi les trois autres cerfs, D326 a quitté son terrain d'été quelque temps après le 29 novembre et est retourné dans son ancien terrain d'hiver le 6 décembre, date de la première accumulation de neige (7,6 cm) et date de la première chute de température à environ -18°C . Le cerf D331 était également revenu à 17,5 km de son terrain à cette date et a été observé du haut des airs de 1245 à 1420. Elle était accompagnée de trois autres cerfs adultes, alors que les deux fois où elle avait été observée en été, elle était seule. Le troisième cerf a quitté son territoire d'été à peu près au même moment et était revenu à 11,3 km de sa zone d'hivernage le 6 décembre, mais il est resté là toute la journée, à 30,6 km de la cour. La température a chuté à $-18,9^{\circ}\text{C}$ ce jour-là et est remontée à $-1,1^{\circ}\text{C}$ le lendemain. Le 7 décembre à 14 h 55, le cerf était retourné dans son territoire d'été.

Aucune localisation télémétrique n'a pu être déterminée après le 7 décembre en raison d'une défaillance de la batterie. Cependant, les 3 cerfs marqués par radio ont été identifiés visuellement 3 à 10 fois entre janvier et mars 1974 dans leur cour d'hiver.

Groupement social

Les cerfs marqués par radio dans la zone d'hivernage du lac Garden formaient des **groupes sociaux distincts**, et les membres restaient ensemble presque continuellement, avec seulement une association occasionnelle entre les groupes. Les cerfs D326 et D480 ont été observés ensemble et avec un faon à chacune des quatre fois où ils ont été vus au début du printemps 1973. L'hiver suivant, le cerf D326 et le faon mâle D92 ont été observés ensemble cinq des six fois où ils ont été vus à la fin de l'hiver 1973-74, et ont été accompagnés trois fois par la biche D80 et un faon non marqué. D92 était apparemment le faon de D326, car ils ont voyagé ensemble en avril 1974 vers l'aire de répartition de D326 en 1973. D80 a quitté zone d'hivernage 26 jours après D326 et D92, mais a migré vers la même zone utilisée par D326 les deux étés. D92 est resté avec D326 dans leur territoire d'été jusqu'en mai. Cet animal (alors un jeune d'un an) n'a pas été comptabilisé pendant le reste de l'été 1974 mais a été retrouvé le 16 septembre dans le parc d'hiver alors que D326 était toujours dans son territoire d'été.

Nos observations de D331 migrant avec trois autres cerfs à l'automne suggèrent que la réunion sociale a lieu avant la mise en zone d'hiver.

Il semble donc que la population de cerfs hivernant dans notre zone d'étude était composée de groupes matriarcaux (Hawkins et Klimstra 1970) formés avant la sortie de la zone d'hivernage, avec des individus retournant chaque été dans leurs aires respectives.

Taux de survie

Pour estimer la survie minimale moyenne des cerfs après leur radio-marquage, nous avons totalisé les jours de survie depuis la capture jusqu'à la mort, ou jusqu'au 1^{er} mai 1975 si le cerf était encore en vie, et nous avons divisé ce total par le nombre de morts. Pour estimer la durée de vie moyenne minimale, nous avons ajouté cette estimation de survie à l'âge moyen du cerf au moment de la capture. Les cerfs ont survécu à un total minimum de 5 723 jours-cerfs, soit 15,7 années-cerfs (Tableau 1). Au cours de cette période, six cerfs radiomarqués sont morts. Ajouté à l'âge moyen estimé des cerfs lors de leur capture, 5,4 ans, cela donne une durée de vie moyenne minimum estimée à 8,0 ans.

Facteurs de mortalité

Sur les six cerfs qui sont morts alors que leur émetteur fonctionnait, les quatre plus âgés ont été tués par des loups, un jeune d'un an a été braconné et un autre jeune d'un an s'est noyé au début de l'hiver (en général, les cerfs munis d'un collier radio n'ont pas été soumis à la chasse humaine car ils habitaient des zones inaccessibles pendant la saison de la chasse).

Interactions entre cerfs et loups

La localisation des zones à cerfs par rapport aux territoires des meutes de loups est d'une importance considérable. Trois des quatre zones d'hivernage que nous avons étudiées étaient clairement situées en bordure de territoires de meutes de loups, et la quatrième, la zone d'hivernage de Mud Creek, se trouvait à moins de 3,2 km d'une bordure (Fig. 4). Trois meutes de loups surveillaient la zone d'hivernage du lac Garden, dans laquelle 14 des cerfs munis d'un collier ont hiverné, et une zone d'activité humaine considérable constituait la quatrième frontière. Il est possible que les meutes aient visité les zone d'hivernage, mais nous ne les y avons que rarement localisées.

Les aires d'été des cerfs marqués par radio ont également été localisées de manière frappante le long des limites des territoires des meutes de loups (Fig. 4). Sur les 16 cerfs dont les aires d'été étaient connues pour 1973 et/ou 1974, 13 d'entre eux, y compris 2 qui n'ont pas migré, ont passé l'été le long des limites du territoire, 2 autres ont vécu à moins de 2,4 km des limites, et 1 a vécu là où il n'y avait pas de loups marqués.

DISCUSSION

Les travaux antérieurs ont établi que les cerfs retournent généralement dans les mêmes zones d'hivernage année après année et qu'ils en migrent loin au printemps, généralement dans une direction générale à partir de chaque zone (Verme 1973). En raison des limites méthodologiques des études antérieures, il n'a cependant pas été possible de déterminer avec précision la date exacte du départ des cerfs des zones d'hivernage et celle de leurs arrivées sur leurs zones d'été, et si les parcours d'été restaient les mêmes chaque année.

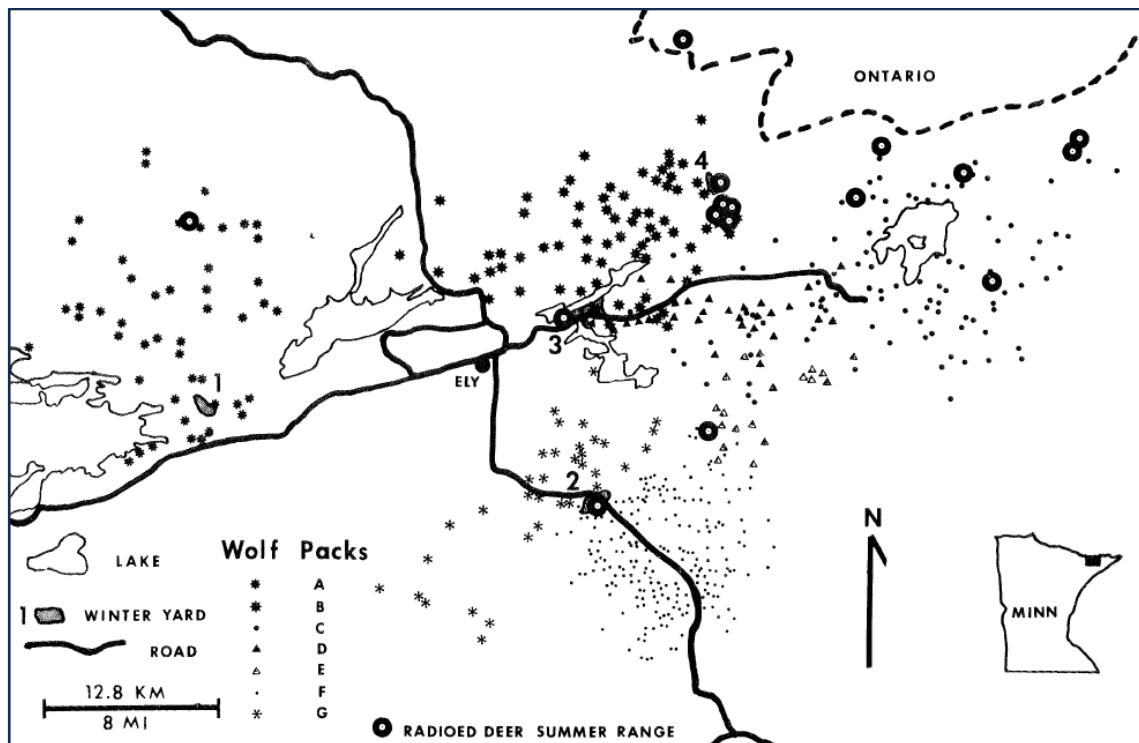


Fig. 4. Zones d'hivernage et domaines d'été des cerfs marqués par radio en relation avec les territoires des meutes de loups. Les Zones d'hivernage sont les mêmes que dans la Fig. 1. Territoires des meutes de loups : A, meute de Glenmore L. ; B, meute de Newton L. ; C, meute de Ensign L. ; D, meute de Greenstone L. ; E, meute de Pagami L. ; F, meute de Harris L. ; G, meute de Birch L.

La présente étude commence à combler ces lacunes. Les cerfs pour lesquels des données sont disponibles pour deux étés (D326) ont utilisé la même zone chaque année. Les distances entre les aires d'été et d'hiver étaient similaires à celles trouvées par les chercheurs précédents mais étaient considérablement inférieures aux plus longues distances rapportées (Carlsen et Farmes 1957, Dahlberg et Guettinger 1956 : 55, Verme 1973, Rongstad et Tester 1969).

Nos données confirment l'hypothèse de Verme (1973 : 550) selon laquelle « les cerfs sont impatients de quitter leur zone d'hivernage dès que les conditions météorologiques (principalement les facteurs liés à l'accumulation de neige) leur permettent de se déplacer librement », ainsi que la conclusion de Verme et Ozoga (1971) selon laquelle une chute brutale de la température est importante pour déclencher la migration vers la zone d'hivernage. Les données concordent également avec les conclusions de Rongstad et Tester (1969) selon lesquelles les cerfs migrent parfois directement depuis la zone d'hivernage, mais qu'à d'autres moments, ils partent et reviennent plusieurs fois d'abord.

Notre étude indique que la durée de la migration printanière dépend de sa date de début, une date plus tardive entraînant une migration plus rapide vers les zones d'estivage, de sorte que la plupart des cerfs atteignent leurs zones d'estivage au début du mois de mai. On ne sait pas si cette tendance est liée à la naissance imminente des faons, à la phénologie des plantes ou à d'autres facteurs.

Une analyse détaillée de la végétation des aires d'hivernage et d'estivage des cerfs migrateurs n'a pas été effectuée, de sorte que nous ne connaissons pas le rôle des besoins et des préférences alimentaires dans la migration. Cependant, un faon mâle (D90) qui a hiverné

dans la zone d'hivernage du lac Garden a migré de 14,0 km vers la zone de Hoist Bay pour l'été, alors qu'un mâle adulte (D344) qui a hiverné dans la zone de Hoist Bay a migré presque aussi loin vers une autre zone pour l'été (Fig. 2). Cela va à l'encontre d'une explication nutritionnelle du moment de l'arrivée sur le territoire d'été.

En raison de notre petit échantillon de cerfs migrant à l'automne et des données de suivi incomplètes, nous n'avons obtenu que des suggestions sur les facteurs qui pourraient déclencher la migration d'automne. Notre soupçon repose fortement sur une combinaison de basses températures et d'accumulation de neige. Cette hypothèse est soutenue par les mouvements antérieurs du cerf D331. Le 19 septembre 1973, cet animal a quitté temporairement son aire d'estivage lors de la première vague de froid et a parcouru près de 9,6 km en direction de son aire d'hivernage. Le 19 septembre, la température minimale était de 0,6°C et le 20 septembre, pour la première fois de l'automne, la température est tombée en dessous du point de congélation. Le 23 septembre, la température est remontée à 15°C et D331 est retournée dans son aire d'été, après avoir parcouru un minimum de 23,3 km aller-retour.

Les données de D90 et D344 citées ci-dessus remettent en question la nécessité même de la migration. Dans la région où beaucoup de nos cerfs migrateurs estivent, il y a seulement quelques années, d'autres cerfs passaient l'hiver (Mech, données non publiées). On peut imaginer que cette énigme est liée aux interactions entre les loups et les cerfs. Il est donc pertinent de revoir nos données sur les interactions entre les loups et les cerfs.

Comme le nombre de cerfs dans notre zone d'étude a chuté drastiquement depuis au moins 1968-69 jusqu'à la période de cette étude, et que la pression des loups sur les cerfs restants était si intense (Mech 1976, données non publiées), **les cerfs survivants ont dû être un groupe très sélectif**. Les cerfs sont devenus si rares en 1972 que les louveteaux sont morts de faim (Van Ballenberghe et Mech 1975, Seal et al. 1975), et la productivité et la densité des loups ont diminué de façon marquée (Mech 1976, données non publiées).

La sélection des cerfs survivants explique probablement plusieurs caractéristiques de nos cerfs radio-marqués. **Tout d'abord**, leurs tests sanguins ont indiqué qu'ils étaient en « condition modérément bonne à excellente » au début du printemps. Deux faons mâles, à la fin du mois d'octobre et au début du mois de novembre, étaient extrêmement lourds, grandissaient encore rapidement et avaient un « excellent niveau de nutrition » (U. S. Seal, communication personnelle).

Deuxièmement, notre échantillon avait un taux de survie élevé. Son âge moyen était de 5,4 ans, comparé à un âge moyen de 2,6 ans pour un échantillon tué par des chasseurs en 1967 et 1968 (Mech et Frenzel 1971 : 41).

Troisièmement, il y avait une forte prépondérance de faons mâles et de femelles adultes dans notre échantillon. **Verme (1969 : 884) a montré que lorsqu'à l'automne, on nourrit les biches avec 30% de nourriture en moins que ce qui est nécessaire à leur entretien, elles produisent une prépondérance de faons mâles**. Nous avons exclu cette explication, car le poids, l'état et les analyses de sang de nos animaux indiquaient une alimentation adéquate.

Une autre explication possible est que la prédation par les loups peut avoir causé les disparités de sexe dans notre échantillon. Dans les années précédentes, les loups tuaient une prépondérance de faons femelles et de mâles adultes (Stenlund 1955, Mech et Frenzel 1971, Kolenosky 1972), et cela continue d'être le cas (Mech, données non publiées). Peut-être qu'avec le déclin des cerfs et l'augmentation de la prédation par les loups, cette sélectivité sexuelle s'est intensifiée, laissant une prépondérance de biches adultes et de faons mâles dans la population.

L'explication ci-dessus a été confirmée par l'âge de nos cerfs. Sur les 8 adultes âgés au cours de cette étude, l'âge moyen était de 6,9 ans. Les deux animaux les plus âgés étaient des femelles de 12,9 et 13,8 ans. Des animaux aussi âgés sont rares dans une population de cerfs. Sur les 17 066 cerfs tués par des chasseurs dans le nord du Minnesota entre 1953 et 1959, seul 1% avait plus de 6,5 ans (Erickson et al. 1961 : 21). Sur les 433 cerfs tués par des chasseurs dans la zone générale de la présente étude en 1967 et 1968, aucun n'avait plus de 9,5 ans (Mech et Frenzel 1971 : 41).

Après leur capture, les cerfs marqués par radio ont également survécu relativement longtemps. Nous avons comparé leur survie moyenne avec « l'espérance de vie future » (Deevey 1947) pour les cerfs âgés de 5,5 ans en 1967 et 1968 (Mech et Frenzel 1971 : 41). Les résultats ont montré que « l'espérance de vie ultérieure » de cette classe d'âge en 1967-68 était de 1,5 ans, alors que les cerfs radiomarqués (âge moyen = 5,4 ans) ont survécu au minimum 2,6 années supplémentaires en moyenne.

Ces chiffres sont des estimations prudentes à plusieurs égards. **Même s'ils ne sont que généralement corrects, ils soutiennent l'hypothèse que les cerfs marqués ont survécu anormalement longtemps, à la fois avant et après avoir été munis d'un collier.** Les raisons de ce phénomène peuvent être liées à deux autres caractéristiques de la population étudiée.

Tout d'abord, les territoires d'été de plus de 80% des cerfs marqués étaient bordés par au moins une voie d'eau importante, et les autres cerfs avaient tous des étangs de castors ou de petits lacs dans leur territoire. Il est bien établi que pendant l'été, la plupart des proies se réfugient dans l'eau pour échapper aux loups (Mech 1970 : 225).

Une deuxième raison peut être que les territoires d'hiver et d'été de la plupart des cerfs marqués par radio sont situés en **bordure** des territoires où les loups sont présents (Fig. 4). Bien que l'on ne dispose pas encore de suffisamment d'informations sur l'utilisation par une meute de la bordure de son territoire, certains faits pertinents sont connus. **Une bande périphérique d'environ 2 km de large dans laquelle la meute de chaque côté peut se déplacer borde chaque territoire, et le taux de marquage olfactif, au moins en hiver, y est significativement plus élevé** (Peters et Mech 1975). Cela peut signifier que la bande périphérique est une zone d'insécurité, en raison des rencontres possibles avec les meutes voisines, et qu'aucune des deux meutes n'y passe beaucoup de temps. Une bande de cette taille est suffisamment grande pour accueillir un nombre considérable de cerfs, été comme hiver.

Une meute de loups, après avoir épuisé les cerfs vulnérables au centre de son territoire en 1968-69 et 1970-71 (pas de données pour 1969-70), s'est ensuite nourrie de ceux qui se trouvaient en bordure de son territoire au cours des 4 années suivantes (Mech 1976). A la

même époque, cette meute a commencé à pénétrer plus loin dans les territoires voisins, à s'attaquer aux orignaux, à produire moins de petits et à dormir beaucoup plus. **Il semble donc que tuer des cerfs en bordure de territoire soit une mesure extrême à laquelle les loups n'ont recours qu'en cas de désespoir.**

Non seulement les aires d'hivernage et estivale des cerfs marqués par radio se trouvaient en bordure des territoires des meutes de loups, mais trois des quatre aires d'hivernage se trouvaient également à proximité d'habitations humaines. L'emplacement des aires d'hivernage est plus critique pour la survie des cerfs parce qu'ils y sont concentrés en densités beaucoup plus élevées et parce qu'ils n'ont pas d'eau libre pour s'échapper en hiver. Les meutes de loups évitent généralement les concentrations humaines ou, si elles ne le font pas, elles sont piégées et abattues.

On ne sait pas si les cerfs marqués et leurs associés ont choisi les territoires d'hiver et d'été parce qu'ils bordaient les territoires des meutes. Il est **possible** que les cerfs aient appris que dans ces zones, ils avaient moins de problèmes avec les loups. Les itinéraires des cerfs lors de la migration du printemps 1973, où ils ont quitté les zones d'hivernage plus tôt et ont passé plus de temps en route vers leurs territoires d'été, sont une preuve de cette explication. Trois des cinq cerfs ont traversé le centre des territoires de la meute et s'y sont attardés pendant plusieurs jours, mais ils se sont ensuite dirigés vers les lisières où ils ont passé l'été. De plus, trois des quatre cerfs radio-marqués tués par des loups ont été pris pendant la migration (un au printemps et deux à l'automne), une période courte. Le quatrième animal était retourné à la zone de Hoist Bay où il avait passé la plupart de son temps à moins de 0,2 km d'un centre de recherche actif l'année précédente. Il a ensuite été tué à 1,3 km à l'extérieur de la zone et de l'autre côté du centre de la baie.

Bien qu'un tel apprentissage puisse avoir lieu, il semble plus probable que la situation que nous avons trouvée résulte d'un simple processus sélectif. Au fur et à mesure que le nombre de cerfs diminuait, ceux qui se trouvaient au centre des territoires des meutes de loups et dans les zones d'hivernage éloignées des habitations humaines subissaient la prédation la plus forte. Cette sélection a apparemment eu lieu dans l'ensemble de la zone étudiée, les cerfs qui possédaient des aires d'été et d'hiver le long des territoires des loups et des zones d'hivernage proches des habitations humaines étant ceux qui ont survécu le plus longtemps. Au début du projet, les cerfs de ces zones étaient donc les seuls à pouvoir être étudiés, parce qu'ils étaient les seuls restants.