Productivité, mortalité et tendances de la population de loups dans le nord-est du Minnesota

JOURNAL OF MAMMALOGY Vol. 58, No.4 (November 1977), pp 559-574.

PRODUCTIVITY, MORTALITY, AND POPULATION TRENDS OF WOLVES IN NORTHEASTERN MINNESOTA

L. David Mech

Résumé

Les paramètres de la population, les causes de mortalité et les mécanismes de déclin de la population ont été étudiés chez les loups (*Canis lupus lycaon*) de 1968 à 1976 dans la forêt nationale du Supérieur. La principale méthode utilisée a été le radio-tracking aérien de 129 loups et de leurs compagnons de meute. En raison du déclin du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), la population de loups a diminué pendant la majeure partie de l'étude. La productivité annuelle moyenne a varié de 1,5 à 3,3 petits par portée, et les taux de mortalité annuels de 7 à 65%. La malnutrition et les conflits intraspécifiques ont représenté à parts égales 58% de la mortalité, le reste étant imputable à l'homme. Lorsque le nombre de loups a commencé à diminuer, la famine des petits est devenue évidente, suivie d'une baisse de la production de petits, puis d'une augmentation des conflits intraspécifiques. À des densités plus élevées, les loups adultes de la meute étaient les membres les plus sûrs de la population, mais à mesure que la population diminuait, ils devenaient les moins sûrs en raison des conflits intraspécifiques.

INTRODUCTION

La détermination des tendances de la population et l'évaluation des taux et des causes de mortalité sont nécessaires pour comprendre la dynamique de la population et l'écologie de toute espèce. Cependant, les données directes sur la mortalité ont toujours été difficiles à obtenir pour la plupart des mammifères, de sorte que des méthodes indirectes de déduction de ces informations à partir des rapports d'âge et des tendances de la population ont généralement été utilisées. Les études sur le loup ne font pas exception (Mech, 1970).

La technique du radio-tracking (Cochran et Lord, 1963) a augmenté les chances d'obtenir des informations directes sur la mortalité des mammifères en permettant aux enquêteurs de déterminer quand les animaux étudiés meurent, et ensuite, grâce à l'autopsie et à la lecture des signes sur le terrain, de déterminer les causes de la mort (Mech, 1967 ; Mech et al., 1968 ; Schladweiler et Tester, 1972). En outre, le radio-tracking appliqué à une population peut également faciliter la collecte de données sur les tendances de la population. La présente étude sur la population et la mortalité des loups est basée sur cette technique.

AIRE D'ETUDE

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'une recherche permanente et de longue haleine menée dans la Superior National Forest et les régions environnantes du nord-est du Minnesota (92° de longitude ouest, 48° de latitude nord), une zone décrite par Stenlund (1955) et Mech et Frenzel (1971). Le travail le plus intensif a été réalisé dans le quart central de la forêt, appelé « noyau » (Fig. 1). Les données de cet article ont été collectées de janvier 1967 à mars 1976.

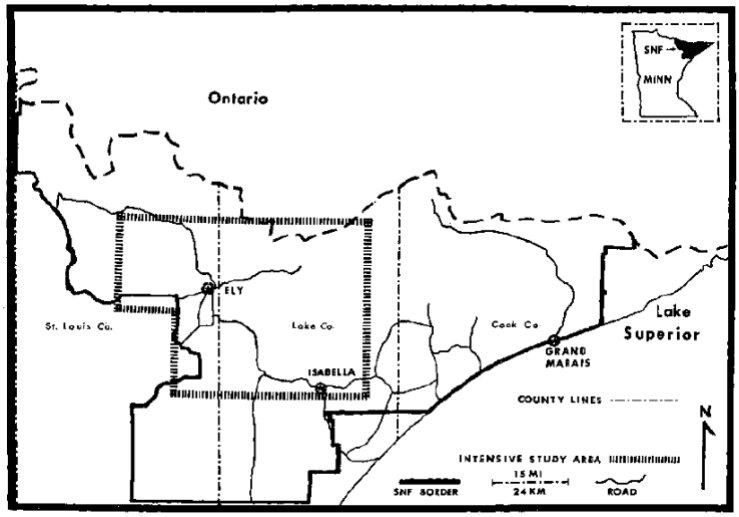

FIG. 1.- La forêt nationale du lac Supérieur et la zone d'étude intensive

Jusqu'en octobre 1970, la chasse et le piégeage des loups étaient légaux dans la Superior National Forest tout au long de l'année. Par la suite, ces activités étaient illégales sur les 7 680 kilomètres carrés de terres fédérales situées à l'intérieur des limites de la forêt. Toutefois, les prélèvements légaux sur le reste du territoire et le braconnage dans les zones fédérales se sont poursuivis. **L'Endangered Species Act** de 1973 a interdit de tuer des loups partout dans le Minnesota après août 1974 ; depuis lors, le braconnage a diminué mais reste évident.

La mortalité des loups causée par l'homme, qu'elle soit légale ou illégale, est fortement influencée par l'accessibilité (Weise et al., 1975 ; Robinson et Smith, 1977). Environ la moitié de la zone d'étude est relativement inaccessible, de sorte que même avec une saison ouverte pour les loups, la chasse et le piégeage n'ont influencé directement qu'une partie de la population de loups étudiée.

La proie principale des loups dans le nord-est du Minnesota est le cerf de Virginie, complété par l'orignal (*Alces alces*) et le castor (*Castor canadensis*) (Stenlund, 1955 ; Mech et Frenzel, 1971 ; Frenzel, 1974 ; Van Ballenberghe et al., 1975). Cependant, de l'hiver 1968-69 à 1973-74, le nombre de cerfs a subi un sérieux déclin, dont il ne s'était pas remis en 1976 (Mech et Karns, 1977). Dans la moitié orientale de la zone d'étude centrale, les cerfs sont inexistants, du moins en hiver, depuis 1972 (Hoskinson et Mech, 1976 ; Mech et Karns, 1977). Le long des bordures de la zone centrale, le nombre de cerfs a également chuté, pour atteindre environ 0,7 par km² en 1976 le long de la bordure sud (Floyd, communication personnelle).

Les meutes de loups ont habité l'ensemble de la zone d'étude pendant la majeure partie de cette enquête, dans une population apparemment saturée avec une densité d'environ un loup par 26 km² en 1972 (Mech, 1973). Chaque meute occupait un territoire de 125 à 310 km²

(Mech, 1972, 1974), avec des territoires maintenus au moins partiellement par marquage olfactif (Peters et Mech, 1975).

Après le déclin des cerfs, certaines meutes ont commencé à pénétrer dans les territoires d'autres meutes pour obtenir des proies (Mech, 1972, 1976, non publié). Cela se passait généralement en hiver et augmentait considérablement les chances de rencontres entre les meutes.

METHODE

A partir de novembre 1968, des loups ont été capturés vivants, anesthésiés, marqués à l'oreille, radio-équipés et suivis par radio depuis l'air et le sol (Mech et Frenzel, 1971 ; Mech, 1974). Aucun loup âgé de moins de 4 mois n'a été capturé. Les radios fonctionnaient généralement pendant au moins 9 mois, mais parfois pendant plus de 3 ans. Des tentatives ont été faites pour recapturer les animaux et remplacer les colliers chaque année. La plupart des loups ont été suivis par radio au moins une fois par semaine tout au long de l'année, généralement deux fois par semaine, et souvent quotidiennement pendant l'hiver. Environ 2400 heures de vol, dont plus de la moitié en hiver, ont été utilisées pour obtenir les données de cette étude.

Les taux de natalité minimum et maximum ont été obtenus en utilisant plusieurs méthodes. Dans certains cas, des louves adultes ont été capturées vivantes quelques semaines après avoir donné naissance à des petits, et le nombre de mamelles actives a indiqué le nombre maximum de petits allaités. Dans d'autres cas, les petits ont été observés depuis les airs au milieu de l'été avec des adultes marqués par radio. Le piégeage vivant a été réalisé de septembre à novembre, lorsque les petits sont encore distinguables sur la base du remplacement des dents ou de la longueur des canines (Van Ballenberghe et Mech, 1975), et le nombre capturé par meute a été utilisé comme indication du nombre minimum produit. Enfin, les estimations du nombre maximum de petits survivants ont été déduites des tailles maximales des meutes observées en décembre, lorsque tous les petits survivants voyageaient généralement avec les adultes (Mech, non publié). Dans ces cas, j'ai supposé que les meutes contenaient le couple alpha ou reproducteur (Mech, 1970, non publié), plus tout autre jeune de l'année ou adulte radio-équipé qui était présent ainsi que les petits. Par exemple, si une meute de sept individus a été observée et qu'un jeune d'un an a été radio-équipé, je peux supposer qu'il n'y a pas plus de quatre petits qui ont survécu jusqu'à ce moment-là.

Lorsqu'un signal radio ne se déplaçait inexplicablement pas pendant une période excessive, ou lorsque d'autres circonstances le justifiaient (telles que l'absence d'observation de l'animal ou des traces dans la neige après plusieurs jours), une vérification par échouage était effectuée. Dans la mesure du possible, les carcasses trouvées ont été transportées à la clinique de diagnostic vétérinaire de l'université du Minnesota pour une autopsie approfondie.

Un message comprenant le nom et le numéro de téléphone de l'enquêteur, ainsi que la mention « appeler en PCV RÉCOMPENSE » a été moulé dans le collier radio. Ainsi, même après l'expiration de l'émetteur, les chasseurs et les piégeurs ont souvent déclaré avoir tué des animaux marqués. Un exemplaire de l'ouvrage de Rutter et Pimlott (1968) « World of the Wolf » était offert en récompense, ainsi que des réimpressions sur la recherche et l'histoire

de l'animal tué. Cette technique a même permis de signaler deux captures illégales par le biais d'un intermédiaire.

Il est arrivé que des animaux soient capturés légalement ou illégalement, et que les colliers fonctionnels soient retirés et jetés, ou que les marques auriculaires soient envoyées de manière anonyme. Dans de tels cas, je n'ai pu que déduire que la mortalité était due à l'homme, mais je n'ai pas pu déterminer la manière spécifique dont cela s'est passé. Dans certains cas, le travail de détective d'un agent de protection de la nature ou la consultation du « téléphone arabe » local ont permis de retrouver des carcasses ou de révéler la manière dont les animaux avaient été capturés. Malgré cela, les chiffres relatifs à la mortalité d'origine humaine doivent être considérés comme des minimums.

Les taux de **mortalité** annuels de la population de loups radio-équipés ont été calculés à partir des données de mortalité. Pour ce faire, deux types de données ont été considérés séparément. Le premier type était basé sur les animaux trouvés morts alors que leurs émetteurs fonctionnaient. Ce type de données représentait toutes les causes de mortalité, bien qu'il ait pu légèrement sous-représenter la mortalité causée par l'homme parce que les gens ont parfois délibérément endommagé les colliers émetteurs, ce qui a pu empêcher la découverte de certaines mortalités. Néanmoins, les colliers endommagés continuaient souvent à émettre après avoir été jetés, de sorte que, dans de tels cas, les mortalités d'origine humaine pouvaient encore être enregistrés.

Le deuxième type de données de mortalité est basé sur les mortalités signalés d'animaux radio-équipés après l'expiration de leurs radios. Ces données ne représentent que la mortalité d'origine humaine. Cependant, il est possible d'estimer le nombre de loups dont les radios ont expiré et qui sont morts de toutes les causes, en se basant sur le nombre de loups tués par l'homme. Cette estimation suppose que la proportion des causes de mortalité est la même pour les loups qui meurent alors que leur radio émet (« émetteurs actifs ») que pour ceux qui meurent après l'expiration de leur radio. Le pourcentage de décès d'origine humaine par rapport au nombre total de décès de loups équipés de radios émettrices a été déterminé. Ce pourcentage a ensuite été appliqué au nombre annuel de décès d'origine humaine signalés chez les loups dont les radios ont expiré, ce qui a permis d'obtenir une estimation de la mortalité annuelle totale (d'origine humaine et naturelle) chez les loups dont les radios ont expiré.

Pour calculer les taux de mortalité annuels, la mortalité annuelle estimée a été convertie en pourcentage du nombre de loups portant des radios actives et expirées. Cependant, ce nombre a changé chaque année car des loups supplémentaires ont été équipés de radios et des loups équipés de radios sont morts. Néanmoins, une fourchette de loups porteurs de radios dans la population a pu être déterminée pour chaque année. Le nombre maximum de loups porteurs de radios pour une année donnée était le nombre cumulé de loups radio-équipés au cours de cette année (1972) moins le nombre estimé de loups morts au cours de l'année précédente (1971). La plupart des loups ayant été marqués à l'automne, le taux de mortalité annuel a été calculé sur la base d'une population d'animaux marqués intermédiaire entre le minimum et le maximum.

Les taux calculés comme indiqué ci-dessus ne sont pas de véritables taux de mortalité annuels car ils sont basés sur des loups radio-équipés à un âge minimum de 4 mois. Par conséquent, les taux ne fournissent pas d'informations sur la mortalité entre la naissance et l'âge de 4 mois.

Les données sur les **tendances** de la population de loups dans la zone centrale d'étude ont été rassemblées depuis l'hiver 1966-67 et sont basées sur la taille moyenne des meutes (Mech et Frenzel, 1971 ; Mech 1973). Des hivers 1966-67 à 1969-70, la plupart des données sur la taille des meutes ont été collectées par observation aérienne de meutes non-radio-marquées, complétées par des observations de quelques meutes radio-marquées en 1968-69 et 1969-70. Il était beaucoup plus difficile et moins efficace de localiser les meutes non-radio-marquées, c'est pourquoi il y a eu moins d'observations.

Cependant, après l'hiver 1969-70, un nombre suffisant de meutes ont été radio-équipées pour constituer la base principale de l'indice de population. De décembre à avril de chaque hiver, chaque fois que des loups radio-équipés ont été localisés, ils ont été comptés ainsi que leurs compagnons. En général, la taille des meutes est restée constante d'une semaine à l'autre au cours d'un hiver donné, bien qu'elle ait eu tendance à **diminuer** progressivement au cours de l'hiver jusqu'au printemps. Le nombre le plus élevé pour chaque meute pendant les mois de décembre à février a été considéré comme la taille de la meute en hiver, et le nombre maximum pendant les mois de mars et d'avril a été considéré comme la taille de la meute au printemps (Mech, 1973). Pour compléter les données des meutes radio-équipées, des comptages aériens ont été effectués sur des meutes adjacentes non-radio-équipées.

Pour mettre en relation les résultats des deux méthodes, deux **indices** ont été calculés. **L'un** couvre la période la plus longue (hivers 1966-67 à 1975-76) et n'utilise qu'une seule taille moyenne de meute pour chaque année, plutôt qu'une taille distincte pour l'hiver et le printemps. Cela a permis d'augmenter le nombre total de meutes utilisées pour l'indice chaque année, car de nombreuses meutes non-radio-équipées n'ont été observées qu'en hiver ou au printemps. Lorsque des chiffres pour l'hiver et le printemps étaient obtenus pour une meute, un chiffre intermédiaire était utilisé pour cet indice, s'ils différaient. Cette approche a permis d'obtenir un indice brut de la taille de la population pour une année donnée, quelque part entre la taille hivernale et la taille printanière.

Le **deuxième indice**, qui utilise les données de radiopistage plus détaillées, couvre les hivers 1970-1971 à 1975-1976 et fournit une vue plus précise de la tendance de la population en indiquant les chiffres de l'hiver et du printemps. Cet indice affiné et l'indice brut ont été reportés sur le même graphique afin de démontrer leur relation (Fig. 2). En général, les deux montrent la même tendance, ce qui donne confiance à **l'indice brut** pour les années 1966-67 à 1969-70.

La **taille moyenne** des meutes n'est pas nécessairement un indice précis de la taille de la population. Par exemple, la taille moyenne de 10 meutes dans une zone donnée peut être égale à celle de 8 meutes, mais la population totale serait plus importante dans le premier cas. Ce problème doit être pris en compte car une meute peut usurper le territoire d'une autre ou de nouvelles meutes peuvent se former. J'ai donc ajusté la taille moyenne des meutes en fonction du nombre connu de meutes dans la zone au début de l'étude. Par exemple,

lorsqu'une meute a été tuée et que son territoire a été usurpé par une autre, la taille moyenne de la meute a été calculée en utilisant le nombre initial de meutes dans la population. Ou encore, lorsqu'une nouvelle meute se formait, ses membres étaient inclus dans l'indice, mais la meute elle-même n'était pas considérée comme faisant partie du diviseur servant à calculer la taille moyenne de la meute. Cela ne contredit pas l'affirmation de Rausch (1967) selon laquelle la taille de la meute est un indice de la taille de la population, mais cela augmente la précision de l'indice.

RESULTATS

Quelque 129 loups ont été marqués par radio (Tableau 1) ; 17 ont été ré-équipés, quelques-uns deux ou trois fois et l'un d'eux quatre fois (Mech, 1977). Lors de la première capture, 91 (71%) de ces animaux étaient membres de 18 meutes contiguës ; 26 (20%) étaient des loups **solitaires** ; les autres étaient d'affiliation inconnue. Le nombre moyen de localisations par loup était de 72 (de 0 à 724). En moyenne, six meutes (de deux à huit) ont été radio-équipées par hiver.

La population de loups radio-équipés s'étendait généralement sur une zone d'environ 110 km sur 110 km, mais les disperseurs et les nomades parcouraient une zone composite d'environ 320 km sur 320 km, qui incluait le sud de l'Ontario. Ces déplacements ont souvent conduit les loups dispersés et nomades dans des zones plus accessibles que celles d'où ils sont originaires.

TABLEAU I. Sexe et appartenance sociale[1] des loups radio-marqués étudiés

	Pack Members		Peripheral[2]		Lone Wolves		Unknown		
Year	Males	Female	Male	Female	Male	Female	Male	Female	Total
1968	–	–	–	–	1	1	–	–	2
1969	3	2	–	–	3	2	–	1	11
1970	7	3	–	–	1	2	1	–	14
1971	3	9	–	1	2	1	4	–	20
1972	12	8	–	1	–	2	–	2	25
1973	11	4	–	1	2	2	1	–	21
1974	8	7	–	1	2	1	–	1	20
1975	8	5	–	–	1	1	1	–	16
Total	52	38	–	4	12	12	7	4	129

[1] Ne concerne que la date de capture car l'affiliation a parfois changé au cours de l'étude
[2] Vit sur le territoire de la meute mais ne socialise pas avec les membres de la meute

Tendance de la population

Les observations d'une moyenne de 9,5 meutes par an (3 à 14) étaient disponibles pour déterminer la taille moyenne des meutes (Tableau 2). Pour l'indice hiver/printemps de 1970-71 à 1975-76, des données étaient disponibles pour une moyenne de 9,7 meutes par an (six à douze), la plupart d'entre elles ayant été radio-équipées (Tableau 3). Les meutes radio-équipées ont été observées 3 800 fois de décembre à avril, ce qui représente environ 63% des fois, où les meutes ont été localisées au cours de ces mois.

De 1966-67 à 1968-69, la population de loups dans la zone d'étude est apparue relativement stable (Fig. 2). Un an après l'hiver rigoureux de 1968-69, au cours duquel un nombre inhabituel de cerfs ont été la proie des loups et où des kills excédentaires (Kruuk, 1972) ont été documentés (Mech et Frenzel, 1971), le nombre de loups a augmenté de 32% par rapport

à la moyenne des trois années précédentes. Cependant, les cerfs ne se sont jamais remis des pertes subies en 1968-69 et leur nombre a généralement diminué de façon drastique (Mech et Karns, 1977). La population de loups est retombée à son niveau antérieur en 1970-71 et a continué à baisser jusqu'à ce qu'en hiver 1974-75 elle soit 40% en dessous de sa moyenne de 1966-67 à 1968-69 et 55 pour cent en dessous de son pic de 1969-70 (Fig. 2). De 1974-75 à 1975-76, la population a cependant augmenté de 31%.

TABLEAU 2. Nombre de loups[1] dans chacune des meutes étudiées et pourcentage de changement chaque année. Données prises au milieu de l'hiver

Pack	1966–67	1967–68	1968–69	1969–70	1970–71	1971–72	1972–73	1973–74	1974–75	1975–76
Glenmore L.	6.0	—	8.0	—	—	10.0	8.0	—	—	—
Newton L.	6.0	6.0	8.0	11.0	7.0	7.0	6.0	—	—	—
Pagami L.	6.0	—	—	—	6.0	4.0	4.5[2]	5.5[2]	6.0[2]	3.0[2]
Greenstone L.	—	—	4.0	—	5.0	3.5				
Ensign L. (A)	7.0	—	—	—	11.0	12.0	7.5	4.5	2.5	2.0
(B)								3.0[3]	—	—
Thomas L.	5.0	5.0	6.0	—	6.0	5.0	3.5	—[4]	—[4]	—[4]
Quadga L.	—	—	—	—	6.0	4.5	2.0	3.0	5.5	5.5
Harris L.	—	—	5.0	4.0	7.5	2.5	4.0	2.5	2.0	5.0
Jackpine	—	—	—	5.5	6.5	7.5	6.5	8.0	—	—
Maniwaki L.	8.0	6.0	8.5	14.0	7.0	8.0	6.0	—	9.0	12.0
Timber L.	—	—	—	8.0	—	7.5	7.0	—	—	—
Sumpet L.	—	—	—	—	—	—	—	9.0	3.0	1.0
Knife L.	—	—	11.0	—	—	8.0	—	—	—	—
Canadian Pt.	6.5	—	—	9.0	—	4.0	—	—	—	—
Wind L.	—	—	6.0	—	4.0	—	—	6.0	2.0	8.5
Birch L.	6.0	—	—	—	—	—	6.0	—	—	—
Sawbill	—	—	6.0	—	2.5	4.0	4.0	5.5	3.0	8.0
Perch L.	—	—	—	—	—	—	—	2.0[3]	4.0[3]	3.5
Total wolves	50.5	17.0	62.5	51.5	68.5	87.5	65.0	49.0	39.0	50.5
No. of packs	8	3	9	6	11	14	13	10	10	10
Mean pack size (adjusted)	6.3	5.7	6.9	8.6	6.2	6.3	5.0	4.9	3.9	5.1
Change	—	−10%	+21%	+25%	−28%	+2%	−21%	−2%	−20%	+31%

[1] Beaucoup de ces chiffres représentent des valeurs intermédiaires entre les observations du début de l'hiver et du printemps de la même meute (voir Tableau 3).

[2] Parce que cette meute occupait une zone où il y avait auparavant deux meutes, elle est comptée comme deux meutes dans la détermination de la taille moyenne ajustée de la meute.

[3] Parce que cette meute n'existait pas au début de l'étude mais s'est formée plus tard, elle n'est pas comptée comme une meute dans la détermination de la taille moyenne ajustée de la meute, même si ses membres sont comptés dans la population.

[4] Parce que cette meute existait au début de l'étude, mais a été détruite plus tard, elle est toujours comptée comme une meute dans la détermination de la taille moyenne ajustée de la meute.

La comparaison des indices de population de loups en hiver et au printemps de 1970-71 à 1975-76 donne un aperçu de la distribution saisonnière des **changements** d'effectifs (Tableau 3). Des **augmentations** de 15 à 64% entre le printemps et l'hiver suivant étaient apparentes chaque année, résultant de gains reproductifs.

Les changements de l'hiver au printemps étaient toujours des **diminutions**. Bien qu'il y ait probablement des pertes hivernales pour les meutes, l'ampleur de la perte entre l'hiver et le printemps a augmenté chaque année, passant de 6% en 1970-71 à un pic de 46% pendant l'hiver 1972-73 (Tableau 3, Figure 2). Ces pertes hivernales étaient dues à la fois à la mortalité et à la dispersion (Mech, non publié). En conséquence, à partir de l'hiver 1971-72, la perte nette des membres de la meute d'un hiver à l'autre a été en moyenne de 17% jusqu'en 1974-75.

Les variations de l'indice de population d'un printemps à l'autre ont été parallèles à celles des variations annuelles de l'hiver (Fig. 2), à l'exception du fait qu'elles ont été plus variables. Les variations de l'indice de population d'un printemps à l'autre ont été comparables aux variations annuelles de l'hiver (Fig. 2), à ceci près qu'elles ont été plus variables. Elles ont baissé de 10% et de 38%, ont peu changé, puis ont repris (Tableau 3).

TABLEAU 3. Nombre de loups dans chaque meute au début de l'hiver (W) et du printemps (S) de chaque année, et évolution saisonnière de la population

	1970–71		1971–72		1972–73		1973–74		1974–75		1975–76	
	W	S	W	S	W	S	W	S	W	S	W	S
Glenmore L.	–	–	12	8	12	4	–	–	–	–	–	–
Newton L.	7	7	7	7	6	–	–	–	–	–	–	–
Pagami L.	6	6	5	3	6[1]	3[1]	6[1]	–	7[1]	5[1]	3[1]	–
Greenstone L.	5	5	4	3								
Ensign L. (A)	–	11	15	9	10	5	5	4	3	2	2	2
(B)						3[2]	3[2]	–	–	–	–	–
Thomas L.	–	6	5	5	7	0[3]	–[3]	–[3]	–[3]	–[3]	–[3]	–[3]
Quadga L.	6	6	5	4	2	2	3	3	6	5	6	5
Harris L.	9	6	3	2	4	4	4	2	2	2	5	5
Jackpine	7	6	9	6	7	6	10	3	–	–	–	–
Maniwaki L.	7	–	9	7	9	3	–	–	9	9	13	11
Timber L.	–	–	8[4]	7[4]	7	–	–	–	–	–	–	–
Sumpet L.	–	–	–	–	–	–	9	–	–	3	2	0
Wind L.	–	4	–	–	–	–	6	–	2	2	9	8
Sawbill	3	2	5	3	4	–	6	5	3	3	9	7
Perch L.	–	–	–	–	–	–	2[2]	2[2]	5[2]	3[2]	6[2]	5[2]
Total	50	59	87	64	74	30	54	19	37	34	55	43
No. packs	8	10	12	12	12	9	10	6	9	10	10	8
Mean no. wolves/pack	6.3	5.9	7.3	5.3	6.1	3.3	5.4	3.2	4.1	3.4	5.5	5.4
Change												
Winter to winter			+16%		−16%		−11%		−24%		+34%	
Winter to spring		−6%		−27%		−46%		−41%		−17%		−2%
Spring to winter			+24%		+15%		+64%		+28%		+62%	
Spring to spring				−10%		−38%		−3%		+6%		+59%

[1] Parce que cette meute occupe une zone où il y avait auparavant deux meutes, elle est comptée comme deux meutes dans la détermination de la taille moyenne ajustée de la meute.
[2] Parce que cette meute n'existait pas au début de l'étude, mais qu'elle s'est formée plus tard, elle n'est pas comptée comme une meute dans la détermination de la taille moyenne ajustée, même si ses membres sont comptés dans la population.
[3] Parce que cette meute existait au début de l'étude, mais qu'elle a été détruite plus tard, elle est toujours comptée comme une meute dans la détermination de la taille moyenne ajustée de la meute.
[4] Données de Van Ballenberghe et al. (1975).

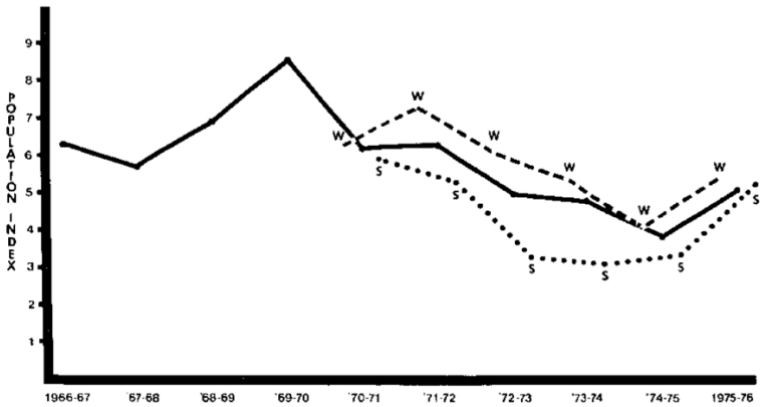

FIG. 2. Tendance de la population de loups dans la zone d'étude intensive, l'indice de population est la taille moyenne ajustée des meutes, la ligne continue représente la tendance basée sur les observations de la taille des meutes faites tout au long de l'hiver et la moyenne pour le milieu de l'hiver, tandis que la ligne en pointillé est basée sur ces observations pour le début de l'hiver, et la ligne en pointillé pour le printemps

Au cours de l'hiver 1975-76, la tendance de la population de loups s'est brusquement modifiée, les effectifs augmentant de 34% par rapport à l'hiver précédent (Tableau 3, Figure 2). L'intégration de ce gain dans la population reproductrice du printemps, qui a augmenté de 59% par rapport au printemps précédent, est encore plus significative.

TABLEAU 4. Données sur la taille des portées des meutes de loups observées au milieu de l'été.
(Les chiffres entre parenthèses représentent les moyennes si les meutes qui n'ont pas produit de petits sont exclues)

	Year	Pack	Maximum pups observed[1]	No. of active nipples[2]	Maximum pups surviving[3]
	1972	Harris L.	2	4	2
	1972	Jackpine	4	–	5
Mean	1972		3.0	4.0	3.5
	1973	Harris L.	2	–	2
	1973	Jackpine	6	–	5
	1973	Birch L.	2	3	–
Mean	1973		3.3	3.0	3.5
	1974	Harris L.	Did not den		–
	1974	Jackpine	Did not den		–
	1974	Sumpet L.	3	–	1
	1974	Perch L.	4	–	4
	1974	Birch L.	2	2	–
	1974	Sawbill	Did not den		–
Mean	1974		1.5 (3.0)	(2.0)	1.0 (2.5)
	1975	Harris L.	2	–	3
	1975	Jackpine	Did not den		–
	1975	Quadga L.	2	–	3
	1975	Maniwaki L.	5	–	6
	1975	Perch L.	3	–	3
	1975	Wind L.	5	–	7
Mean	1975		2.9 (3.4)	–	3.3 (4.4)
Mean			2.5 (3.2)	(3.0)	2.9 (3.7)

[1] De juin à août.
[2] Sur les loups capturés de mai à juillet.
[3] Jusqu'en décembre (7 mois d'âge) ; les chiffres soulignés représentent les éléments connus.

La raison de cette augmentation du nombre de loups n'est pas claire. Bien que la population de cerfs ait apparemment cessé de décliner pendant l'hiver 1974-75 (Mech et Karns, 1977), il ne semble pas avoir augmenté suffisamment pour permettre un rétablissement aussi important de la population de loups. Un facteur possible a été une augmentation frappante en 1975 du nombre de castors (Karns, comm. pers.). Cela aurait pu permettre une plus grande survie des louveteaux pendant l'hiver. Cependant, cela ne pourrait pas expliquer entièrement l'augmentation des effectifs de printemps à printemps, car les castors ne sont pas disponibles de décembre à mars. De plus, aucune augmentation de la dépendance à l'égard de l'orignal n'a été constatée au cours de l'hiver 1975-76. Il est donc possible que le nombre de cerfs ait augmenté plus que ne l'indiquaient les observations occasionnelles.

Productivité

En aucun cas je n'ai déterminé les taux de natalité réels, car cela nécessiterait de perturber les tanières et donc de réduire le taux de survie des petits. Néanmoins, j'ai obtenu un aperçu de la natalité et/ou de la survie précoce des petits pour un maximum de six meutes par an de 1972 à 1975. Les valeurs moyennes de juin à août variaient de 1,5 à 3,3 petits par portée et par an si les meutes qui ne produisaient pas de petits étaient incluses, et de 3,0 à 3,4 par portée si ces paires étaient exclues (Tableau 4). Trois femelles capturées de mai à juillet en 1972, 1973 et 1974 avaient 4, 5 et 2 tétines actives.

Ces valeurs sont inférieures à celles de la plupart des autres régions (Mech, 1970) ainsi qu'à celles de la même région en 1948-1952, où huit portées comptaient en moyenne 6,4 petits (Stenlund, 1955). La population actuelle de loups a été soumise à un stress nutritionnel considérable comme l'indique la malnutrition des petits qui ont survécu (Van Ballenberghe et Mech, 1975 ; Seal et al., 1975 ; Mech, 1977). La malnutrition a affecté les petits de 1971,

1972 et 1973, et a préfiguré les conséquences plus extrêmes rapportées ici. En 1974, la taille de la portée thématique au milieu de l'été était tombée à 1,5 (Tableau 4). C'est l'une des principales causes du faible nombre de loups durant l'hiver 1974 (Fig. 2). Un autre trait inhabituel de cette population était la production d'un nombre disproportionné de louveteaux mâles, une tendance qui avait apparemment atteint son maximum en 1972 (Mech, 1975).

Mech (1977) a essayé de relier la production et la survie des petits dans une meute de loups à l'estimation de la nourriture consommée par chaque loup l'hiver précédent. Il a trouvé qu'une consommation inférieure à environ 3,2 kilogrammes (kg) de nourriture par loup et par jour pendant l'hiver était suivie d'une faible production de louveteaux et/ou d'un faible taux de survie. Cependant, l'année 1975 a été une exception, car la consommation estimée par jour au cours de l'hiver 1974-75 n'était que de 1,8 kg, mais trois petits ont survécu au cours de l'hiver 1975-76. Une forte densité de castors (Karns, comm. pers.) et de lièvres en raquettes (*Lepus americanus*) pendant l'été 1975 (Mech, non publié) peut avoir fait la différence dans la survie des petits dans ce cas.

TABLEAU 5. Données sur la mortalité des loups munis de colliers émetteurs en état de marche

Wolf no.	Data at capture					Data at death			
	Sex	Date	Age	Weight (kg)	Social class[1]	Date	Age	Weight (kg)	Cause of death
1073	M	11/26/69	Pup	25	Member, Jackpine Pack	1/3/70	Pup	29	Shot
2207	M	10/5/70	Ad	31	Loner	3/22/71	Ad	25	Toxoplasmosis, Malnutrition, Parasitism
2211	M	10/12/70	Ad	34	Loner	1/—/71	Ad	—	Intraspecific strife
2213	M	10/17/70	Pup	17	Member, Jackpine Pack	10/—/70	Pup	20	Shot
2217	F	10/17/70	Pup	11	Member, Jackpine Pack	10/—/70	Pup	13	Shot
2221	F	10/22/70	Pup	18	Member, Harris L. Pack	7/—/71	Ad	—	Capture-related?
2256	F	2/23/71	Ad	31	Alpha, new pack	7/—/71	Ad	—	Unknown—natural
2260	F	5/6/71	Ad	30	Subordinate, Brimson Pack	12/—/71	Ad	32	Intraspecific strife
2401	M	10/6/71	Ad	30	Unknown	11/—/71	Ad	21	Capture-related?
2409	M	10/13/71	Ad	34	Unknown	12/—/71	Ad	—	Shot
2415	F	10/16/71	Ad	38	Member, Newton L. Pack	10/—/72	Ad	—	Unknown
2421	M	10/29/71	Ad	40	Loner	12/—/71	Ad	—	Unknown
2423	F	11/4/71	Pup	13	Member, Sawbill Pack	12/—/71	Pup	—	Malnutrition
2427	F	11/4/71	Ad	27	Unknown	11/—/71	Ad	—	Unknown
2429	M	11/5/71	Ad	34	Member, Maniwaki L. Pack	11/—/72	Ad	—	Unknown
2431	F	5/12/72	Ad	31	Subordinate, Ensign L. Pack[1]	11/25/72	Ad	30	Shot
2437	F	6/11/72	Ad	28	Unknown	10/—/72	Ad	—	Unknown
2441	F	6/26/72	Ad	27	Peripheral, Newton L. Pack[1]	1/30/73	Ad	38	Shot
2464	M	10/3/72	Pup	16	Member, Greenstone-Pagami Pack	11/28/72	Pup	—	Unknown
2468	F	10/8/72	Pup	13	Member, Quadga L. Pack	10/28/72	Pup	11	Malnutrition
2474	M	10/12/72	Pup	9	Member, Quadga L. Pack	10/21/72	Pup	—	Malnutrition
2487	F	10/9/72	Ad	25	Unknown	11/—/72	Ad	15	Capture-related?
2491	F	10/9/72	Ad	24	Alpha, Quadga L. Pack	12/12/74	Ad	27	Intraspecific strife
2493	F	10/17/72	Ad	26	Loner	4/—/73	Ad	30	Road-killed
5055	F	5/26/72	Ad	31	Alpha, Birch L. Pack	7/—/73	Ad	—	Capture-related?
5059	M	7/10/73	Ad	35	Alpha, Ensign L. Pack	3/—/74	Ad	37	Intraspecific strife
5065	M	9/21/73	Pup	11	Member, Jackpine Pack	11/—/73	Pup	15	Snared
5083	M	10/12/73	Pup	14	Member, Quadga L. Pack	11/—/73	Pup	17	Malnutrition
5089	F	10/18/73	Pup	11	Member, Quadga L. Pack	11/—/73	Pup	10	Malnutrition
5135	F	8/19/74	Ad	21	Alpha, Sand L. Pack	12/19/74	Ad	—	Intraspecific strife
5180	F	10/2/74	Ad	20	Alpha, Sumpet L. Pack	1/28/76	Ad	31	Intraspecific strife
5189	M	10/13/74	Pup	21	Member, Maniwaki L. Pack	11/—/75	Ad	—	Caught in rock-crevice
5193	M	3/11/75	Ad	42	Member, Ensign L. Pack[1]	8/—/75	Ad	—	Shot
5403	M	8/23/75	Ad	32	Unknown	9/—/75	Ad	—	Capture-related?
5417	F	10/20/75	Pup	18	Member, Maniwaki L. Pack	2/6/76	Pup	—	Human-caused, while trespassing

[1] La classe sociale au moment de la mort était la même qu'au moment de la capture pour tous les loups sauf pour 2431 et 5193 qui s'étaient dispersés et étaient des loups solitaires au moment de la mort, et pour 2441 qui s'était dispersé et était la femelle alpha d'un nouveau couple au moment de la mort

TABLEAU 5. Résumé des données de mortalité des loups tués par l'homme après l'expiration des radios

Wolf no.	Sex	Data at capture: Date	Age	Weight (kg)	Social class	Data at death[1]: Date	Weight (kg)	Cause of death	Social class
1059	F	1/22/69	Ad	—	Member, Harris L. Pack	1/10/70	30	Trapped	Member, Harris L. Pa
1075	M	11/27/69	Pup	21	Member, Jackpine Pack	10/7/70	23	Trapped[2,3]	Member, Jackpine Pac
2202	F	5/9/70	Ad	39	Unknown	3/25/71	36	Trapped	Dispersed
2204	F	5/13/70	Ad	25	Loner	5/23/72	25	Trapped	Dispersed and alpha o ew pack
2215	M	10/17/70	Ad	31	Member, Jackpine Pack	2/15/74	27	Trapped	Subordinate, Jackpine k
2225	M	10/28/70	Ad	27	Member, Sawbill Pack	2/14/73	38	Trapped	Dispersed, new pack
2254	F	10/31/70	Ad	24	Unknown	12/28/71	—	Human-caused	Unknown
2266	M	6/5/71	Ad	37	Loner	7/27/72	39	Shot	Alpha of new pair
2411	M	10/15/71	Pup	22	Member, Pagami L. Pack	10/22/72	24	Trapped	Dispersed
2413	M	10/15/71	Ad	30	Loner	11/5/72	29	Shot	Loner
2417	F	10/17/71	Pup	26	Member, Glenmore L. Pack	1/27/73	38	Trapped	Dispersed
2489	M	10/9/72	Pup	18	Member, Harris L. Pack	11/15/74	—	Trapped	Dispersed
2499	M	5/5/73	Ad	33	Alpha, Harris L. Pack	1/10/74	—	Trapped	Alpha of Harris L. Pack, trespassing
5087	F	10/17/73	Ad	30	Loner	2/9/74	—	Road-kill[3]	Loner

[1] Tous ces loups étaient des yearlings ou des adultes au moment de leur mort.
[2] Grâce à mon intervention, cet animal, qui aurait été tué, a été relâché ; il faut néanmoins considérer qu'il s'agit d'une mortalité.
[3] La radio fonctionnait mais je n'ai pas eu connaissance de la mortalité par le signal.

Causes de mortalité

Trente loups ont été retrouvés morts pour des causes non liées à la capture alors que leurs radios émettaient encore (Tableau 5). 14 autres ont été tués par des humains après que les émetteurs des loups aient expiré (Tableau 6). Quatorze autres ont été tués par des humains après que les émetteurs des loups aient cessé de fonctionner (Tableau 6).

Sur les 30 loups, 24 ont été trouvés morts de causes connues ; 14 (58%) de ces 24 loups sont morts de causes naturelles, et les autres de causes humaines (Tableau 7). Les tirs ont été plus importants dans la zone d'étude elle-même, et le piégeage a été plus important en dehors de la zone d'étude principale. Sur les 10 loups connus pour avoir été piégés, huit étaient hors du territoire de leur meute lorsqu'ils ont été capturés, et la plupart se trouvaient à une distance d'au moins 16 km. Immédiatement à l'est de ma zone d'étude principale, dans un endroit plus accessible, le tir et le piégeage des loups étaient les principaux facteurs de mortalité, et les animaux tués sur les **routes** constituaient une **troisième** cause importante de mortalité (Van Ballenberghe et al., 1975).

Parmi la **mortalité naturelle**, la malnutrition et les conflits intraspécifiques ont été à l'origine de la mort de tous les loups sauf un, qui est tombé dans une profonde crevasse rocheuse. La malnutrition a eu lieu avant 1974 et concernait principalement les louveteaux (Van Ballenberghe et Mech, 1975 ; Seal et al., 1975 ; Mech,1977). La malnutrition constituait 25% de la mortalité de cause connue et 43% de la mortalité naturelle (Tableau 7). Les **conflits intraspécifiques** impliquaient principalement les **membres adultes** du groupe et constituaient le principal facteur de mortalité naturelle pour les adultes (Tableau 5) ; ils représentaient 25% de la mortalité de cause connue et 43% de la mortalité naturelle. Les détails des rencontres intraspécifiques seront rapportés ailleurs.

Bien que la taille des échantillons soit trop petite pour une conclusion définitive, la mortalité causée par l'homme semble avoir considérablement diminué après 1973. Sur sept animaux morts après 1973 avec des radios actives, seuls deux (29%) ont été tués par l'homme, alors que sur 17 animaux morts en 1973 ou avant, huit (47%) ont été tués par l'homme (Tableau 7).

TABLEAU 7. Résumé des causes de décès des loups équipés de radios

Cause of death	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	Total	Percent[1]	
Shot	3	1	1	1	–	1	–	7	29	41
Snared	–	–	–	1	–	–	1[2]	2	8	
Road-killed	–	–	–	1	–	–	–	1	4	
Malnutrition	–	2	2	2	–	–	–	6	25	58
Intraspecific strife	–	2	–	–	3[3]	–	1[3]	6	25	
Accident	–	–	–	–	–	1	–	1	4	
Unknown natural	–	1	–	–	–	–	–	1	4	
Unknown	–	2	4	–	–	–	–	6	–	
Total	3	8	7	5	3	2	2	30	99	

1 A l'exclusion des inconnus.
2 Cause humaine inconnue, mais probablement un piège ou un collet.
3 Un autre membre non radio-équipé d'une meute de loups équipés a également été tué par des conflits intraspécifiques au cours de ces années.

Une tendance à l'abandon de la malnutrition au profit de conflits intraspécifiques comme cause de mortalité est évidente (Tableau 7). Cette tendance s'explique probablement par deux facteurs : (**1**) la diminution de la natalité ou de la survie précoce des petits (Tableau 6), qui réduit le nombre de petits en compétition pour les ressources alimentaires qui s'amenuisent, et (**2**) l'augmentation des **intrusions** (Mech, non publié), qui augmente les chances de contact entre les meutes. En plus des six loups radio-équipés retrouvés morts suite à des conflits intraspécifiques, deux loups tués, membres non-radio-équipés de meutes radio-équipées qui se sont battues, ont également été retrouvés en 1974 et au début de l'année 1976. (Ces loups n'ayant pas été radio-équipés, leur mort ne peut être incluse dans celle des loups radio-équipés sans fausser les résultats).

Distribution sociale de la mortalité

Plusieurs différences sont apparues dans la distribution de la mortalité entre les différentes classes sociales de loups ainsi qu'entre les deux périodes de l'étude. Les périodes 1969-1973 et 1974-1975 couvrent **deux phases** de l'évolution de la population de loups, une phase de **déclin** rapide et une phase de **récupération** (Fig. 2). Au cours de la première période, les loups adultes avaient le taux de mortalité le plus bas, suivis par les louveteaux âgés d'au moins 5 mois, les loups solitaires et les membres de couples nouvellement formés. Le taux de mortalité de cette dernière catégorie était environ quatre fois plus élevé que celui des membres adultes de la meute (Tableau 8).

TABLEAU 8. Distribution de la mortalité[1] parmi les loups des différentes classes sociales connues de 1969 à 1975

	Pack members[2]											
	Pups			Adults			New pairs			Loners		
Years	Radioed	Died	Percent	Radioed	Died	Percent	Radioed	Died	Percent	Radioed	Died	Percent
1969–1973	35	10	29	27	5	18	6	5	71	29	10	34
1974–1975	13	0	0	13	5	38	4	0	0	13	3	23

1 Exclut les mortalités éventuelles liées à la capture.
2 Y compris les animaux périphériques.

En 1974 et 1975, la mortalité des couples nouvellement formés et des petits âgés d'au moins 5 mois est tombée à zéro ; par contre, la mortalité des membres adultes de la meute a doublé (Tableau 8).

C'est la période où la natalité ou la survie précoce des petits est la plus faible (Tableau 4) et donc où la compétition entre les petits est la plus faible. La population de loups était également la plus faible à cette époque (Fig. 2), et la protection légale avait réduit la chasse et le piégeage par l'homme. C'est probablement ce dernier facteur qui est à l'origine du taux de survie élevé des quatre couples nouvellement formés, chacun d'entre eux ayant colonisé des zones accessibles avec un historique de piégeage de loups. Le doublement du taux de mortalité des membres adultes de la meute est attribuable à l'augmentation des **intrusions** dont il a été question précédemment.

Taux de mortalité

Les taux de mortalité annuels estimés des loups radio-équipés varient de 65% en 1972 à 7% en 1975 (Tableau 9). Ces estimations sont grossières en raison de la petite taille des échantillons et de l'incertitude quant au nombre exact de loups radio-équipés encore présents dans la population. Néanmoins, lorsqu'ils sont appliqués aux estimations de population et aux données de productivité obtenues de manière indépendante pour une année donnée (Tableau 10), les taux de mortalité calculés donnent des estimations de population pour les années suivantes qui se comparent favorablement à celles effectivement trouvées (Tableau 11). Cela donne de la crédibilité aux estimations des taux de mortalité ainsi qu'à la productivité estimée et aux indices de population. Les taux de mortalité des loups de 1969 au début de 1972, immédiatement à l'est de mon aire centrale, ont été estimés entre 10 et 40% et ont été considérés comme **conservateurs** (Van Ballenberghe et al., 1975). Une mortalité annuelle de 41% des loups due à des causes humaines, y compris la chasse aérienne (aujourd'hui interdite), a été estimée entre 1948 et 1950 dans la zone d'étude actuelle (Stenlund, 1955).

TABLEAU 9. Dérivation des taux de mortalité annuels

Year	No. of wolves radioed	Cumulative number	No. of radioed wolves dead: With active radios	With expired radios	Total estimated	Cumulative number	Radioed wolves surviving	Mortality rate (percent): Range	Median
1968	2	2	–	– –	–	–	2	–	
1969	11	13	–	– –	–	–	13	–	
1970	14	27	3	(1)[1] 3[2]	6[3]	6	13[4]–27[5]	22–46	34
1971	20	47	10	(2) 7	17	23	21[4]–41[5]	41–81	61
1972	25	72	8	(4) 13	21	44	24[4]–49[5]	43–88	65
1973	21	93	6	(2) 7	13	57	28[4]–49[5]	27–46	36
1974	20	113	3	(4) 13	16	73	36[4]–56[5]	29–44	36
1975	16	129	3	– –	3	76	40[4]–56[5]	5–8	7

[1] Connu.
[2] Estimation, voir « méthodes ».
[3] Avec radio active plus nombre estimé avec radios expirées.
[4] Échantillon minimal radié, obtenu en soustrayant la colonne 7 de l'année précédente de la colonne 3 de l'année précédente.
[5] Échantillon maximum radié, obtenu en soustrayant la colonne 7 de l'année précédente de la colonne 3 de l'année en cours.

Les taux de mortalité les plus élevés ont été constatés lorsque la population de loups était importante mais en déclin en 1971 et 1972. En 1973, la population avait chuté (Fig. 2) et la productivité diminuait également (Tableau 10). Ainsi, même avec des taux de mortalité beaucoup plus faibles en 1973 et 1974, la population a continué à décliner en raison d'une productivité insuffisante pour compenser la mortalité de 36% (Tableaux 9, 10). Le retournement de la tendance de la population de l'hiver 1974-75 à 1975-76 a été anticipé par

une productivité un peu plus élevée (Tableau 10) et une mortalité beaucoup plus faible en 1975 (Tableau 9).

TABLEAU 10. Estimation de la productivité annuelle des meutes de loups

Year	No. of wolves radioed	Cumulative number	No. of radioed wolves dead: With active radios	With expired radios	Total estimated	Cumulative number	Radioed wolves surviving	Mortality rate (percent): Range	Median
1968	2	2	–	– –	–	–	2	–	
1969	11	13	–	– –	–	–	13	–	
1970	14	27	3	(1)[1] 3[2]	6[3]	6	13[4]–27[5]	22–46	34
1971	20	47	10	(2) 7	17	23	21[4]–41[5]	41–81	61
1972	25	72	8	(4) 13	21	44	24[4]–49[5]	43–88	65
1973	21	93	6	(2) 7	13	57	28[4]–49[5]	27–46	36
1974	20	113	3	(4) 13	16	73	36[4]–56[5]	29–44	36
1975	16	129	3	– –	3	76	40[4]–56[5]	5–8	7

[1] D'après Van Ballenberghe et al, 1975.

TABLEAU 11. Méthode de prévision de la taille moyenne annuelle des meutes et comparaison des prévisions avec les valeurs réelles

Method of predicting and comparison with actual values	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Mean spring pack size[1]	8.0	5.9	5.3	3.3	3.2	3.4
Mean annual increase[2]	+3.5–4.6	+1.0–6.2	+1.8–4.6	+2.5–3.8	+1.4–2.2	+3.0
Mean summer pack size	11.5–12.6	6.9–12.1	7.1–9.9	5.8–7.1	4.6–5.4	6.4
Annual mortality[3]	×.34	×.61	×.65	×.36	×.36	×.07
Annual loss	−3.9–4.3	−4.2–7.4	−4.6–6.4	−2.1–2.6	−1.7–1.9	−0.4
Predicted next spring mean pack size[4]	7.1–8.7	0.0–7.9	0.7–5.2	3.2–5.0	2.7–3.7	6.0
Median predicted mean pack size	7.9	4.0	3.0	4.1	3.2	6.0
Actual next spring mean pack size[2]	5.9	5.3	3.3	3.2	3.4	5.4
Difference between actual and predicted values	34%	25%	9%	28%	6%	11%

[1] D'après le Tableau 3, à l'exception du chiffre de 1970 qui est estimé à partir de la Figure 2.
[2] D'après le Tableau 10.
[3] D'après le Tableau 9.
[4] La fourchette représente le résultat de la soustraction de la perte maximale de la taille minimale de la meute et de la perte minimale de la taille maximale de la meute.

DISCUSSION et CONCLUSION

Les résultats de cette étude aident à identifier les causes immédiates du déclin de la population de loups, attribuable en fin de compte à une réduction substantielle de ses proies primaires (Mech et Karns, 1977). Chaque territoire était occupé (Mech, 1973), la taille moyenne des meutes au milieu de l'hiver était de 5,7 à 8,6 (Tableau 2), les loups solitaires constituaient un pourcentage relativement élevé de la population (Tableau 1), la productivité était comparativement faible mais suffisante pour maintenir la population (Tableau 10), et une **prépondérance** de petits mâles étaient produits et survivaient aux quelques premiers mois de leur vie (Mech, 1975).

Lorsque le nombre de cerfs a chuté après l'hiver 1968-69, le premier symptôme notable de problèmes dans la population de loups a été trouvé chez les petits. De 1969 à 1972, 33 à 91% des petits capturés à l'automne présentaient une insuffisance pondérale d'au moins 20% (VanBallenberghe et Mech, 1975). Beaucoup de ces animaux, surtout ceux de 1972, présentaient des profils sanguins très déviants, en particulier avec des paramètres liés à la

malnutrition (Seal et al., 1975). En 1973, le pourcentage de mâles capturés est passé à 83, après être resté entre 56 et 70% de 1969 à 1972 (Mech, 1975).

La malnutrition, qui n'avait pas été observée auparavant, a soudainement constitué 30% de la mortalité des loups de 1971 à 1973 (Tableau 7). On estime que 65% des loups radio-marqués ont péri de diverses causes en 1972 (Tableau 9). Entre-temps, une diminution de la productivité est devenue apparente, surtout en 1974. Près de la moitié des 11 meutes pour lesquelles des données ont été obtenues cette année-là n'ont pas produit de petits (Tableau 10) et la taille moyenne des portées au milieu de l'été était de 1,5 (Tableau 4).

L'hiver suivant, la taille moyenne des meutes au milieu de l'hiver est tombée à 3,9 (Tableau 2). A cette époque, la proportion de loups solitaires capturés, qui devrait être une mesure approximative de la proportion dans la population, avait chuté de plus de 40% en 1969 à environ 6% en 1975 (Tableau 1). D'autre part, les loups solitaires qui existaient ont survécu plus longtemps, en particulier ceux qui ont pu trouver un partenaire et un territoire vacant (Tableau 8). Bien que cette meilleure survie puisse être due en partie à une protection légale accrue, l'effet de la diminution de la concurrence due à la baisse du nombre de loups a probablement aussi été important.

Malgré ces changements substantiels des paramètres de base de la population, cela n'a pas suffi à amener la population de loups à un niveau où elle pourrait survivre avec les proies disponibles. Les loups restants ont dû **augmenter** la taille de leur territoire et recourir à des **intrusions** dans d'autres territoires de meutes pour essayer d'obtenir suffisamment de nourriture (Mech, 1977). Il en résulta un autre facteur de mortalité, les conflits intraspécifiques. En 1974 et 1975, 100% de la mortalité des loups découverte dans la zone d'étude principale était due à des loups tuant d'autres loups (Tableau 7).

La mortalité due aux **conflits intraspécifiques** peut avoir des conséquences profondément différentes des autres facteurs de réduction de la population de loups. La malnutrition affecte presque exclusivement les jeunes animaux (Tableau 5), tout en aidant à préserver les reproducteurs établis en réduisant la compétition. Ceci a également été démontré dans l'analyse d'un historique de 6 ans de la meute du lac Harris de cette zone d'étude. Les données de poids, de survie et de sang ont montré que les animaux alpha étaient les plus sains des huit membres de la meute pour lesquels des données étaient disponibles (Mech, 1977). La réduction de la population par la malnutrition et la baisse de productivité tend à préserver les membres reproducteurs de la population. Lorsque la biomasse des proies augmente suffisamment, les reproducteurs peuvent rapidement repeupler la zone avec peu de changement dans la fréquence des génotypes.

Les **conflits intraspécifiques**, parce qu'ils affectent généralement les animaux alpha (Tableau 5), auraient en grande partie l'effet inverse. Non seulement les génotypes des perdants dans les conflits intraspécifiques seraient sélectionnés contre, mais un autre génotype (par exemple, celui du gagnant) serait l'agent sélectif. Ce processus pourrait rapidement modifier la fréquence des gènes dans la population et peut-être entraîner une augmentation d'un génotype plus apte à faire face à des densités de proies réduites.

Étant donné que le sujet de cette étude figure sur la liste des espèces menacées du secrétaire Américain à l'intérieur et que, par conséquent, il présente un intérêt considérable pour le public profane, il est nécessaire d'insister sur quelques réserves concernant cette étude. Les résultats ne s'appliquent qu'à la zone centrale de l'étude dans la Superior National Forest, et non à l'ensemble de la forêt ni à l'ensemble du Minnesota. Il est prouvé qu'en dehors de la zone d'étude, le nombre de cerfs et de loups est plus élevé que ce qui est rapporté ici, et qu'ailleurs dans l'État, le nombre de loups est en augmentation.