

## Estimation directe de la survie et des mouvements précoces des louveteaux de l'Est

*Management and Conservation Note*

### Direct Estimation of Early Survival and Movements in Eastern Wolf Pups

KENNETH J. MILLS,<sup>1,2</sup> *Watershed Ecosystems, Trent University, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada*

BRENT R. PATTERSON, *Ontario Ministry of Natural Resources, Wildlife Research and Development Section, Trent University, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada*

DENNIS L. MURRAY, *Department of Biology, Trent University, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada*

JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT 72(4):949–954; 2008; DOI: 10.2193/2006-457

#### Résumé

La détermination des taux de survie et de recrutement des juvéniles est essentielle pour évaluer l'état et la viabilité des populations animales. Actuellement, les attributs démographiques des carnivores juvéniles, en particulier des loups (*Canis lycaon*), sont mal connus mais présentent un intérêt considérable pour la conservation. Nous avons mesuré les taux de survie et de dispersion de 51 loups juvéniles (âgés de 3,5 à 31 semaines) dans le parc provincial Algonquin, au Canada, de 2004 à 2005, à l'aide d'émetteurs implantables à très haute fréquence. La survie mensuelle des petits était élevée (0,970, 95% CI = 0,951-0,990) et constante de juin à novembre, et la plupart de la mortalité des petits était due à des causes naturelles. Les petits se sont dispersés dès l'âge de 15 semaines, et les taux de dispersion mensuels étaient élevés pour les jeunes (min. = 0,008, 95% CI = 0,000-0,019 ; max. = 0,030, 95% CI = 0,010-0,050). Nous n'avons pas détecté d'influence de la taille de la meute ou de la portée sur la survie des petits ou la probabilité de dispersion. La radio-télémetrie offre une technique de surveillance individuelle capable de fournir une évaluation directe de la survie et des mouvements des louveteaux, avec une estimation rigoureuse des taux de survie et de dispersion et une quantification de la mortalité par cause spécifique.

#### INTRODUCTION

Les attributs démographiques de base, tels que la survie et la dispersion, sont difficiles à mesurer chez les mammifères juvéniles, et leur contribution à la dynamique des populations reste donc souvent peu claire (Laurenson 1994, Echols et al. 2004). Pourtant, la survie et la dispersion des juvéniles devraient jouer un rôle important dans la détermination des tendances et de la viabilité des populations de carnivores (DelGiudice et al. 1991, Laurenson 1994, Fuller et al. 2003). La théorie suggère que les populations de carnivores devraient avoir un taux de survie juvénile élevé, en particulier chez les espèces sociales où la dispersion des juvéniles est souvent retardée et où les auxiliaires non reproducteurs aident à l'approvisionnement en nourriture (Moehlman 1979, Harrington et al. 1983, Jennions et Macdonald 1994, Russell et al. 2002). Cependant, ces conclusions sont largement spéculatives car peu d'études ont estimé la survie et la dispersion des carnivores juvéniles en utilisant des méthodes robustes avant l'âge où les individus peuvent être marqués en toute sécurité avec des colliers émetteurs (c.-à-d. ,4 mois pour les loups ; Van Ballenberghe et Mech 1975, Mech 1977). Il est donc essentiel d'améliorer l'estimation des attributs démographiques des carnivores juvéniles.

Les taux de survie des jeunes loups (*Canis lycaon*) ont été difficiles à estimer. La plupart des études sur la survie des louveteaux sont basées sur des techniques de suivi passif qui peuvent fournir des mesures potentiellement biaisées de la survie (e.g., Rausch 1967, Van Ballenberghe et Mech 1975, Harrington et al. 1983, Fuller 1989, Smith et al. 2006). Par exemple, les comptages de portées (e.g., Fuller 1989, Smith et al. 2006) ne fournissent que des estimations de la survie apparente car le sort des individus perdus de vue (c'est-à-dire la mort ou la dispersion) ne peut pas être déterminé.

Ceci est particulièrement préoccupant dans les études où la mortalité semble être élevée pour les jeunes louveteaux (e.g., Mech et Goyal 1993, Johnson et al. 1994, Smith et al. 2006). En outre, il existe peu de connaissances directes sur les schémas de dispersion des louveteaux au cours de la période juvénile précoce (c'est-à-dire à l'âge de 8 mois), à l'exception de quelques études télémétriques menées à la fin de l'été qui suggèrent que de tels événements sont peu fréquents (Gese et Mech 1991, Mech et Boitani 2003). **La documentation des mouvements détaillés des louveteaux devrait également être importante du point de vue de la compréhension de la dynamique sociale et de la susceptibilité à la mortalité.**

Nous avons étudié la survie et la dispersion des jeunes loups de l'Est dans le parc provincial Algonquin (APP), au Canada, en utilisant des radio-transmetteurs intrapéritonéaux implantés chirurgicalement sur des louveteaux âgés de 4 à 6 semaines. Nous avons prédit que la survie des louveteaux âgés de 1 à 7 mois serait faible sur la base d'études antérieures suggérant un faible recrutement de louveteaux dans le PPA (Theberge et Theberge 2004). Nous avons également prédit que les taux de dispersion précoces seraient faibles et que les mouvements augmenteraient progressivement au cours de la période post-sevrage précoce, au fur et à mesure que les petits mûrissent et deviennent plus mobiles (par exemple, Joslin 1967, Mech et Boitani 2003).

## AIRE D'ETUDE

Le parc provincial Algonquin se trouve à la limite sud du Bouclier Canadien et à l'écotone entre les forêts boréales et les forêts des Grands Lacs et du Saint-Laurent dans le centre-sud de l'Ontario, au Canada (45°N, 78°W ; 7 571 km<sup>2</sup> ; Pimlott et al. 1969, Patterson et al. 2004). Le côté ouest du parc était dominé par des espèces de feuillus tolérants (érable à sucre [*Acer saccharum*], hêtre à grandes feuilles [*Fagus grandifolia*], bouleau jaune [*Betula alleghaniensis*] et pruche du Canada [*Tsuga canadensis*]), et était caractérisé par un till glaciaire sur un terrain accidenté et des altitudes allant jusqu'à 580 m (Pimlott et al. 1969, Patterson et al. 2004, Quinn 2004). Les hautes terres de l'ouest passent à des épandages sablonneux et à des terrains vallonnés ou plats dans le tiers est de l'APP, où dominent les espèces de conifères (pin blanc [*Pinus strobus*], pin rouge [*P. resinosa*] et pin gris [*P. banksiana*]), les feuillus intolérants (bouleau à papier [*Betula papyrifera*], peuplier faux-tremble [*Populus tremuloides*], chêne rouge du Nord [*Quercus rubra*], érable à sucre et érable rouge [*Acer rubrum*]) et les basses altitudes (180-380 m ; Pimlott et al. 1969, Cook 1999, Quinn 2004). Les densités de population et la dynamique de base des loups dans le parc ont été constantes de 2002 à 2007, date à laquelle une étude intensive a été menée sur la population de loups adultes (B. Patterson, Ministère des Ressources Naturelles de l'Ontario, données non publiées).

## MATERIEL ET METHODE

Nous avons identifié les **tanières** de loups au printemps en surveillant les adultes munis de colliers émetteurs (2004 :  $n = 11$  meutes, 2005 :  $n = 15$  meutes ; Crawshaw et al. 2007). Nous avons capturé manuellement les louveteaux à la tanière 4 à 6 semaines après la date à laquelle les loups adultes munis d'un collier se sont localisés pour la première fois sur le site de la tanière. Nous avons pesé, sexé et implanté un radio-transmetteur à très haute fréquence avec un capteur de mortalité (Advanced Telemetry Systems, Isanti, MN, ou Telonics, Mesa, AZ) dans la cavité péritonéale de chaque petit (Crawshaw et al. 2007). Toutes les procédures de capture et d'implantation ont été approuvées par les comités de protection des animaux de l'université de Trent et du ministère des Ressources naturelles de l'Ontario.

Nous avons estimé l'**âge** des petits en semaines en utilisant la taille du corps et le degré d'éruption dentaire au moment de la capture (Rutter et Pimlott 1968, Van Ballenberghe et Mech 1975). Nous avons prélevé du sang dans la veine céphalique de chaque louveteau et le sérum a été testé pour les anticorps au parvovirus-2 canin (CPV-2) par inhibition de l'hémagglutination et au distemper canin (CD) par neutralisation du virus au Laboratoire de santé animale (Université de Guelph, Guelph, ON, Canada). Nous avons remis les louveteaux dans la tanière lorsqu'ils sont devenus ambulatoires après l'opération, et nous avons surveillé la tanière après l'évacuation du site pour nous assurer que les louveteaux n'avaient pas été abandonnés par les adultes. Nous avons continué à surveiller la survie des petits transmis par télémétrie terrestre ou aérienne tous les 2 ou 3 jours après leur capture jusqu'à la fin du mois d'août et toutes les semaines par la suite. Nous avons déterminé la cause de la mort de chaque petit à l'aide des preuves trouvées sur le site de mortalité et des nécropsies détaillées effectuées par le personnel du Centre Canadien coopératif de la santé de la faune de l'Université de Guelph.

Nous avons estimé les **taux de survie** à l'aide d'un modèle de survie Kaplan-Meier généralisé avec entrée échelonnée (Pollock et al. 1989). Dans tous les modèles, la date moyenne estimée de mise-bas pour les deux années constituait le jour 1 de l'étude (c'est-à-dire le jour d'entrée de tous les petits transmis dans l'ensemble des risques), et nous avons calculé les taux de survie mensuels jusqu'au 30 novembre de chaque année, date à laquelle nous avons censuré à droite tous les petits connus comme étant encore en vie. Nous avons obtenu des estimations de la mortalité par cause à l'aide de l'estimateur non paramétrique de la fonction d'incidence cumulative décrit par Heisey et Patterson (2006). Nous avons également effectué une analyse de survie paramétrique de Weibull pour tester l'hypothèse d'un taux de survie constant au cours de la période d'étude (McCallum 2000, Murray 2006).

Nous avons analysé les effets des **facteurs écologiques** sur la survie des louveteaux en utilisant des modèles de régression des risques proportionnels de Cox (CH) (Cox 1972). Les variables que nous avons incluses dans les modèles CPH étaient la meute natale de chaque petit, le sexe du petit et le nombre de membres adultes dans la meute natale (c'est-à-dire le nombre maximum d'individus dont on a vérifié qu'ils étaient avec la meute à plus d'une occasion au cours de l'hiver précédent). Nous avons également inclus la taille de la portée comme covariable dépendant du temps dans les analyses de survie. Comme la survie des petits au sein des portées peut ne pas être indépendante, nous avons utilisé le clustering pour

identifier les frères et sœurs de portée dans toutes les analyses CPH afin d'obtenir une estimation robuste de la variance (Lin et Wei 1989).

Nous avons défini la **dispersion** comme l'émigration du territoire natal sans y retourner pendant le reste de la période d'étude (Gese et Mech 1991). Nous avons utilisé des estimateurs de Kaplan-Meier généralisés avec entrée échelonnée pour générer des taux de résidence, et nous avons ensuite calculé les taux de dispersion à 1 - taux de résidence (Pollock et al. 1989, Patterson et Messier 2001). Certains petits ont disparu de leur territoire natal après avoir manifesté un comportement de prédispersion (par exemple, ils ont été localisés pour la dernière fois en dehors de tout membre de la portée ou de la meute) mais avant l'expiration prévue des piles de l'émetteur et n'ont pas été localisés par la suite après des recherches aériennes et terrestres approfondies sur le territoire natal. Nous avons considéré ces individus comme des disperseurs probables et les avons inclus avec les disperseurs connus pour obtenir un taux de dispersion maximal (Pollock et al. 1989). L'inclusion des disperseurs probables est soutenue par la disparité entre les longues distances parcourues par tous les disperseurs connus peu après avoir quitté leur territoire natal (20-40 km) et la portée de réception limitée des émetteurs implantés (4-7 km pendant la télémétrie aérienne ; Crawshaw et al. 2007). Nous avons également calculé un taux de dispersion minimum en utilisant uniquement les individus dont la dispersion a été vérifiée (Pollock et al. 1989). Nous avons utilisé des modèles CPH avec des portées regroupées pour analyser les effets de la meute natale, du sexe, de la taille de la portée (dépendant du temps), et de la taille de la meute sur la dispersion en utilisant l'ensemble des données qui incluaient les disperseurs probables.

Nous avons enregistré la succession des **sites de rendez-vous** que chaque portée surveillée a utilisés tout au long de l'été, ainsi que le nombre de jours passés sur chaque **site de rendez-vous** et la distance linéaire parcourue entre les sites de rendez-vous successifs. Nous avons décrit les caractéristiques de déplacement des petits vieillissants en divisant la période d'étude en 4 intervalles : 1) mise-bas (âge < 6 semaines), 2) site de rendez-vous précoce (âge = 6-11 semaines), 3) site de rendez-vous tardif (âge = 12-17 semaines), et 4) abandon du site de rendez-vous (âge ≥ 18 semaines). Nous avons ensuite utilisé chaque intervalle dans une analyse de variance à mesures répétées (ANOVA) pour examiner les effets de la classe d'âge, de la meute natale, de la taille de la portée et de la taille de la meute sur les paramètres de mouvement décrits. Nous n'avons pas inclus dans les analyses les durées d'occupation des sites de rendez-vous perturbés car la meute a ensuite abandonné ces sites (Argue et al., in press). De même, nous n'avons pas inclus les distances parcourues à partir des sites perturbés dans les analyses.

Nous avons également enregistré la date à laquelle chaque portée a abandonné les sites de rendez-vous, et nous avons utilisé une régression multiple simple pour déterminer la relation entre la meute natale, l'année, la taille de la meute et la taille de la portée sur le moment de l'abandon des sites de rendez-vous. Nous avons défini la cohésion de la portée comme la proportion de la portée située ensemble à un moment donné, et nous avons quantifié ce paramètre via une ANOVA à mesures répétées en utilisant les mêmes classes d'âge et les mêmes variables dépendantes que dans les analyses de mouvement. Nous avons transformé en logarithme toutes les données relatives aux déplacements et à l'occupation des sites avant l'analyse afin de promouvoir la normalité.

## RESULTATS

Nous avons estimé la date de naissance moyenne des petits dans l'APP le 29 avril  $\pm$  1,9 jours pour 2004 et 2005 (SE ; intervalle = 18 avril-11 mai). Cependant, la date estimée de mise bas pour les petits nés en 2005 (27 avril  $\pm$  2,8 jours) était plus précoce qu'en 2004 (4 mai  $\pm$  2,2 jours ;  $t_{11} = 2,37$ ,  $P = 0,04$ ). Nous avons capturé des petits du 29 mai au 16 juin pour les deux années. Nous avons implanté des émetteurs sur 53 petits de 13 portées (2004 :  $n = 20$  petits de 5 portées ; 2005 :  $n = 33$  petits de 8 portées).

L'âge moyen des petits capturés était de  $5,5 \pm 0,4$  semaines (intervalle = 3,5-8 semaines), la taille moyenne de la portée était de  $4,6 \pm 0,6$  petits (intervalle = 2-7,  $n = 10$ , nous avons exclu 3 portées partielles), et le sex-ratio des petits marqués était proche de la parité (27 : 26 M : F). Les adultes sont retournés à chaque tanière peu après notre départ et ont déplacé les petits vers une nouvelle tanière, généralement à une distance de 0,4 à 2,0 km. Nous n'avons trouvé aucune preuve d'abandon des petits après l'implantation de l'émetteur et seulement 2 cas (3,8% des petits implantés) où notre procédure de manipulation a pu contribuer à des impacts négatifs sur la survie des petits (Crawshaw et al. 2007). Nous avons censuré ces deux portées de toutes les analyses ultérieures.

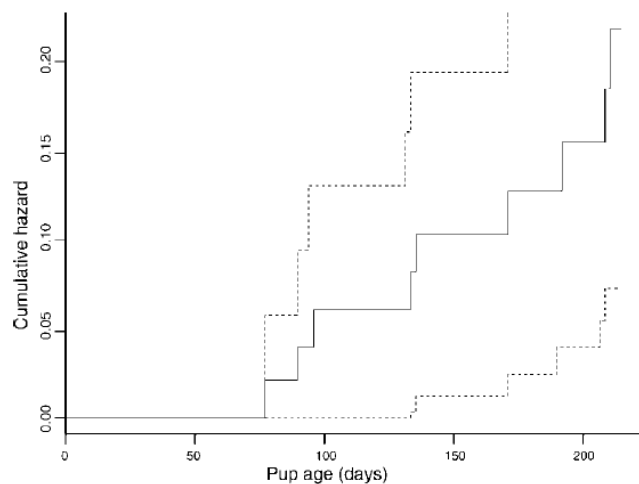
La survie mensuelle des louveteaux (toutes années confondues) était de 0,970 (IC 95% = 0,951-0,990), et la survie pour l'ensemble de la période d'étude de 31 semaines était de 0,806 (IC 95% = 0,699-0,930). Nous avons enregistré 9 mortalités de petits, 6 de causes naturelles et une d'origine humaine ; la cause n'a pas pu être déterminée pour 2 cas.

Les causes de mortalité naturelle comprenaient la noyade ( $n = 2$ ), les conflits entre congénères ( $n = 1$ ), la prédation par l'ours noir ( $n = 1$ ), et d'autres causes (par exemple, conflits à l'intérieur d'une meute,  $n = 1$ ). Aucune mortalité n'a été attribuée au CPV-2 ou au CD sur la base des résultats de l'autopsie et des preuves limitées d'une infection active par le CPV-2 chez les petits. **La seule mortalité d'origine humaine était due à des tirs.** Les estimations du taux de risque cumulatif étaient de 0,125 (IC à 95% = 0,046-0,205) pour les morts naturelles et de 0,025 (IC à 95% = -0,015-0,066) pour les morts causées par l'homme pour l'ensemble de la période d'étude de 31 semaines.

L'analyse de **survie** de Weibull a révélé que le risque de mortalité était relativement constant pour la période juin-novembre (toutes années confondues ;  $P = 1,68$ , IC 95% = 0,93-3,02,  $\hat{\alpha}_1 = 1,73$ ,  $P = 0,084$  ; **Fig. 1**). Cependant, aucune mortalité de petits n'est survenue avant l'âge de 11 semaines (18 juillet), après quoi les mortalités se sont produites à un rythme constant. **Le CPH a révélé que la taille de la portée, la taille de la meute et le sexe n'affectaient pas le risque de mortalité des petits** (tous les  $P \geq 0,31$ ). Le risque de mortalité était marginalement différent entre les meutes (toutes années confondues ;  $\hat{\alpha} = 1,64$ ,  $P = 0,100$ ), avec des meutes subissant une mortalité des petits allant de 0 à 50% de la portée au cours d'une année donnée. Nous n'avons pas été en mesure d'identifier des facteurs spécifiques prédisposant les petits à un risque de mortalité plus élevé au sein de certaines meutes.

Nous avons considéré que 9 des 51 petits se sont dispersés au cours de la période d'étude ; 3 de ces événements ont été confirmés et 6 ont été suspectés sur la base des critères décrits dans les méthodes. Le taux de dispersion mensuel maximal estimé était de 0,030 (IC 95% = 0,010-0,050) pendant la période d'étude et de 0,198 (IC 95% = 0,072-0,307) pour l'ensemble

des 31 semaines. Le taux de **dispersion** mensuel minimum était de 0,008 (95% CI = 0,000-0,019) et de 0,055 (95% CI = 0,000-0,129) pour l'ensemble de la période d'étude. L'âge le plus jeune auquel nous avons vérifié qu'un petit s'était dispersé était de 15 semaines (19 août). La meute natale, le sexe, la taille de la portée et la taille de la meute n'ont pas affecté les tendances à la dispersion des petits (tous  $P > 0,17$ ). **Aucun disperseur connu n'a formé ou rejoint une meute existante avant le 30 novembre.** Un disperseur a été tué par des congénères dans un territoire adjacent à son territoire natal dans les jours qui ont suivi la dispersion. Un autre a passé une grande partie de l'automne localisé près d'une décharge municipale à environ 20 km de son territoire natal. **Le dernier disperseur vérifié a survécu au-delà du 30 novembre, a passé l'hiver à plus de 30 km de son territoire natal et est retourné à sa meute natale en juin de sa deuxième année.**

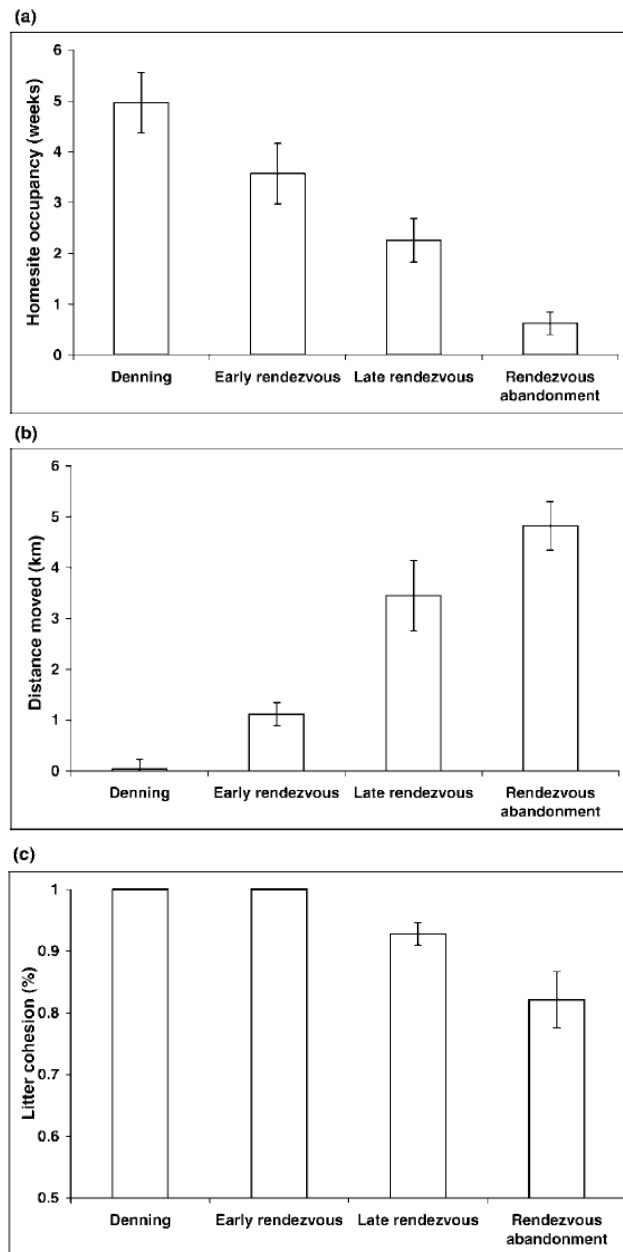


**Figure 1.** Fonction de risque cumulatif Nelson-Aalen ( $\pm$  IC à 95%) pour les louveteaux suivis dans le parc provincial Algonquin, Ontario, Canada ( $n = 51$  ; 2004-2005). Nous avons calculé le risque cumulatif en utilisant tous les cas de mortalité observés, à l'exclusion de deux louveteaux qui sont morts à la suite de perturbations liées à la capture.

Les tanières et les sites de rendez-vous précoces ont été occupés plus longtemps que les sites de rendez-vous utilisés plus tard dans l'été ( $F_{3,36} = 163,9$ ,  $P < 0,01$  ; Fig. 2a). Le nombre de jours que les portées ont passé sur des sites individuels était positivement corrélé à la taille de la meute ( $F_{3,36} = 3,0$ ,  $P = 0,03$ ), mais la taille de l'effet était faible et probablement d'une pertinence biologique limitée (augmentation de 0,53 jours/adulte dans la meute). La taille de la meute natale et de la portée n'étaient pas des déterminants importants de l'occupation des sites de rendez-vous (tous les  $P > 0,19$ ).

Les portées ont été déplacées sur de très courtes distances, voire pas du tout, au cours des 6 premières semaines. **Cependant, la distance de déplacement a augmenté progressivement avec l'âge des petits** ( $F_{3,36} = 55,2$ ,  $P < 0,01$  ; Fig. 2b). La meute natale, la taille de la portée et la taille de la meute n'ont pas affecté la distance de déplacement (tous  $P > 0,64$ ). La **cohésion** des portées a diminué pendant et après l'abandon des sites de rendez-vous par rapport à la période où les petits étaient plus jeunes ( $F_{2,9} = 5,7$ ,  $P = 0,03$  ; Fig. 2c). **La cohésion de la portée n'a pas été affectée par la meute natale, la taille de la portée ou la taille de la meute** (tous les  $P \geq 0,38$ ).

Les cohortes de portées ont montré une variation annuelle dans l'âge auquel elles ont abandonné les sites de rendez-vous ( $F_{1,12} = 8,85, P = 0,02$ ), la cohorte de portées de 2005 l'ayant fait **3,4 semaines plus tôt** que celle de 2004 (2004 :  $20,7 \pm 0,8$  semaines ou 25 sept ; 2005 :  $17,3 \pm 0,7$  semaines ou 26 août). **La meute natale et la taille de la meute n'ont pas affecté l'âge auquel les portées ont abandonné les sites de rendez-vous** (tous les  $P \geq 0,45$ ), **mais la taille de la portée a montré une relation inverse marginalement significative avec l'âge lorsque les sites de rendez-vous ont été abandonnés** ( $F_{1,12} = 4,62, P = 0,07$ ).



**Figure 2.** Âge des louveteaux divisé en 4 classes d'âge croissantes (mise-bas, site de rendez-vous précoce, site de rendez-vous tardif et abandon du site de rendez-vous), et moyenne ( $\pm$  SE) (a) de la durée d'occupation du site d'origine, (b) de la distance parcourue entre les sites d'origine ou les déplacements, et (c) de la cohésion de la portée exprimée en pourcentage de la portée qui était ensemble, pour 13 portées de loups implantées avec des émetteurs radio intra-péritonéaux dans le parc provincial Algonquin, Ontario, Canada, 2004-2005



## DISCUSSION

Notre étude est la première à documenter la survie et les mouvements des louveteaux du sevrage au début de leur premier hiver et présente donc la seule estimation individuelle de la survie et de la dispersion des louveteaux pour l'été et le début de l'automne.

Le taux de survie des louveteaux en été dans l'APP était élevé mais dans la large gamme des taux de survie apparents rapportés précédemment pour les louveteaux (i.e., 0,36-0,91 ; Fuller et al. 2003). **Le moment de la mort des petits suggère que le risque de mortalité est plus élevé après que les petits soient complètement sevrés et deviennent plus indépendants.** La plupart des mortalités étaient dus à des causes naturelles, et la mortalité semblait indépendante des risques couramment déduits chez les canidés juvéniles, tels que la famine ou les infections par le CPV-2. **La seule covariable susceptible d'avoir affecté le risque de mortalité des petits était la meute natale de la portée, ce qui indique que les meutes varient probablement dans leur capacité à élever les petits jusqu'à l'indépendance.**

Nous avons détecté des petits se dispersant des meutes natales à un âge plus précoce que ce qui a été enregistré précédemment pour les loups (Mech et Boitani 2003). Nous n'avons pas identifié de facteurs sociaux, physiques ou environnementaux favorisant la dispersion précoce des jeunes. Par conséquent, la détection d'une dispersion précoce des petits dans l'APP peut simplement refléter l'avantage d'un suivi intensif des jeunes au cours de leurs premiers mois. Inversement, étant donné la distinction génétique supposée entre les loups de l'Est et les loups gris et la parenté évolutive entre les loups de l'Est et les coyotes, la dispersion précoce parmi les loups de l'Est dans l'APP peut refléter des différences dans les schémas d'histoire de vie (Harrison 1992, Gese et al. 1996, Wilson et al. 2000, Grewal et al. 2004). **Indépendamment du mécanisme, nous aurions mal interprété la réduction de la taille des portées due à la dispersion comme des événements probables de mortalité si nous avions estimé la survie des petits en utilisant des techniques indirectes.**

Bien que la dispersion précoce des juvéniles engendre généralement un faible taux de survie et de production,  $\geq 1$  jeune qui s'est dispersé avant novembre a survécu au-delà de l'âge de 24 mois (Gese et Mech 1991, Schauster et al. 2002). Ainsi, au moins quelques disperseurs précoces ont la possibilité d'établir ou de rejoindre des meutes. Nos résultats suggèrent que des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer **1) la survie et le succès des disperseurs précoces en termes de leur contribution démographique à la population, et 2) les mécanismes favorisant la dispersion précoce des louveteaux.**

**Au fur et à mesure que les louveteaux vieillissent, nous avons constaté que la distance parcourue entre les sites de rendez-vous augmentait et que la durée de séjour dans les sites d'habitation et la cohésion des portées diminuaient.** Cette diminution de la durée d'occupation et de la cohésion dans les foyers plus tardifs correspond à la diminution de la dépendance des louveteaux aux foyers et peut exposer les louveteaux à des facteurs de mortalité supplémentaires. Les mouvements des petits étaient largement indépendants des différents facteurs sociaux, tels que la taille de la meute, la taille de la portée et la meute natale de la portée, ce qui suggère que ces déplacements de sites de rendez-vous sont régis par d'autres facteurs indéterminés, tels que la disponibilité des proies. La taille de la portée peut avoir affecté l'âge auquel les portées ont abandonné les sites de rendez-vous, mais c'était



probablement plus une fonction du stade de développement des petits, qui peut varier annuellement mais n'a pas pu être évalué directement (Harrington et Mech 1982).

Nous présentons les premières estimations directes complètes de la survie des louveteaux, de la mortalité par cause spécifique, de la dispersion et des mouvements depuis le sevrage jusqu'au début de l'hiver. La sécurité démontrée des protocoles de capture et d'implantation (i.e., Crawshaw et al. 2007) devrait atténuer les inquiétudes liées à la perturbation des tanières et ainsi encourager d'autres chercheurs à adopter ces méthodes lorsqu'ils cherchent à estimer la survie et la dispersion précoces ou à élucider les causes de la mort chez les jeunes carnivores.

## IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Notre étude a révélé que la production et la survie des jeunes loups APP étaient plus élevées que celles estimées précédemment (Theberge et Theberge 2004). Cette disparité peut être due à un changement temporel dans la dynamique de la population de loups de l'APP ou simplement à l'amélioration de l'estimation des paramètres démographiques de base. Quoi qu'il en soit, notre étude démontre qu'il est possible d'obtenir des informations démographiques individuelles sur les loups juvéniles qui peuvent jouer un rôle critique dans le développement de stratégies de gestion plus robustes et défendables. Plus précisément, les estimations directes de la survie des jeunes que nous avons obtenues contribueront à l'élaboration de modèles de population plus réalistes pour les loups du centre de l'Ontario. Les futures recherches sur les populations de mammifères devraient surveiller les données démographiques de toutes les cohortes d'âge au sein de la population étudiée afin d'évaluer pleinement le statut et de permettre une gestion appropriée (voir également DelGiudice et al. 2006).

## LITERATURE CITED

- Argue, A. M., K. J. Mills, and B. R. Patterson. In press. Behavioural response of eastern wolves (*Canis lycaon*) to disturbance at homesites and its effects on pup survival. *Canadian Journal of Zoology*.
- Cook, S. J., D. R. Norris, and J. B. Theberge. 1999. Spatial dynamics of a migratory wolf population in winter, south-central Ontario (1990–1995). *Canadian Journal of Zoology* 77:1740–1750.
- Cox, D. R. 1972. Regression models and life tables (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 34:187–220.
- Crawshaw, G. J., K. J. Mills, C. Mosley, and B. R. Patterson. 2007. Field implantation of intraperitoneal radiotransmitters in eastern wolf (*Canis lycaon*) pups using inhalation anesthesia with sevoflurane. *Journal of Wildlife Diseases* 43:711–718.
- DelGiudice, G. D., J. Fieberg, M. R. Riggs, M. Carstensen-Powell, and W. Pan. 2006. A long-term age-specific survival analysis of female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 70:1556–1568.
- DelGiudice, G. D., L. D. Mech, and U.S. Seal. 1991. Gray wolf density and its association with weights and hematology of pups from 1970 to 1988. *Journal of Wildlife Diseases* 27:630–636.
- Echols, K. N., M. R. Vaughan, and H. D. Moll. 2004. Evaluation of subcutaneous implants for monitoring American black bear cub survival. *Ursus* 15:172–180.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105.
- Fuller, T. K., L. D. Mech, and J. F. Cochrane. 2003. Wolf population dynamics. Pages 161–191 in L. D. Mech and L. Boitani, editors. *Wolves: behavior, conservation, and ecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

- Gese, E. M., and L. D. Mech. 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989. *Canadian Journal of Zoology* 69:2946–2955.
- Gese, E. M., R. L. Ruff, and R. L. Crabtree. 1996. Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *Animal Behaviour* 52:1025–1043.
- Grewal, S. K., P. J. Wilson, T. K. Kung, K. Shami, M. T. Theberge, J. B. Theberge, and B. N. White. 2004. A genetic assessment of the eastern wolf (*Canis lycaon*) in Algonquin Provincial Park. *Journal of Mammalogy* 85:625–632.
- Harrington, F. H., and L. D. Mech. 1982. Fall and winter homesite use by wolves in northeastern Minnesota. *Canadian Field-Naturalist* 96:79–84.
- Harrington, F. H., L. D. Mech, and S. H. Fritts. 1983. Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13:19–26.
- Harrison, D. J. 1992. Dispersal characteristics of juvenile coyotes in Maine. *Journal of Wildlife Management* 56:128–138.
- Heisey, D. M., and B. R. Patterson. 2006. A review of methods to estimate cause-specific mortality in presence of competing risks. *Journal of Wildlife Management* 70:1544–1555.
- Jennions, M. D., and D. W. Macdonald. 1994. Cooperative breeding in mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 9:89–93.
- Johnson, M. K., D. K. Boyd, and D. H. Pletscher. 1994. Serologic investigations of canine parvovirus and canine distemper in relation to wolf (*Canis lupus*) pup mortalities. *Journal of Wildlife Diseases* 30:270–273.
- Joslin, P. W. B. 1967. Movements and home sites of timber wolves in Algonquin Park. *American Zoologist* 7:279–288.
- Laurenson, M. K. 1994. High juvenile mortality in cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and its consequences for maternal care. *Journal of Zoology, London* 234:387–408.
- Lin, D. Y., and L. J. Wei. 1989. The robust inference for the Cox proportional hazards model. *Journal of the American Statistical Association* 84:1074–1079.
- McCallum, H. 2000. Population parameters: estimation for ecological models. Blackwell-Science, Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Mech, L. D. 1977. Productivity, mortality, and population trends of wolves in northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy* 58:559–574.
- Mech, L. D., and L. Boitani. 2003. Wolf social ecology. Pages 1–34 in L. D. Mech and L. Boitani, editors. *Wolves: behavior, conservation, and ecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Mech, L. D., and S. M. Goyal. 1993. Canine parvovirus effect on wolf population change and pup survival. *Journal of Wildlife Diseases* 29:330–333.
- Moehlman, P. D. 1979. Jackal helpers and pup survival. *Nature* 277:382–383.
- Murray, D. L. 2006. On improving telemetry-based survival estimation. *Journal of Wildlife Management* 70:1530–1543.
- Patterson, B. R., and F. Messier. 2001. Social organization and space use of coyotes in eastern Canada relative to prey distribution and abundance. *Journal of Mammalogy* 82:463–477.
- Patterson, B. R., N. W. S. Quinn, E. F. Becker, and D. B. Meier. 2004. Estimating wolf densities in forested areas using network sampling of tracks in snow. *Wildlife Society Bulletin* 32:938–947.
- Pimlott, D. H., J. A. Shannon, and G. B. Kolenosky. 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park. Ontario Department of Lands and Forests, Fish and Wildlife Research Report 87, Toronto, Ontario, Canada.
- Pollock, K. H., S. R. Winterstein, C. M. Bunck, and P. D. Curtis. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. *Journal of Wildlife Management* 53:7–15.
- Quinn, N. W. S. 2004. The presettlement hardwood forests and wildlife of Algonquin Provincial Park: a synthesis of historic evidence and recent research. *The Forestry Chronicle* 80:705–717.
- Rausch, R. A. 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. *American Zoologist* 7:253–265.
- Russell, A. F., T. H. Clutton-Brock, P. N. M. Brotherton, L. L. Sharpe, G. M. McIlrath, F. D. Dalerum, E. Z. Cameron, and J. A. Barnard. 2002. Factors affecting pup growth and survival in co-operatively breeding meerkats *Suricata suricata*. *Journal of Animal Ecology* 71:700–709.
- Rutter, R. J., and D. H. Pimlott. 1968. *The world of the wolf*. J. B. Lippincott, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Schauster, E. R., E. M. Gese, and A. M. Kitchen. 2002. Population ecology of swift foxes (*Vulpes velox*) in southeastern Colorado. *Canadian Journal of Zoology* 80:307–319.
- Smith, D. W., D. R. Stahler, and D. S. Guernsey. 2006. Yellowstone wolf project: annual report, 2005. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, USA.
- Theberge, J. B., and M. T. Theberge. 2004. *The wolves of Algonquin Park: a 12 year ecological study*. University of Waterloo, Department of Geography Publication Series 56, Waterloo, Ontario, Canada.
- Van Ballenberghe, V., and L. D. Mech. 1975. Weights, growth, and survival of timber wolf pups in Minnesota. *Journal of Mammalogy* 56:44–63.
- Wilson, P. J., S. Grewal, I. D. Lawford, J. N. M. Heal, A. G. Granacki, D. Pennock, J. B. Theberge, M. T. Theberge, D. R. Voigt, W. Waddell, R. E. Chambers, P. C. Paquet, G. Goulet, D. Cluff, and B. N. White. 2000. DNA profiles of the eastern Canadian wolf and the red wolf provide evidence for a common evolutionary history independent of the gray wolf. *Canadian Journal of Zoology* 78:2156–2166.

Associate Editor: Mason.