

Dynamique spatiale des loups migrateurs en hiver, au sud de l'Ontario (1990-1995)

Received March 17, 1999. Accepted July 12, 1999.

S.J. Cook,¹ D.R. Norris,² and J.B. Theberge. Faculty of Environmental Studies, University of Waterloo, Waterloo, ON N2L 3G1, Canada.

¹Present address: R.R. 8, Owen Sound, ON N4K 5W4, Canada.

²Author to whom all correspondence should be sent at the following address: Department of Biology, York University, 4700 Keele Street, North York, ON M3J 1P3, Canada (e-mail: dnorris@yorku.ca).

Can. J. Zool. 77: 1740–1750 (1999)

Spatial dynamics of a migratory wolf population in winter, south-central Ontario (1990–1995)

S. Joy Cook, D. Ryan Norris, and John B. Theberge

Résumé

Nous avons étudié la répartition spatiale et les déplacements des loups migrateurs (*Canis lupus lycaon*) dans un gagnage de cerfs adjacent au parc provincial Algonquin, en Ontario, durant les hivers 1990-1995. Les loups du centre et de 3/4 Est du parc Algonquin ont suivi la route de migration annuelle des cerfs jusqu'à des terres situées à 13 km en dehors des limites du parc. La répartition des loups a été déterminée par cartographie des lieux où les loups ont été repérés par télémétrie et par analyse des plus proches voisins. Nous avons défini trois systèmes spatiaux : présence persistante/fidélité élevée, présence en groupe/fidélité moyenne, présence passagère/fidélité faible. Nous avons repéré des exemples de non conformité à ces systèmes au sein des meutes. Les données indiquent que les zones utilisées changent rapidement et que le degré de tolérance est très élevé parmi les loups dans les gagnages de cerfs ; des loups intrus ont été observés 163 fois à très grande proximité spatiale ou temporelle. Le comportement social de cette population migratrice de loups n'a jamais été observé auparavant dans l'écosystème forestier loups-cerfs. Parmi les facteurs potentiels de cette plasticité du comportement, il faut penser à l'abondance de nourriture, à un degré élevé de parenté génétique parmi les meutes et à une mortalité due aux humains, particulièrement élevée.

[Traduit par la Rédaction ; *Canadian Journal of Zoologie*]

INTRODUCTION

Les loups gris (*Canis lupus*) sont généralement cités comme animaux fortement territoriaux qui maintiennent leurs territoires de meutes stables pendant toute l'année (1970 Mech, 1977 ; Zimen 1976 ; Nelson et Mech 1981). Typiquement, les carnivores moyens comme les coyotes (*Canis latrans*) et les chacals (*Canis mesomelas*) montrent une plus grande flexibilité dans les systèmes d'espacement que les loups (par exemple, MacDonald 1983). Des études concernant le coyote, effectuées au sud de Washington (Springer 1982), au nord du Michigan (Ozoga et Harper 1966), et en Arizona (Danner et Smith 1980) ont toutes montré un chevauchement considérable entre les coyotes résidents. Ozoga et Harper (1966) ont également montré des fréquences élevées de coyote regroupés pour la chasse, sur la même carcasse de cerfs communs. Des migrations de meutes de loups depuis des territoires d'été vers des secteurs de concentration saisonnière ont été décrites (Mech 1977 ; Carbyn 1981 ; Van Ballenberghe 1983 ; Peterson et al. 1984 ; Messier 1985a ; Ballard et al. 1987 ; Carbyn et al. 1993), mais jamais dans des écosystèmes forestiers loups/cerfs communs, ailleurs que dans le parc provincial Algonquin, en Ontario (Forbes et Theberge 1995 ; Theberge et al. 1996 ; Theberge 1998).

Wiens (1976) a déclaré que la structure en « patches » des ressources peut avoir une influence forte sur l'organisation sociale. Il a noté qu'une variété de systèmes sociaux peut survenir en réponse à un effet d'agrégation des ressources, de prévisibilité de ressources, et à la capacité des proies

pour se défendre. Cette concentration saisonnière annuelle située à côté du parc provincial Algonquin, à partir de fin décembre jusqu'à fin mars ou début avril, nous a fourni une occasion d'étudier un aspect rarement rapporté concernant la dynamique spatiale du loup.

METHODE

Aire d'étude

Le parc provincial Algonquin (48°N, 78°W) couvre une superficie de 7571 km² située sur la partie méridionale des territoires Canadiens, avec une altitude variant de 180 à 380 mètres dans l'Est, et jusqu'à 580 mètres dans l'Ouest (Fig. 1). Les données ont été rassemblées principalement dans la partie orientale du parc. La température moyenne de janvier est de -11,5°C, et des températures de -40°C ne sont pas rares (Wilton 1987). Les précipitations annuelles moyennes s'étendent de 66 à 86 centimètres, avec des chutes de neige moins abondantes dans l'Est et autour du gagnage (zone d'hivernage) des cerfs communs (*cerf de Virginie*) (Brown et al. 1968).

Les forêts se situent dans une zone de transition entre deux éco-regions principales : la forêt boréale au Nord avec les grands lacs et la forêt de St Lawrence aux Sud (Rowe 1959). La moitié orientale du parc est dominée par le pin blanc (*Pinus strobus*) et se compose de pin-intolérant : pin rouge (*Pinus resinosa*), et pin de cric (*Pinus banksiana*) mélangé au bouleau blanc (*Betula papyrifera*), au tremble à grandes dents (*Populus grandidentata*), au peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), et au chêne rouge (*Quercus rubra*). Les terres situées au Sud contiennent principalement des sapins baumier (*Abies balsamea*), des épinettes noires (*Picea marianne*), et des cèdre blanc oriental (*Thuja occidentalis*) (Pimlott et al. 1969). La commercialisation du bois se produit dans 75% du parc, et un réseau étendu de routes d'exploitation forestière couvre la partie orientale.

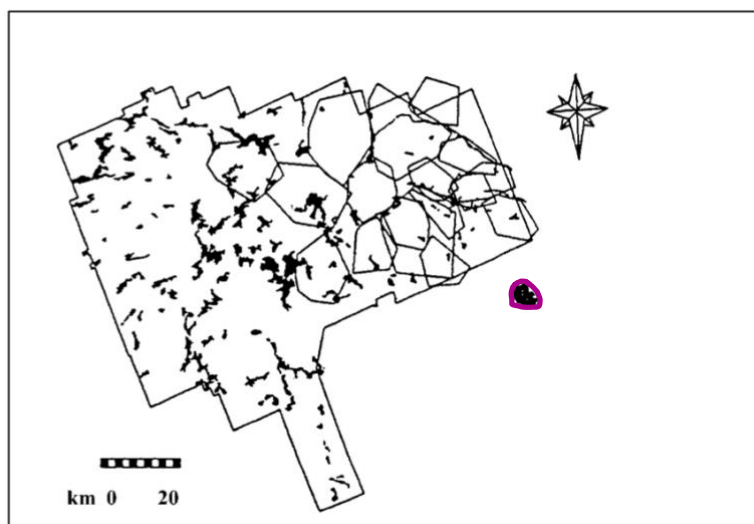


Fig. 1. Territoires des loups du parc Algonquin radio-équipés pendant l'étude. Le polygone noir au sud-est du parc est le lac Round et la zone d'hivernage des cerfs est une zone de 310 km² immédiatement à l'ouest

Proies de base

La plupart des proies dans le parc Algonquin incluent des orignaux (*Alces alces*), des cerfs de virginie (*Odocoileus virginianus*), et des castors (*Castor canadensis*). Les orignaux sont répartis de façon homogène dans tout le parc et, basé sur des comptages aériens récents, les densités sont élevées par rapport aux normes de l'Ontario (0,35-0,5/km² ; Theberge et al. 1996). Les densités du castor sont indisponibles, mais elles sont considérées communes et répandues dans tout le parc.

Le cerf commun est la proie hivernale préférée des loups dans le parc Algonquin. Pendant cette étude, les cerfs communs étaient rares du côté occidental du parc et en lente augmentation dans de nombreux secteurs de la partie orientale (Theberge et *al.* 1996). Chaque hiver, la majeure partie des cerfs communs de la zone orientale émigrent, la plupart du temps vers le gagnage de Round Lake deer yard. Deux parties plus petites, Black Bay, situées à 30 kilomètres à l'Est du parc, et Germanicus, situées à approximativement 15 kilomètres au Sud-Est du gagnage de Round Lake, abritent de plus petites populations estimées à environ 500 cerfs communs (Swanson 1993). Selon l'augmentation de la profondeur de neige, la diminution de la température, ou les deux à la fois, la migration des cerfs communs peut commencer entre mi-novembre et fin janvier.

Aucun cerf commun n'a été enregistré dans la section orientale du parc les hivers 1990-1991, 1991-1992, et 1992-1993, indiquant un exode l'hiver en direction de secteurs extérieurs (Swanson 1993). En 1993-1994 et 1994-1995, de petites hardes dispersées de cerfs communs étaient supposées avoir hiverné dans la partie orientale du parc.

Un secteur de 310 km² est situé à 13 kilomètres de la frontière Sud-Est du parc et possède un noyau de 80 km², où la plupart des cerfs communs se rassemblent après la migration. L'évaluation la plus récente du nombre de cerfs communs se situe entre 1500 et 2500 animaux (Swanson 1993). Le territoire est approximativement couvert de forêts à 80%, et contient une mosaïque hétérogène de parcelles mélangées à des terres agricoles qui sont principalement privée (>90%) (Swanson 1993). Notre secteur d'étude entoure approximativement 2500 km², y compris Round Lake et les territoires de 18 meutes de loups radio-pistés.

Piégeage et nomenclature

Les loups ont été capturés entre les mois de mai et août, de 1987 à 1995 (certains des loups suivis dans cette étude ont été capturés avant 1990) avec des pièges à palette modifiés (principalement le Texas 4, protection du bétail Cie., alpine, Texas) le long des pistes forestières du parc. Les animaux ont été immobilisés avec du chlorhydrate de tiletamine et de chlorhydrate de zolazepam (Telazol, A.H. Robins Co, Richmond, Va.). Le sexe, l'âge, et la masse corporelle ont été déterminés et un échantillon de sang a été prélevé. L'âge des loups a été estimé principalement à partir de l'usure des incisives, du remplacement des dents, et de la condition de reproduction. Les animaux capturés ont été classifiés comme **louveteaux**, **jeune adulte** (5-24 mois), ou **adulte**. Seulement les jeunes adultes et les adultes étaient radio-équipés.

La plupart des groupes dans le secteur d'étude ont seulement été représentés par un loup équipé. Ainsi, sauf indication contraire, l'individu équipé et suivi représente une seule meute. Les tailles de groupe ont été estimées à partir des observations visuelles, du suivi des pistes dans la neige, et des hurlements provoqués.

Radio-pistage d'hiver

Les loups équipés ont été situés par télémétrie aérienne depuis un avion ou par télémétrie au sol (au total 3395 localisations ; 64% au sol et 38% par avion). Les données ont été rassemblées périodiquement durant plus de 5 hivers, entre décembre 1990 et mars 1995. La recherche était plus intensive au cours des hivers 1993-1994 et 1994-1995, quand les loups étaient radio-pisté presque journalièrement et les « survols de télémétrie » ont été faits aussi fréquemment que les conditions climatiques le permettaient. Les hivers 1993-1994 et 1994-1995 ont été divisées en 7 périodes

hebdomadaires correspondantes au nombre réel de jours consacré au suivi par rapport aux jours du calendrier (par exemple, une période hebdomadaire a inclus le 9 au 12 janvier et le 16 au 18 janvier ; aucun travail sur le terrain n'a été conduit le 13, le 14 et le 15 janvier). Ceci en tenant compte des comparaisons standard entre les 5 saisons, puisque les données ont été rassemblées pendant des intervalles hebdomadaires pendant les trois premières saisons. Des intervalles hebdomadaires ont été choisis pour nous permettre d'analyser des données suffisantes au cours de périodes les plus courtes possibles, basées sur le travail préliminaire effectué par Forbes et Theberge (1995).

Les localisations ont été enregistrées sur des cartes topographiques au 1 : 50 000, en utilisant la grille transversale universelle de Mercator 100 x 100 m. Les localisations ont été enregistrées et analysées avec un système d'information géographique (GIS) (SPANS, SPANS Map, et SPANS Explorer, Tydac Technologies Inc., 1993, 1994, 1996). Toutes les cartes ont été produites en utilisant le système d'exploitation SPANS et les analyses statistiques ont été faites en utilisant Microsoft Excel (Microsoft Corporation, 1997), le SYSTAT (SYSTAT Inc., 1997), et Arc Info (institut de recherche de recherche des systèmes environnementaux, 1990 et 1996). L'analyse χ^2 , a été faite avec les données obtenues à partir d'une dimension d'échantillon de plus de 15 ou des cellules prévues de fréquence de plus de 5 ont été analysées (Kvanli 1988). L'essai statistique a été considéré significatif au niveau 0,05.

Activités extraterritoriales

Les mouvements extraterritoriaux ont été classifiés comme (i) **excursions extraterritoriales** (incursions d'une durée de moins de 2 semaines, intérieure ou extérieure au parc) ou (ii) **migrations saisonnières** (voyages à long terme d'une durée de plus de 2 semaines, plus éloignés que le gagnage des cerfs communs à côté du parc, semblables à ceux décrits dans Forbes et Theberge 1995). Pour les trois premières saisons, les données de télémétrie étaient insuffisantes pour distinguer les excursions extraterritoriales des migrations saisonnières, donc les loups ont été classifiés seulement comme **migrateur** ou **non migrateur**, sur la base d'une excursion extraterritoriale au minimum durant une saison.

Les durées des excursions extraterritoriales et des migrations saisonnières ont été calculées à partir de la date relevée à mi-chemin entre la dernière localisation à l'intérieur du territoire et la première pendant l'excursion relevée à la date à mi-chemin entre la dernière localisation pendant l'excursion et la première après le retour dans le territoire (Messier 1985*b*). La distance parcourue pendant les mouvements extraterritoriaux a été mesurée à partir de la dernière localisation à l'intérieur du parc à la première dans la zone de gagnage des cerfs communs. Toutes les distances enregistrées sont des évaluations minimales. Par exemple, si un loup était localisé par hasard en cours de route dans le gagnage des cerfs communs, alors la distance enregistrée pour le voyage extraterritorial était inférieure à la distance réelle parcourue.

Territoires et domaines d'utilisation

Les territoires de toutes les meutes ont été tracés avec plus de 10 localisations (semblables à Forbes et à Theberge 1995). Les limites territoriales n'ont pas inclus les mouvements extraterritoriaux. Comme Mohr (1947), les territoires ont été tracés en utilisant la technique du polygone convexe minimum (MPC) modifiée, en choisissant 95% des localisations les plus proches du centre du polygone (Bekoff et Mech 1984 ; Potvin 1988).

Le « domaine d'utilisation » a été choisi comme un excédent du territoire, pour décrire le secteur couvert pendant les mouvements extraterritoriaux des loups. Les domaines d'utilisation ont été classifiés dans deux types : (1) **les secteurs utilisés pendant toute la saison d'hiver** et (2) **les secteurs utilisés dans le gagnage des cerfs communs**. Les secteurs utilisés pendant toute la saison d'hiver ont été calculés avec toutes les localisations pour chacun des animaux suivis (intérieur et extérieur du parc). Les secteurs de gagnages utilisés ont été déterminés sur une base hebdomadaire pour tous les loups équipés situés dans la zone d'hivernage des cerfs. Les domaines d'utilisation ont été calculés seulement pour les loups qui ont eu 5 localisations ou plus, dans chaque période.

Aussi bien les localisations terrestres qu'aériennes ont été incluses pour tracer les secteurs utilisés par les loups, pour déterminer s'il y avait des différences significatives sur le temps passé (i) dans le parc et dans leur territoire, (ii) dans le parc et en dehors du territoire, et (iii) hors du parc, seulement avec des localisations aériennes de sorte que les différences rapportées soient impartiales vis-à-vis de l'effort de recherche.

Utilisation de l'espace dans le gagnage des cerfs communs

En plus de tracer et de calculer les domaines d'utilisation dans le gagnage des cerfs communs, les distances entre les animaux voisins les plus proches (Clark et Evans 1954) entre toutes les localisations, ont été déterminées par Arc Info (systèmes de recherche environnementaux et institut de recherche, 1990 et 1996). Pour assurer l'indépendance des localisations de télémétrie, le jour a été divisé en trois intervalles de temps : (1) 7h00-11h59 heures (**matin**) ; (2) 12h00-17h00 (**après-midi**), et (3) 17h01-1h00 heure du matin (**soirée**). Si plus d'une localisation située à ≤ 500 mètres ont été obtenues pendant l'intervalle, la moyenne des localisations a été enregistrée. Si plus d'une localisation >500 mètres était obtenue dans une période, seulement la première localisation a été enregistrée, d'après White et Garrott (1990). Deux localisations peuvent être considérées statistiquement indépendantes si un temps suffisant s'écoulait, pour qu'un animal puisse se déplacer d'un bout à l'autre du secteur d'étude. Puisque l'aire entière du gagnage des cerfs communs (la périphérie et le noyau) est seulement de 310 km², un loup pourrait se déplacer d'une extrémité à l'autre entre les intervalles de temps.

Comme le calcul des secteurs fréquentés, les distances entre les voisins les plus proches ont été classifiées sur une base hebdomadaire. Les données entre les animaux voisins les plus proches ont été analysées à trois niveaux, en fonction d'une large indication d'aspect aléatoire entre tous les loups présents sur les zones d'hivernage des cerfs communs et l'identité spécifique des voisins les plus proches, dans des intervalles de temps spécifiques : (1) analyse de déviation aléatoire des localisations et de proximité générale des loups dans la zone ; (2) examen de la distribution des distances pour les modèles spatiaux (fortement groupés, plus aléatoirement espacés, ou largement dispersés) ; et (3) l'analyse de l'identité des voisins les plus proches de l'individu équipé (c.-à-d., des loups de la même meute ou d'autres meutes).

Niveau 1 (distance de séparation)

Les distances moyennes entre les animaux voisins les plus proches ont été analysées pour déterminer si (i) toutes les localisations des loups équipés (c.-à-d., les données entières représentant tous les groupes avec des animaux équipés) et (ii) toutes les localisations individuelles de loups

équipés (c.-à-d., que le loup équipé représente un seul groupe) à chaque fois que l'intervalle a dévié de l'aspect aléatoire (Boots et Getis 1988). Déterminer la déviation de l'aspect aléatoire est une analyse préliminaire des données qui ramènent toutes les observations à une statistique simple d'essai (la distance moyenne vis-à-vis du voisin le plus proche). Cet essai évalue si les localisations des loups équipés sont aléatoirement espacées ou groupées dans le secteur d'étude. La taille des gagnages des cerfs communs a été calculé en utilisant toutes les localisations de loups équipés présents pendant chaque période, donc elle a évolué tout au long de chaque saison.

Un facteur de correction développé par Donnelly (1978) a été employé pour compenser les effets de bordure de la frontière du secteur d'étude. Ce facteur peut être employé seulement quand la dimension de l'échantillon est 7 fois plus grand, et lorsque la forme du secteur d'étude n'est pas fortement irrégulière (c.-à-d., aucunes déviations extrêmes des cercles, des ellipses, ou des rectangles). Puisque des polygones ont été employés pour tracer les frontières des secteur étudiés pour chaque période, les formes n'étaient pas fortement irrégulières ; cependant, la limitation de la taille des échantillons a exclu l'analyse des localisations de différents loups dans certains cas. La proximité de loups équipés utilisant le gagnage des cerfs communs a été montré par la distance moyenne vis-à-vis du voisin le plus proche et l'intervalle de distance maximum vis-à-vis du voisin le plus proche (la plus grande distance séparant n'importe quels loups équipé) ont été enregistré chaque fois qu'ils étaient présents dans le gagnage.

Niveau 2 (animaux groupés ou dispersés)

Le deuxième niveau d'analyse était plus spécifique. Toutes les distances entre les voisins les plus proches ont été employées pour examiner la proportion de loups suivi qui « **ont été groupés** » (défini en tant que majorité de localisations dans le secteur de cerfs communs dans la 25^{ème} partie inférieur de la série de distance entre le voisin le plus proche), contre largement « **dispersé** » (la majorité des localisations dans le secteur de cerfs communs dans le 25^{ème} partie supérieure de la gamme de distance entre les voisins les plus proches). Si la majorité des localisations dans le gagnage étaient situées entre 26 et 74% du voisin le plus proche, les loups ont été considérées comme aléatoirement distribuées.

Niveau 3 (identité des animaux voisins)

L'analyse du niveau 3 est basée sur l'identité des loups voisins les plus proches, ou avec plus de précisions, les pourcentages avec les voisins les plus proches qui étaient eux-mêmes en contact de loups équipés d'autres meutes. En d'autres termes, nous avons voulu déterminer quand les meutes utilisaient des secteurs en isolation et quand les loups d'autres meutes étaient également dans ces secteurs. C'était l'indicateur le plus spécifique de la distribution spatiale dans la zone d'hivernage de cerfs communs. La seule meute à utiliser la zone de gagnage des cerfs communs avec plus d'un loup équipé était le groupe de Jocko, l'hiver 1993-1994. Ces deux loups équipés, Jocko de Mathews 6 et Jocko du bassin 6, étaient ensemble dans plus de 95% des localisations. Pendant quelque temps, quand les loups ont été séparés, leur localisation moyenne a été tracé (White et Garrott 1990). Ainsi, quand le pourcentage des voisins les plus proches de chacun des loups équipés ont été déterminés, la probabilité que leur voisin le plus proche soit un membre d'une autre meute n'était pas plus élevée pour des groupes avec plus d'un loup équipé que pour des groupes avec seulement un loup équipé.

Distance vis-à-vis d'un loup étranger

Les localisations entre les loups de différentes meutes ou entre les loups et les meutes passagères (*transient wolves*) ont été notés et ont été nommé comme distances vis-à-vis d'un loup étranger (alien wolf-distance). Excepté quelques exemples de loups observés ensemble depuis le sol ou à partir de l'avion, toutes les distances ont été déterminées à partir de l'analyse des localisations de télémétrie aérienne.

Trois catégories de distance ont été indiquées, selon les intervalles suivants : **(i)** très proche dans l'espace et dans le temps (VCST) : si des loups étrangers ont été vus ensemble ou ne pouvaient être séparés par télémétrie (<100 mètres l'un de l'autre) ; **(ii)** proche dans l'espace et le temps (CST) : si des loups étrangers ont été situés à moins de 2 kilomètres l'un de l'autre dans un délai de 15 minutes ; et **(iii)** proche dans l'espace et le temps plus longtemps (CSLT) : si des loups étrangers ont été situés à moins de 2 kilomètres l'un de l'autre pendant des intervalles de 15 minutes à 48 h.

Pour les loups qualifiés de VCST (<100 mètres l'un de l'autre), on suppose que dans la plupart des cas, ils se rendaient compte de leur présence mutuelle. Pour les deux autres types d'interactions (CST et CSLT), un manque d'observations a exclu notre détermination pour montrer si les loups avaient un comportement de s'éviter.

Territoires saisonniers des meutes dans la zone d'hivernage des cerfs communs

L'existence de territoires saisonniers de meutes dans ce secteur a été évaluée en utilisant trois voies évidentes : **(1)** en examinant les cartes d'utilisation de l'espace dans les zones d'hivernage des cerfs communs par des loups équipés, qui ont été déterminés, si possible, à intervalles hebdomadaires pour chaque saison ; **(2)** en analysant les données des distances vis-à-vis des voisins les plus proches pour montrer, premièrement, qui des loups équipés ont montré des degrés de groupement élevés (niveau 2), et deuxièmement, le pourcentage des voisins les plus proches vis-à-vis de chacun des loups équipés qui étaient eux-mêmes avec des loups d'autres meutes (niveau 3) ; et **(3)** en examinant les données de loups en interaction pour déterminer quels loups ont été enregistrés dans les quelques interactions pour chacun des trois types. Les loups équipés ont dû utiliser des secteurs assez exclusifs pendant une période d'au moins 2 semaines, considérant ces secteurs comme le maintien d'un territoire saisonnier.

RESULTATS

Activité extraterritoriale des loups

Cinq loups équipés, chacun représentant une meute différente, ont émigré vers le territoire d'hiver des cerfs communs l'hiver 1990-1991, quatre l'hiver 1991-1992, et sept l'hiver 1992-1993. Au cours des hivers 1993-1994 et 1994-1995 un total de 28 **excursions extraterritoriales** et 20 **migrations saisonnières** étaient faites. Dix voyages extra-territoriaux et 9 migrations saisonnières (incursions d'une durée de plus de 2 semaines) ont été faites par 8 loups équipés en 1993-1994 et 18 voyages extraterritoriaux et 11 migrations saisonnières impliquant 14 loups équipés en 1994-1995.

Les distances d'excursion ont donné une moyenne de $28,5 \pm 2,4$ kilomètres ($X \pm SE$) ; $n = 50$) et se sont étendues de 7,0 à 87,0 kilomètres. Les distances étaient généralement proportionnelles à la distance entre le territoire du loup suivi et la zone d'hivernage des cerfs communs. La durée moyenne du voyage pour les saisons d'hiver 1993-1994 et 1994-1995 était de $14,28 \pm 2,70$ jours ; $n = 32$ incidences de la durée connue) s'étendant de 1 à 87 jours. La dernière excursion était celle

du groupe de Jocko, qui est resté la majeure partie de la saison d'hiver 1994-1995 dans le secteur d'hivernage des cerfs communs.

Domaines d'utilisation hivernal

Des différences fortement significatives ont été trouvées entre les saisons, concernant le pourcentage de temps passé dans le parc et à l'intérieur de leur territoire, dans le parc et en dehors du territoire, et dans le gagnage des cerfs communs ($\chi^2 = 171.58$, $df = 6$, $p < 0.0001$). Les hivers 1990-1991, 1991-1992, et 1994-1995, les loups ont consacré plus de temps dans leur territoire à l'intérieur du parc, tandis que les hivers 1992-1993 et 1993-1994, la majorité du temps a été passé dans la zone de gagnage des cerfs communs (Fig. 2).

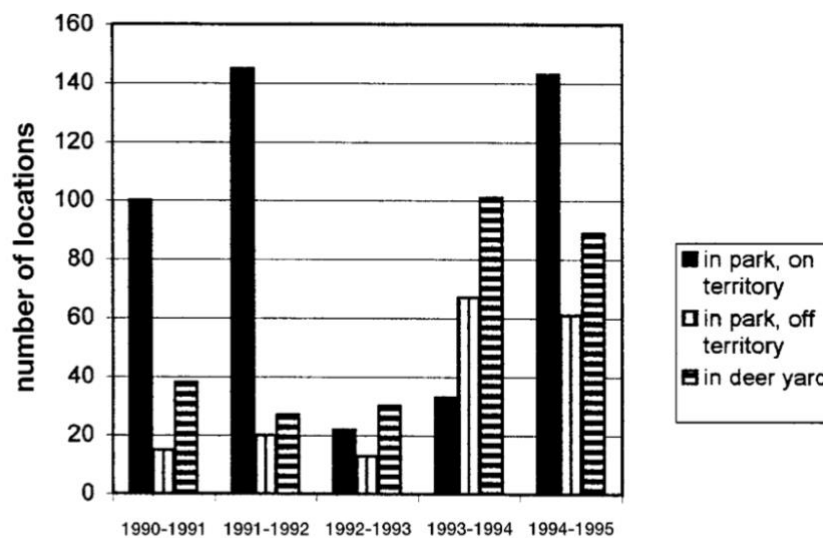


Fig. 2. Nombre de repères télémétriques de tous les loups radiocalisés par saison classés dans des zones géographiques distinctes. « Dans le parc/hors du territoire » indique qu'un loup a été localisé soit en intrusion dans le territoire d'une autre meute, soit dans une zone vacante

Les domaines d'utilisation pendant toute la saison d'hiver ont été calculés pour tous les loups migrateurs et non migrateurs. Les données de l'hiver 1994-1995 sont illustrées dans la Figure 3. La surface totale moyenne utilisée par les meutes migratrices, calculée pour les 5 saisons était de $480,44 \pm 56,20 \text{ km}^2$; $n = 41$) et s'est étendu de 98,84 à 1851,21 km^2 (le dernier secteur se rapporte à un loup qui a été situé du côté occidental du parc pendant une courte période). Le programme ANOVA a indiqué qu'il n'y avait aucune différence significative dans le domaine d'utilisation moyen des territoires entre les saisons ($F = 2,268$, $p = 0,52$).

La surface totale d'utilisation moyenne pour les loups non migrateurs était de $230,91 \pm 56,56 \text{ km}^2$; $n = 10$). C'est sensiblement inférieur au domaine moyen d'utilisation calculé pour les loups migrateurs ($t = 2.118$, $df = 49$, $p < 0.05$). Bien qu'il n'y ait eu aucune différence significative dans le domaine d'utilisation moyen entre les saisons ($F = 0,557$, $p = 0,662$), il y avait une variation considérable entre les loups équipés. Les domaines d'utilisation se sont étendus de 61,28 à 692,76 km^2 . Le premier secteur représente un loup qui est resté dans son territoire tout l'hiver et le dernier était dans une meute qui a erré sur la majeure partie du tiers oriental du parc, ne montrant aucune affiliation territoriale pendant toute la saison d'hiver. **Aucun loup non migrateur n'a été noté l'hiver 1992-1993.**

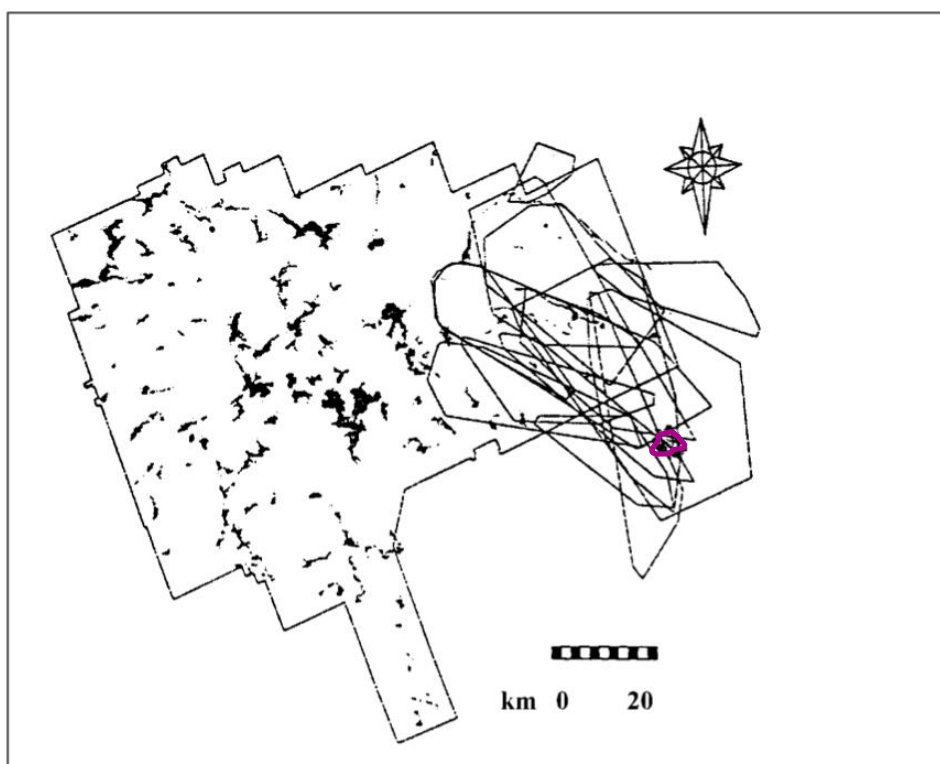



Fig. 3. Zones totales d'utilisation des loups radiocalisés durant l'hiver 1994-1995, comprenant les territoires du parc ainsi que les points de télémétrie à l'extérieur du parc, y compris la zone d'hivernage des cerfs de Round Lake 

Domaines d'utilisation du gagnage des cerfs communs

Les domaines d'utilisation annuels du gagnage pour toutes les saisons d'hiver n'ont pas été comparés entre les années, en raison d'une surveillance plus intensive les hivers 1993-1994 et 1994-1995. Au lieu de cela, les domaines d'utilisation ont été calculés sur la base des intervalles de temps hebdomadaires. Les dimensions de l'échantillon utilisées dans l'analyse se rapportent seulement à des localisations indépendantes de télémétrie. Le programme ANOVA a prouvé qu'il n'y avait aucune différence significative entre les 5 saisons pour le domaine d'utilisation hebdomadaire moyen ($F = 1.146, p > 0.50$). Des valeurs fortement variables ont été enregistrées parmi toutes les saisons (Tableau 1).

Tableau 1. Zones utilisées dans la zone d'hivernage des cerfs de Round Lake pour les loups **extraterritoriaux** au cours de chaque saison de chasse

Winter	<i>n</i>	Area of use (km ²)	
		Mean ± SD	Range
1990–1991	5	8.29±2.18	1.70–13.30
1991–1992	4	21.16±16.03	2.13–69.10
1992–1993	7	8.74±1.54	3.93–16.87
1993–1994	22	24.33±5.41	5.25–115.45
1994–1995	14	20.77±4.44	3.00–65.71

Note: *N* is the number of radio-collared wolves.

Utilisation de l'espace dans le gagnage des cerfs communs (analyse du voisin le plus proche)

Niveau 1

L'aspect aléatoire des localisations examinées de tous les loups suivi (c.-à-d., les données entières représentant toutes les meutes avec des animaux équipés) utilisant le gagnage de cerfs communs n'a indiqué aucun modèle conformé sur une base hebdomadaire. Les résultats ont montré un mélange de distributions **aléatoires** et **groupées** ; aucune distribution dispersée n'a été enregistrée. L'analyse faite individuellement avec chacun des loups (le loup représentant un seul groupe) dans chaque intervalle de temps, a montré une tendance sensible à se grouper, plus que prévu, basé sur 2 saisons avec 24 ou 25 loups.

La proximité d'un autre loup équipé qui utilise le gagnage de cerfs communs a été illustré par l'examen de deux mesures de distance, la distance moyenne avec le voisin le plus proche et le plus éloigné. Les distances moyennes avec les voisins les plus proches ont probablement donné la meilleure indication de la proximité spatiale étroite enregistrée dans le gagnage des cerfs communs. Tout au long des 5 saisons d'hiver, toutes les plus grandes distances voisines les plus proches moyennes enregistrées pour les loups équipés était de 2,49 kilomètres en février 1990-1991. Quand les loups équipés sont considérés individuellement, tous montrent que les distances avec les voisins les plus proches enregistrées étaient au-dessous de 2 kilomètres.

Une autre indication de la proximité spatiale des loups dans le gagnage est donnée par les distances maximales avec les voisins. La plus grande valeur enregistrée était de 13,90 kilomètres l'hiver 1993-1994 et la distance maximale moyenne pour tous les intervalles de temps combinés pour les 5 saisons était de $5,96 \pm 0,70$ kilomètres ; $n = 21$).

Niveau 2

L'examen de la distribution des fréquences de distance pour les modèles spatiaux plus spécifiques pour les localisations individuelles de loup équipés, a montré une cassure entre les 5 saisons. Les 3 premiers hivers, la plupart des loups (92% ; $n = 12$) ont affiché des modèles groupés. Aucun des loups équipés ont montrées des tendances à la dispersion.

En revanche, les hivers 1993-1994 et 1994-1995, la plupart des loups équipés ont eu tendance à être aléatoirement distribué (42% ; $n = 41$), 17% à être groupés, et seulement 14,6% à être dispersés. Les pourcentages pour d'autres loups étaient égaux dans plus d'une catégorie. Par exemple, la 6^{ème} semaine de l'hiver 1994-1995, 33,3% les distances vis-à-vis des voisins les plus proches pour Jocko 6 ont été distribués uniformément entre chacune des trois catégories de distances entre les voisins les plus proches.

Niveau 3

L'analyse de l'identité des voisins les plus proches des loups équipés a contribué à l'identification des territoires saisonniers, par mesure du degré d'exclusivité d'utilisation du territoire. La gamme des pourcentages avec les voisins les plus proches au sein de la meute ou par rapport aux membres d'autres meutes était fortement variable pour les 5 saisons (gamme 0-100%).

La plupart des loups (33) au cours de différents intervalles de temps, ont montré une combinaison avec des animaux voisins les plus proches, du même groupe ou avec les membres d'autres meutes. Pour 9 exemples, la tendance d'un usage exclusif d'un secteur a été montrée ; en revanche, 3 meutes ont fortement erré.

Parmi les 9 exemples montrant une exclusivité, 4 ont comporté une distribution groupée (analyse de niveau 2), représentant un petit secteur d'une utilité exclusive. Les six loups restants ont montré un degré élevé d'exclusivité dans une distribution aléatoire (de niveau 2) et a donc utilisé un grand secteur. Aucun n'a montré un degré élevé d'exclusivité tout en montrant une distribution dispersée. Chacun des trois exemples montrant un degré d'exclusivité très faible a comporté une distribution groupée, montrant une occupation commune d'un petit secteur.

Distances vis-à-vis d'un loup étranger dans la zone d'hivernage (Gagnage)

Cent soixante-trois (163) distances vis-à-vis d'un loup étranger (1 en 1990-1991 ; 25 en 1991-1992 ; 56 en 1992-1993 ; 41 en 1993-1994 ; 41 en 1994-1995) ont été enregistrés dans le gagnage au cours des 5 saisons : 8 VCSTs (très proches) ; 27 CSTs (proches), et 128 CSLTs (proches longtemps). Des 8 VCSTs (2 en hiver 1993-1994 et 6 en hiver 1994-1995), 2 étaient des contacts confirmés vis-à-vis d'un loup étranger d'une autre meute. **En février 1994, on a observé McD 1 et Jocko 2 dans un groupe d'au moins 6 loups jouant sur un marais congelé. Aucun comportement antagonique n'a été noté.** En février 1995, McD 1 HL (taille estimée du groupe : 2) et Jocko 6 (taille estimée du groupe : 4) ont été vu ensemble lors d'une carcasse de cerf commun. Des 6 autres VCSTs, 2 étaient d'intérêt particulier. Fin février 1995, McD 1 HL et Mathews 9, ont tous les deux voyagé avec 1 autre loup, et ont été situés ensemble pendant 3 jours consécutifs, du 25 au 27 février (2 VCSTs et 1 CST). Ils ont pu s'alimenter sur une carcasse de cerf commun située à 200 m dans le territoire saisonnier de la meute de Jocko (les territoires saisonniers sont discutés dans la section suivante). L'autre VCST (très proche) a impliqué Mathews 9 et McD 2 Wilno (le territoire annuel de ce loup était localisé au Sud-Est du gagnage). Ces 2 loups étaient « ensemble » dans le gagnage le 5 mars 1995. Dix jours plus tard, ils ont été situés à moins de 0,5 kilomètre l'un de l'autre, à approximativement 20 kilomètres au nord-ouest du gagnage de cerfs communs du parc Algonquin, puis 2 jours plus tard, ils ont été situés à proximité l'un de l'autre dans le gagnage (VCST). Ils sont séparés de manière permanente suite à cet incident.

Territoires saisonniers des loups dans le gagnage

La présence de meute montrant des territoires saisonniers dans le gagnage a été confirmée principalement avec l'examen des cartes produites avec le logiciel GIS et combiné avec les données de distances entre les voisins les plus proches et les données des distances vis-à-vis d'un loup étranger. En raison du suivi moins fréquent, les données des hivers 1990-1991, 1991-1992, et 1992-1993 n'étaient pas habilitées pour une analyse saisonnière des territoires. Seulement les données des hivers 1993-1994 et 1994-1995 sont discutées. Quatre loups équipés ont semblé établir des territoires saisonniers avec des intervalles de temps d'au moins 3 semaines pendant ces 2 saisons. L'hiver 1993-1994, Jocko 6 et Mathews 6 Jocko (le groupe de Jocko) ont eu un territoire défini à partir du 21 janvier jusqu'au 23 février, et Pretty 4, représentant de son groupe, ont semblé établir un territoire pour la majeure partie de février (semaines 4-6). Durant l'hiver 1994-1995, le groupe de Jocko (représenté seulement par Mathews 6 Jocko) a encore semblé établir un territoire saisonnier pour la majeure partie de février. L'autre meute à établir un territoire saisonnier était celui de Jocko 6 (à partir du 29 janvier au 23 mars).

L'évidence supplémentaire pour les territoires saisonniers décrits ci-dessus est fournie par l'analyse des résultats des distances vis-à-vis du voisin le plus proche. L'hiver 1993-1994, le groupe de Jocko a eu en moyenne 83% comme voisins les plus proches des animaux du même groupe pour les semaines 3-6. Pretty 4 a eu plus de 75% de ses voisins les plus proches des animaux du même groupe les semaines 4 et 6. L'hiver 1994-1995, Jocko 6 a eu plus de 75% de ses voisins plus proches des animaux du même groupe dans chaque intervalle de temps hebdomadaire excepté la semaine 4. Mathews 6 Jocko a eu plus de 75% de ses voisins plus proches des animaux du même groupe les semaines 4 et 5. En outre, les loups dont l'établissement des territoires saisonniers a été présumés, ont eu les plus faibles pourcentages de localisations dans le gagnage, et sont impliqués dans les interactions avec des loups étrangers (Fig. 4).

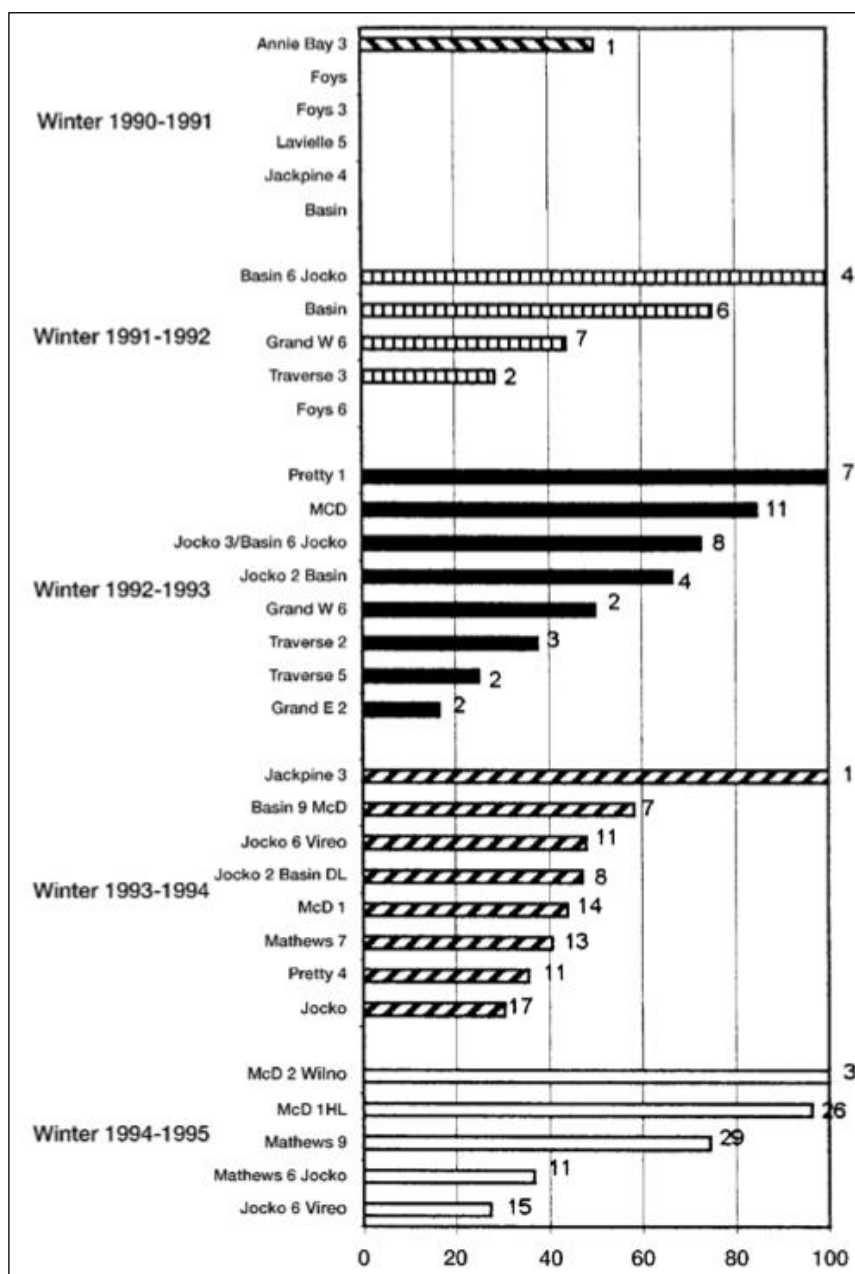


Fig. 4. Pourcentages de repères télémétriques de loups radiolocalisés impliqués dans différentes catégories de distance de loups exotiques (VCST, CST et CSLT (voir le texte)). Les nombres à droite des barres indiquent le nombre réel de repères télémétriques. Notez que « Foys » (hiver 1990-1991) comprend deux loups à collier, Foys 4 et Foys 5 ; « Basin » (hivers 1990-1991 et 1991-1992) comprend deux loups à collier, Basin 4 et Basin 5 ; « MCD » (hiver 1992-1993) comprend trois loups à collier, Basin 9 MCD, Basin 5 MCD, et Basin 4 MCD ; et « Jocko » (hiver 1993-1994) comprend deux loups à collier, Basin 6 Jocko et Mathews 6 Jocko

DISCUSSION

Cette étude représente la seule documentation d'une population migratrice étendue de loup dans un écosystème loups-cerfs communs. Le travail effectué par Forbes (1994) et Forbes et Theberge (1995), cette étude, montre des mouvements extraterritoriaux d'hiver étendu avec un niveau élevé d'agrégation et de tolérance entre des loups dans le parc Algonquin. Nous avons décrit un système social plus flexible qu'enregistré précédemment dans des écosystèmes forestiers loup-cerfs communs, ayant pour résultat un système territorial dans le parc Algonquin qui est beaucoup plus lâche en hiver que durant d'autres périodes de l'année. Nous avons passé en revue toutes les excursions extraterritoriales et les migrations saisonnières dans divers écosystèmes loup-proie (Tableau 2).

Tableau 2. Examen des migrations extraterritoriales et saisonnières qui ont été documentées dans divers écosystèmes où vivent les loups

Study area	Ecosystem type	Season	Excursions		
			Number	Reason	Duration
Northern Canada	Wolf-caribou	Winter	Many	Migratory prey	3-4 months
Superior, NE Minnesota	Wolf-deer	Primarily winter	?	Food shortages	Short term ^d
NW Alaska	Wolf-caribou	Winter	(i) 3 seasonal migrations; (ii) 3 short-term excursions	Migratory prey/predispersal	(i) 3-5 months; (ii) 1 week or less
Riding Mountain, Manitoba	Wolf-elk	Winter	1	? (abundant prey available)	Long term ^e
South-central Alaska	Wolf-caribou	Annual (primarily winter)	Frequent	Large territories unguarded	Variable
Kenai Peninsula, Alaska	Wolf-moose	Annual (primarily winter)	At least 32	Large pack size/social stress	Primarily short term
SW Quebec	Wolf-moose	Annual (primarily winter)	56 (individual wolves)	Low food supply/age/breeding-season stress	Avg. 11 days
SW Quebec	Wolf-moose	Annual (primarily winter)	23 packs	Low food supply/aggregated food ^f	17 days (LP); 7 days (HP)
South-central Alaska	Wolf-moose (caribou)	Fall and spring	Several	Predispersal forays	?
Papineau-Labelle, Quebec	Wolf-deer	March	2	Probably food-related	<1 week
North-central Minnesota	Wolf-deer	Primarily winter and fall	~30% of wolves in each age-class	Predispersal foray/breeding-season stress	3-118 days
NW Alaska	Wolf-caribou (moose)	Winter	2 packs	Migratory prey	Most of winter
Superior, NE Minnesota	Wolf-deer	Fall and winter	~50% of dispersers	Predispersal forays	2-40 days
Wood Buffalo, Alta. and N.W.T.	Wolf-bison	Fall and winter	Several	Migratory prey	Days-months

^aMaximum distance recorded.
^bPresent in the extraterritorial or migration destination.
^cFor seasonal long-term movements.
^dNot specified in Mech (1977).
^eTerritorial displacement by a pack.
^fOne pack appeared to make traditional migrations.

On a rapporté que les excursions extraterritoriales, qui concernent principalement des loups seuls, se produisent en raison d'un manque de nourriture dans leurs territoires (Mech 1977 ; Messier 1985a ; Potvin 1988) et d'un effort intraspécifique intensifié pendant la saison de reproduction (Van Ballenberghe 1983 ; Peterson et al. 1984 ; Messier 1985a ; Fuller 1989). Des taux fréquents d'incursions de pré-dispersion exploratoires à court et à long terme par de petits groupes de jeunes adultes ou des animaux seuls, avant la dispersion finale, ont été également rapporté (Stephenson et James 1982 ; Messier 1985a ; Ballard et al. 1987 ; Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991). Peu d'exemple concernant des excursions extraterritoriales de groupe entiers ont été enregistrées (Carbyn 1981 ; Van Ballenberghe 1983 ; Messier 1985a ; Potvin 1988 ; Fuller 1989).

Tableau 2 (terminé)

Distance ^a	Residents? ^b	Aggression vs. tolerance	Space use described? ^c	Sex	Group size	Reference
?	?	Max. tolerance assumed	No	?	Mainly 1–2	Parker 1973
Adjacent territories	Yes	High levels of aggression	N/A	Both	?	Mech 1977
(i) 170 km; (ii) 50 km	?	?	No	Both	(i) Packs; (ii) Singles/groups	Stephenson and James 1982
?	Yes	Aggression	N/A	Both	12	Carbyn 1981
58 km	Yes	Tolerance	N/A	Both	All	Van Ballenberghe 1983
18 km	Yes	Tolerance	Yes	Both	Mainly 1–2	Peterson et al. 1984
Avg. 23 km	Yes	?	No	Both	Individual	Messier 1985a
26.1 km (LP); 12.0 km (HP)	Yes	?	No	Both	Pack	Messier 1985a
?	Sometimes	Both	No	Both	Primarily singles/small groups	Ballard et al. 1987
20 km	?	?	No	Both	Pack	Potvin 1988
105 km	?	?	No	Both	Primarily singles	Fuller 1989
230 km	?	?	No	Both	Pack	Ballard et al. 1990
71 km	?	?	No	Both	Primarily singles	Gese and Mech 1991
Variable	Sometimes	Both	Yes	Both	All	Carbyn et al. 1993

Des mouvements saisonniers étendus en réponse aux modèles de migration de la proie principale, ressemblant plus étroitement au système du parc Algonquin, ont été de temps en temps rapportés. Des loups migrateurs ont été rapporté dans le système loup/caribou au Canada et en Alaska (Parker 1973 ; Stephenson et James 1982 ; Ballard et *al.* 1990) et dans l'écosystèmes loup/bison (*Bison bison*) dans le parc national de Wood Buffalo (Carbyn et *al.* 1993). Les mouvements de loups migrateurs qui sont généralement à long terme, et qui implique des meutes entières, et, comme dans le parc Algonquin, pourraient être lié à la disponibilité d'une nourriture préférée sur le territoire résident. Stephenson et James (1982) et Ballard et *al.* (1990) ont indiqué que la migration des loups qui suivent les caribous n'est pas toujours un événement annuel si les loups ont un accès suffisant à leurs proies principales sur leurs territoires, elle représente probablement un modèle historique traditionnel qui a évolué avec le temps.

D'autres carnivores qui subissent des mouvements de proies saisonniers, peuvent également augmenter les tailles de leur territoire ou **émigrer** : les chiens sauvages africains (*Lycaon pictus*), Frame et *al.* 1979 ; les lions (*Panthera leo*), Schaller 1972 ; les tigres (*Panthera tigris*), Sunquist et Sunquist 1989. Le seul autre système de permutation de carnivore étendue qui a été décrit est celui des hyènes du Serengeti (*Crocuta crocuta* ; Hofer et East 1993). Comme les loups dans cette étude, les hyènes ont fait des migrations saisonnières à partir de leurs territoires résidents en **réponse** aux manques locaux d'herbivores migrateurs. Hofer et East (1993) ont proposé que cette migration vers « des territoires d'alimentation » ait **découplées** les territoires, et que l'évolution du système de **permutation** dépendait d'une suite de plusieurs comportement adaptatif, morphologique, et de **spécialisations physiologique** (dont certains serait spécifique à l'écosystème et au climat du Serengeti).

Aucune des études rapportant une migration et une concentration saisonnières de loups, ne fournit une analyse quantitative d'utilisation de l'espace. Nos résultats montrent une variabilité extrême. L'analyse de la distance vis-à-vis du voisin le plus proche de niveau 1 (déviation d'aspect aléatoire) a montré une prédominance, bien qu'elle n'ait pas été confirmée, de **localisations groupées** pour tous les loups équipés qui utilisent le gagnage de cerfs communs. L'analyse du niveau 2 (fréquences de distance) a été dédoublée entre la prédominance de se grouper les 3 premières années et l'aspect aléatoire d'une durée de 2 ans, et l'analyse de niveau 3 (exclusivité d'utilisation) a montré une variabilité considérable de la distance vis-à-vis des voisins les plus proches par rapport aux loups équipés du même groupe ou vis-à-vis de membres d'autres meutes.

Nous interprétons nos résultats comme témoin de **trois systèmes alternatifs d'espacement**, basés sur des **tolérances** spatiales et temporelles (les tolérances se rapportent au niveau minimum auquel les meutes permettront aux meutes étrangères d'employer l'espace qui se touche ou « commun » : (1) **présence persistante à fidélité élevée**, quand le groupe de loups migrateurs s'installe et défend les territoires saisonniers ; (2) **présence à fidélité modérée**, quand les loups migrateurs établissent des centres d'activité ou des domaines saisonniers d'utilisation qui ne les défendent pas strictement ; et (3) **présence transitoire à faible fidélité**, quand les loups migrateurs n'établissent pas de territoires ou de centres saisonniers d'activité. **Les loups du parc Algonquin ont démontré tous ces systèmes d'espacement, et parfois chacun des trois systèmes a été montré par un seul loup ou une seule meute un seul hiver.** Basé sur une interprétation des résultats de tous les niveaux d'analyse, nous concluons que l'espacement du système 3 était légèrement le plus commun et l'espacement du système 1 était le moins commun.

Dans le cas des systèmes d'espacement 2 et 3, pendant de courtes périodes, des loups se sont déplacés aisément à l'intérieur et en dehors de certains secteurs, se décalant quand d'autres meutes étaient à proximité étroite. L'évidence vient de l'analyse conduite sur des intervalles de temps hebdomadaires, quand les loups s'étendent largement ou se regroupent généralement avec des membres d'autres meutes les plus proches, montrant le manque d'un domaine d'une utilité exclusive. Excepté 2 cas, les groupes ont semblé éviter réellement de se réunir ou d'aller très près d'un autre. Les distributions ont montré l'utilisation d'un « **espace commun** » par un certain nombre de meutes quand des intervalles de temps supérieurs à 24 h ont été observés.

Nos résultats soutiennent la théorie de Wiens (1976) qui montre que lorsque les ressources sont fortement **agrégées** et **prévisibles**, la territorialité stricte et le système d'oscillations sociales sont abandonnées pour adopter un **nomadisme** de « groupe » (les meutes ne se sont pas désagrégées dans notre étude). Les coûts de la défense territoriale sont généralement mesurés en terme énergétique, et les avantages sont habituellement énoncés en tant qu'accès exclusif à une ressource limitée (Stamps 1994). Quand les ressources de nourriture sont localement groupées en masse compacte et régionalement rare, la territorialité devrait disparaître, car défendre le territoire en excluant les intrus de la même espèce n'est pas économique (passé en revue par Carpenter 1987, la plupart des exemples sont des études aviaires).

Tolérance

Avec autant de loups dans le gagnage des cerfs communs, il était inévitable que des interactions entre des loups de différents groupes, se produise indépendamment du système d'espacement. La densité durant mi février 1992 était de 58 loups/100 km², une des densités les plus élevées jamais

enregistrées dans des écosystèmes forestiers loup-cerfs communs (Forbes et Theberge 1995). La plupart des loups radio-pistés habitant le gagnage pour n'importe quelle durée, ont été impliqués dans des interactions à un certain niveau. Bien que plusieurs de ces événements aient pu avoir été rencontré fortuitement, ou peut-être même pas rencontré, la mise en évidence de 163 interactions entre loups étrangers sur plus de 5 saisons, particulièrement les 35 classés par catégorie comme **très proche** ou **proche**, sans rencontrer de cas d'agression ou de massacre manifeste entre meute, montre des niveaux de **tolérance** non enregistrés jusqu'alors. Sont également inclus les 2 cas de loups équipés de différents groupes se déplaçant ensemble, ou s'alimentant sur une même carcasse.

Contribuant à un niveau élevé de tolérance, sans compter l'abondance de nourriture, ce fait peut être lié à un choix des parents lié par un degré élevé de parenté (Hamilton 1964). Les loups du parc Algonquin partagent un degré de parenté génétique élevé entre les meutes (S.K. Grewal, McMaster Université, données non publiées), dû en partie à un niveau élevé de dispersion entre les groupes (Theberge 1998). En outre, tandis que des loups sont concentrés dans le gagnage pendant la saison de reproduction, des accouplements peuvent se produire entre les loups de différents groupes. Wrangham et Rubenstein (1986) ont déclaré que les rapports sociaux à long terme basés sur **l'identification individuelle**, sont possibles pour beaucoup d'oiseaux et mammifères, en raison de leurs capacités cognitives. Bekoff et Wells (1982) ont décrit une femelle coyote alpha qui a disparu pendant presque 2 années, pour retourner dans son groupe, agissant alors seulement avec son fils. Dans notre étude, le mâle alpha du groupe Jocko 6, a été expulsé de son groupe, puis est retourné dans sa meute natale pour y être accepté 3 ans après, quand sa mère (confirmée par analyse génétique) était toujours la femelle alpha (Theberge 1998).

Alternativement, le niveau élevé de tolérance et les modèles contradictoires d'utilisation de l'espace, peuvent être les conséquences de prélèvements d'animaux et représenter une population dans « un flux social » (Theberge 1998). Les niveaux annuels de mortalité pendant l'étude dans le parc Algonquin ont été très élevés (61%) (Forbes et Theberge 1995). L'occurrence des périodes de flux social, définies comme une instabilité sociale avec des modèles plus aléatoires d'utilisation de l'espace, a été suggérée pour des populations de loups en diminution et (ou) des populations fortement exploitées (Wolfe et Allen 1973 ; Haber 1977 ; Ballard et al. 1987 ; Peterson et Page 1988). Les derniers auteurs ont observé des aberrations dans le comportement et une détérioration sociale des rapports sociaux pendant un déclin de la population sur l'île Royale. Ballard et al. (1987) ont suggéré que l'exploitation humaine des meutes d'Alaska, ayant pour résultat la perte d'un ou plusieurs loups adultes, pourrait mener à un système instable ou moins rigide, facilitant l'acceptation des individus étrangers pour assurer le succès reproducteur.