

Schémas de déplacement des loups de la toundra dans l'arctique central Canadien

Journal of Mammalogy, 82(3):867–876, 2001

MOVEMENT PATTERNS OF BARREN-GROUND WOLVES IN THE CENTRAL CANADIAN ARCTIC

LYLE R. WALTON,* H. DEAN CLUFF, PAUL C. PAQUET, AND MALCOLM A. RAMSAY

*Department of Biology, 112 Science Place, University of Saskatchewan,
Saskatoon, Saskatchewan S7N 5E2, Canada (LRW, MAR)*

*Government of the Northwest Territories, Department of Resources, Wildlife, and Economic
Development, Yellowknife, Northwest Territories X1A 2P9, Canada (HDC)*

John/Paul & Associates, Box 150, Meacham, Saskatchewan S0K 2V0, Canada (PCP)

*Present address of LRW: Wildlife Research and Development Section, Ontario Ministry of Natural
Resources, 300 Water Street, 3rd Floor North, Peterborough, Ontario K9J 8M5, Canada*

Résumé

Nous avons recueilli des informations sur les habitudes de déplacement des loups (*Canis lupus*) capturés dans une zone de 30 000 km² dans les Territoires du Nord-Ouest et l'ouest du Nunavut. Actuellement, des mines de diamants et la construction de routes sont en cours dans la zone utilisée par ces loups migrants pour la mise-bas. Au cours des étés 1997 et 1998, 23 loups de 19 meutes différentes ont été capturés et équipés d'émetteurs satellites montés sur collier. Les zones utilisées par ces loups variaient selon les saisons et semblaient correspondre aux mouvements des caribous migrants (*Rangifer tarandus*). La taille des domaines vitaux annuels (polygone convexe minimum à 95%) était en moyenne de 63 058 km² ± 12 836 SE pour les mâles et de 44 936 ± 7 564 km² pour les femelles. Les loups ont commencé à restreindre leurs déplacements autour d'une tanière située dans la toundra à la fin avril. Ils n'ont pas quitté leur territoire d'été avant la fin octobre, après quoi ils ont suivi les caribous jusqu'à leurs aires d'hivernage. Les distances en ligne droite entre l'endroit le plus éloigné du domaine d'hiver et le site de la tanière étaient en moyenne de 508 ± 26 km en 1997-1998 et de 265 ± 15 km en 1998-1999 ($P < 0,01$). Le domaine vital en été était en moyenne de 2 022 ± 659 km² pour les mâles et de 1 130 ± 251 km² pour les femelles. Aucune différence n'a été détectée entre les sexes ou les années. Tous les loups sauf 2 sur 15 sont retournés à 25 km d'une précédente tanière, et 2 loups sont retournés sur le même site de tanière. Nous pensons que les activités humaines qui perturbent ou déplacent les loups en tanière, ou qui modifient la distribution ou le moment des déplacements des caribous, auront des effets négatifs sur le succès de la reproduction des loups.

INTRODUCTION

Les déplacements des loups gris (*Canis lupus*) ont été étudiés dans une grande partie de leur aire de répartition actuelle en Amérique du Nord (Ballard et al. 1997 ; Fritts et Mech 1981 ; Messier 1985a). La plupart des études ont porté sur des loups territoriaux qui s'attaquent à des ongulés, notamment des cerfs (*Odocoileus*), des wapitis (*Cervus elaphus*), des élans (*Alces alces*) et des mouflons (*Ovis*). Bien que certains de ces ongulés puissent subir des migrations saisonnières, celles-ci sont de moindre ampleur que les migrations du caribou de la toundra (*Rangifer tarandus groenlandicus*). Par conséquent, la plupart des études ont conclu que les loups maintiennent des territoires annuels relativement stables.

Dans les Territoires du Nord-Ouest, au Nunavut, au Yukon, en Alaska et dans le nord du Québec, les troupeaux de caribous ne sont pas sédentaires mais **migrent** entre la forêt boréale où ils hivernent et les aires de mise-bas dans la toundra (Hemming 1971 ; Kelsall 1968 ; Messier et al. 1988). Dans bon nombre de ces habitats nordiques, le caribou est le seul ongulé présent à des densités suffisantes pour supporter les loups, de sorte que les loups occupant ces zones s'attaquent principalement aux caribous (Kuyt 1972 ; Stephenson et James 1982). Les loups associés à ces troupeaux ne sont pas considérés comme territoriaux mais se déplacent de façon saisonnière avec les caribous. Cependant, de la parturition (mi-mai à fin mai) jusqu'à ce que les petits puissent voyager avec les adultes (septembre-octobre), les déplacements des loups sont limités à la zone proche de leurs tanières. De plus, la plupart des loups font leur tanière près de la limite des arbres et ne suivent pas les caribous jusqu'à leurs aires de mise-bas (Heard et Williams 1992 ; Kuyt 1972 ; Parker 1973). Ainsi, pendant la période de mise-bas et au moment où ils sont le moins mobiles, les loups peuvent être obligés de chercher leurs proies sur de grandes surfaces. Peu d'informations sont disponibles sur les schémas de déplacement des loups habitant les aires de migration des troupeaux de caribous (Ballard et al. 1997 ; Kuyt 1962). Encouragés par la découverte et le développement récents d'une industrie diamantaire, nous avons utilisé des méthodes de suivi par satellite pour recueillir des informations sur les mouvements annuels et saisonniers des loups associés à la plus grande zone sauvage contiguë du continent.

MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Zone d'étude - Notre zone d'étude est située dans l'Arctique Canadien central, à 300 km au nord-est de Yellowknife, dans les Territoires du Nord-Ouest (Fig. 1). Cette région a récemment fait l'objet d'une intense activité d'exploration et d'exploitation minière associée à l'industrie du diamant. Les loups ont été capturés dans une zone de 30 000 km² centrée sur le lac de Gras (64°27'N, 110°35'W). Cependant, l'étude incluait la forêt boréale du nord pendant l'hiver, lorsque les loups se déplaçaient vers le sud avec les caribous. Le climat était semi-aride, caractérisé par des étés courts et frais et des hivers longs et froids. Les précipitations annuelles étaient en moyenne de 300 mm, dont environ 50% sous forme de neige. Les températures estivales étaient en moyenne de 10°C, avec des températures hivernales souvent < -30°C. La partie nord de la zone d'étude est constituée de toundra arctique basse. Des arbustes nains (*Salix* et *Betula glandulosa*) se trouvaient dans les drainages. D'autres arbustes communs comprenaient *Vaccinium uliginosum*, *V. vitisidaea*, et *Empetrum nigrum*. La toundra de bruyère était commune dans toute la région. La partie sud de la zone d'étude englobait la toundra forestière et la forêt boréale du nord. Les espèces d'arbres dominantes étaient *Picea mariana*, *P. glauca* et *Pinus banksiana*. De nombreux lacs sont présents dans la région, ce qui est caractéristique des régions rocheuses du Bouclier précambrien Canadien. La topographie était légèrement ondulée avec de nombreux affleurements rocheux et des structures fluvio-glaciaires telles que des eskers, des kames, des drumlins et des plages soulevées. La couche de pergélisol était discontinue.

La harde de caribous de Bathurst, estimée à 349 000 caribous \pm 95 000 SE en 1996 (A. Gunn et al., in litt.), migrait annuellement, quittant la forêt boréale du nord en avril et atteignant les aires de mise-bas près de Bathurst Inlet au début de juin. Le troupeau se dispersait vers le sud à la fin de juin et atteignait la limite des arbres à la fin de l'automne ou au début de l'hiver. Le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) est présent de façon sporadique dans la partie nord de la zone d'étude. Les autres proies potentielles comprenaient le lièvre arctique (*Lepus arcticus*), le spermophile arctique (*Spermophilus parryi*) et plusieurs petits mammifères (*Clethrionomys*, *Dicrostonyx*, *Lemmus* et *Microtus*).

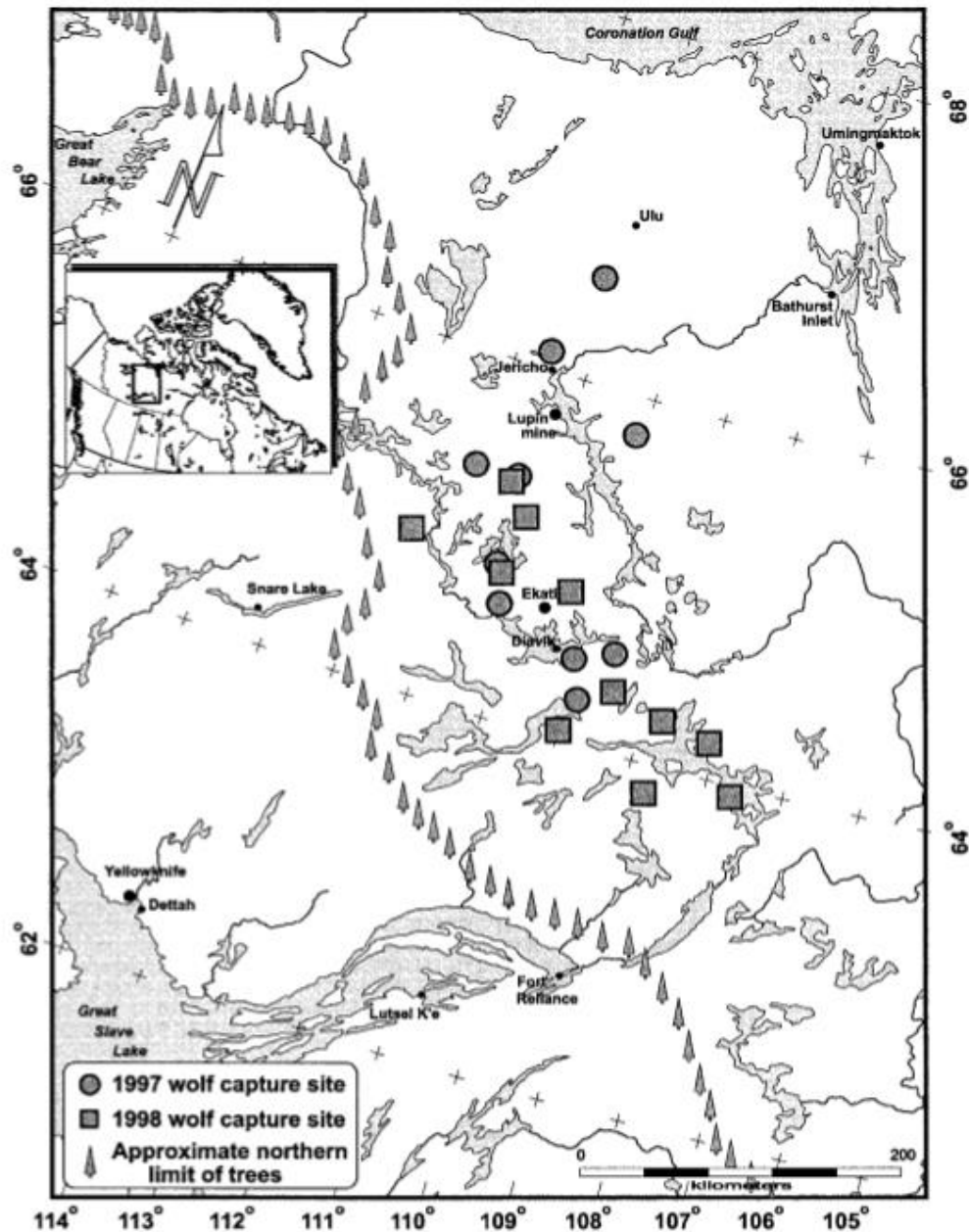


FIG. 1 - Localisation des loups capturés dans le centre de l'Arctique Canadien en juin 1997 et 1998

Capture et marquage des loups - En juin 1997 et 1998, les loups dans les tanières ont été localisés à l'aide d'un petit avion à voilure fixe. Après avoir été localisés, les loups ont été capturés à partir d'un hélicoptère à l'aide de canons à filet (Helicopter Wildlife Management Inc., Salt Lake City, Utah), et ont été immobilisés avec une injection manuelle de Telazol (10 mg/ kg, A. H. Robins, Richmond, Virginia-Ballard et al. 1991). Le processus de capture a été approuvé par un comité de protection des animaux de l'Université de Saskatchewan (numéro de protocole 980031). Les mesures standard et le poids corporel ont été déterminés pour chaque loup immobilisé. Le sexe a été déterminé, et un numéro d'identification unique a été attribué à l'aide de marques d'oreille et d'un tatouage appliqué sur les bords buccaux gauche et droit de la lèvre supérieure. Nous avons prévu de placer un émetteur satellite monté sur collier (Telonics Inc., Mesa, Arizona) sur un adulte reproducteur dans chaque meute manipulée. Les femelles reproductrices équipées d'émetteurs ont été sélectionnées en fonction du développement de leurs glandes mammaires. Les mâles équipés d'émetteurs ont été sélectionnés sur la base de leur grande taille et de leur meilleure condition

physique par rapport aux autres mâles de la meute. Ainsi, par rapport aux femelles, nous sommes moins certains que tous les mâles munis de colliers étaient dominants.

Surveillance des loups - Deux modèles différents de colliers satellites ont été déployés (ST-10 et ST-14, Telonics Inc.-Walton et al., sous presse). Tous les colliers contenaient un émetteur conventionnel à très haute fréquence pour permettre des repérages aériens. Les deux types de colliers étaient programmés pour fonctionner pendant un an et émettre plus fréquemment en été qu'en hiver. Les périodes d'émission des colliers étaient de 7 heures et correspondaient au moment de la journée où les passages de satellites étaient les plus fréquents (Burger 1995 ; Fancy et al. 1988). L'intervalle entre les périodes d'émission différait selon le type de collier en raison de la plus faible demande en énergie des colliers ST-10. Durant l'été 1997, les colliers ST-14 ont eu une période de transmission toutes les 48 heures pendant les 83 premiers jours, alors que les colliers ST-10 ont eu une période de transmission toutes les 24 heures pendant les 97 premiers jours après le déploiement. Ensuite, les périodes de transmission ont eu lieu tous les 14 jours pour le collier ST-14 et tous les 5 jours pour les colliers ST-10. Au début du mois de mai 1998, les deux types de colliers déployés en 1997 sont revenus à leur cycle de transmission initial jusqu'à leur retrait (début juin 1998). En 1998, seuls les colliers ST-10 ont été déployés, et ils ont eu une période de transmission toutes les 24 heures pendant les 122 premiers jours après le déploiement, passant à une période tous les 4 jours en hiver, avant de revenir au cycle d'origine début mai 1999.

Les emplacements de tous les colliers satellites ont été obtenus mensuellement auprès de Service Argos, Inc. (Landover, Maryland). Les loups ont également été localisés à l'aide de petits avions ou d'hélicoptères de manière occasionnelle tout au long de l'été et de l'automne afin de documenter l'utilisation des sites de tanières. Étant donné qu'une seule meute a reçu un collier satellite, nous avons utilisé les données d'un seul loup équipé d'un collier satellite par meute pour les analyses suivantes. **Par conséquent, les estimations de la taille de l'aire de répartition de chaque loup ne sont pas synonymes de la taille du territoire de la meute.** Nous avons considéré que chaque année-loup était indépendante et, par conséquent, nous avons inclus les tailles des territoires de deux loups au cours des deux années. Les données sur tous les autres loups ne couvrent qu'une seule année. Les localisations reçues de Service Argos, Inc. ont été utilisées dans les analyses si elles étaient de classe de localisation 1 ou mieux (précision d'environ 1 km - Argos 1996 ; cf. Ballard et al. 1995 ; Keating et al. 1991).

Taille du domaine vital et excursions - Pour chaque loup, la taille du domaine vital annuel a été estimée à partir du déploiement du collier (début juin) jusqu'au 31 mai de l'année suivante. **L'été** a été défini comme la période allant de l'arrivée dans l'aire de mise-bas jusqu'à la sortie du domaine d'été en automne. **L'hiver** comprenait les lieux entre le moment du départ de l'aire d'été et le retour du loup dans une aire de mise-bas au printemps suivant. Nous avons estimé que le moment du départ de l'aire d'estivage était la date médiane entre le dernier endroit connu pour être dans l'aire d'estivage et la première date à laquelle le loup s'est déplacé de ≥ 50 km de l'aire de mise-bas (et n'y est pas retourné avant l'année suivante). Nous avons évalué la précision de cette méthode en traçant la distance par rapport à la tanière pour chaque emplacement tout au long de l'année et nous avons choisi la date médiane entre les deux locations où il y avait un départ distinct du site de la tanière. Dans toutes les situations, les dates intermédiaires étaient similaires. Le moment du retour à l'aire d'été a été estimé en prenant la date médiane du premier emplacement < 50 km du site de la tanière de cette année-là (arrivée) et dans lequel l'individu a continué à montrer sa fidélité au site de la tanière, jusqu'au dernier emplacement > 50 km (départ).

Les tailles des aires de répartition annuelles et saisonnières ont été calculées en utilisant la méthode du polygone minimum convexe, modifiée pour inclure 95% des points les plus proches de l'emplacement médian pour chaque loup (Tracker, Version 1.1, Radio Location Systems AB, Huddinge, Suède). A des fins de comparaison, nous avons également calculé la taille des aires de répartition avec la méthode du noyau fixe à 95% (Worton 1989) en utilisant la validation croisée des moindres carrés pour estimer le paramètre de lissage (The Home Ranger, Version 1.5, Ursus Software, Revelstoke, British Columbia, Canada). Cette méthode du noyau a été jugée moins biaisée et plus précise que la méthode du noyau adaptatif (Seaman et al. 1999 ; Seaman et Powell 1996). Nous avons sélectionné les localisations de meilleure qualité de chaque période de transmission qui étaient espacées de ≥ 18 heures pour les inclure dans les analyses. Les localisations obtenues ≥ 18 heures d'intervalle ont été considérées comme indépendantes car les loups peuvent se déplacer sur de grandes distances et pourraient potentiellement se déplacer n'importe où dans le domaine vital saisonnier en 18 heures. Par exemple, pendant l'été, nous avons documenté une femelle munie d'un collier satellite qui s'est déplacée de 92 km en < 22 heures.

De nombreux chercheurs suggèrent que 30 à 120 locations sont nécessaires pour décrire de manière adéquate la taille des territoires annuels des loups (Ballard et al. 1998 ; Carbyn 1983 ; Messier 1985*a*). De plus, lors de l'utilisation de méthodes à noyaux, ≥ 50 localisations sont préférables (Seaman et al. 1999). En utilisant un sous-échantillon de loups ($n = 8$), nous avons tracé la taille de l'aire de répartition totale (polygone convexe minimum à 95%) en fonction de la taille de l'échantillon et nous avons trouvé que 25-27 localisations étaient nécessaires pour atteindre une asymptote. Comme nous ne décrivions que la taille des aires de répartition et que nous ne définissions pas de territoire, nous avons sélectionné tous les loups pour lesquels nous avons ≥ 28 localisations.

Les **mouvements d'excursion** ont été observés pendant une courte période en été. Nous avons défini une excursion comme tout emplacement qui se trouvait à >10 km de la limite du polygone convexe minimum de 95%. La durée approximative de ces excursions a été calculée à partir de la date médiane entre le dernier emplacement à l'intérieur de la limite et le 1^{er} emplacement à >10 km de la limite jusqu'à la date médiane entre le dernier emplacement de l'excursion et le 1^{er} emplacement dans lequel le loup était revenu à l'intérieur de la limite. La durée d'une excursion n'a été calculée que pour les excursions pour lesquelles il y avait un emplacement avant et après l'excursion ≤ 5 jours (Messier 1985*b*). La distance moyenne en ligne droite pour chaque excursion a été calculée en déterminant la distance entre chaque lieu d'excursion et le segment le plus proche de la limite du domaine vital, puis en calculant la distance moyenne pour ces lieux.

Nous avons comparé la taille du domaine vital, les excursions et les distances de migration hivernale entre les années et les sexes en utilisant des analyses de variance à deux voies (Sokal et Rohlf 1995). Des statistiques circulaires ont été utilisées pour calculer la direction moyenne des déplacements pour toutes les excursions (Batschelet 1981). Tous les tests statistiques étaient bilatéraux, et les valeurs $P \leq 0,05$ étaient considérées comme significatives. Les valeurs sont rapportées en tant que moyenne \pm SE.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Trente-deux loups (15 femelles, 17 mâles) ont été capturés en juin 1997 et 28 (15 femelles, 12 mâles) en juin 1998. Nous avons équipé 12 loups (7 femelles, 5 mâles) dans 10 meutes avec des colliers satellites en 1997, et 11 loups (8 femelles, 3 mâles) dans 11 meutes avec des colliers satellites

en 1998. Deux loups femelles ont été rééquipés en 1998. Ainsi, 23 loups dans 19 meutes différentes ont été suivis au cours de cette étude. Nous avons rééquipé 4 loups morts munis de colliers satellites. Les chasseurs ont tué 3 loups (2 femelles, 1 mâle), et la cause de la mort d'une femelle n'a pas pu être déterminée. **Toutes les mortalités ont eu lieu sous la limite des arbres pendant l'hiver.**

Taille des territoires - Les zones utilisées par les loups marqués variaient selon les saisons et semblaient correspondre aux mouvements des caribous migrateurs. Nos calculs de la taille du domaine annuel comprenaient tous les mouvements saisonniers et s'élevaient en moyenne à $63\,058 \pm 18\,420 \text{ km}^2$ pour les mâles et $44\,936 \pm 7\,564 \text{ km}^2$ pour les femelles (Tableau 1). Les domaines vitaux annuels ne différaient pas entre les années ($F = 0,20$, $d.f. = 1, 11$, $P = 0,66$) ou le sexe ($F = 1,33$, $P = 0,27$), et aucune interaction n'a été détectée entre l'année et le sexe ($F < 0,01$, $P = 0,96$).

TABLEAU 1 - Taille saisonnière et annuelle du domaine vital (km^2) des loups munis d'un collier satellite dans le centre de l'Arctique Canadien, Territoires du Nord-Ouest, 1997-1999

Sex	Year	Wolf	Summer			Winter ^a			Annual		
			95% MCP ^b (km^2)	95% Fixed kernel (km^2)	No. loca-tions	95% MCP ^b (km^2)	95% Fixed kernel (km^2) ^c	No. loca-tions	95% MCP ^b (km^2)	95% Fixed kernel (km^2)	No. loca-tions ^d
Female											
1997–1998	303	406	568	28				31,343	28,746	35	
	315	1,368	999	30				45,491	45,875	37	
	320	635	1,549	32	17,736		14	21,802	37,744	46	
	301	486	686	36							
	322	272	126	41	44,826		12	43,486	28,118	59	
	305	725	990	58	59,699		27	63,619	35,201	94	
	\bar{X}	649	820	37.5	40,754		17.7	41,148	35,137	54.2	
	<i>SE</i>	158	196	4.5	12,284		4.7	7,070	3,257	10.8	
	1998–1999	303	301	365	32						
		341	164	207	40						
		339	3,039	2,728	53	20,617		16	39,483	43,359	82
		349	1,113	2,246	77	27,825		30	38,358	16,774	119
		305	1,166	1,733	85	25,441		26	31,949	36,080	121
		353	1,093	1,549	87	75,142		48	104,793	86,200	155
342		2,261	2,080	90							
344		2,791	2,065	96	27,590		30	29,031	18,875	149	
\bar{X}		1,491	1,622	70.0	35,323		30.0	48,723	40,257	125.2	
<i>SE</i>		384	317	8.7	10,038		5.2	14,152	12,543	13.0	
Both years	\bar{X}	1,130	1,278	56.1	37,360		25.4	44,936	37,697	89.7	
	<i>SE</i>	251	222	6.8	7,290		4.1	7,564	6,168	14.3	
Male											
1997–1998	327	3,629	991	28	5,144		11	34,776	27,053	54	
	311	893	1,488	30	83,095		12	84,085	81,137	51	
	\bar{X}	2,261	1,239	29.0	44,120		11.5	59,430	54,095	52.5	
	<i>SE</i>	1,368	248	1.0	38,976		0.5	24,655	27,042	1.5	
	1998–1999	351	2,572	1,627	50	92,327		25	102,050	69,970	84
358		996	905	98	12,163		23	43,368	31,524	145	
\bar{X}		1,784	1,266	74.0	46,492		30.3	65,476	56,736	118.3	
<i>SE</i>		788	361	14.2	23,846		6.4	18,420	12,611	18.0	
Both years		\bar{X}	2,022	1,253	51.5	45,543		22.8	63,058	55,680	92.0
	<i>SE</i>	659	179	16.3	17,968		5.8	12,836	11,012	18.9	

^a Les aires d'hivernage (environ novembre-avril) étaient probablement mal définies (voir texte).

^b MCP : polygone convexe minimal.

^c Les estimations à noyau fixe n'ont pas été calculées pour la saison hivernale en raison de la faible taille de l'échantillon (voir texte).

^d Les tailles des aires de répartition annuelles ont été estimées entre début juin et le 31 mai et comprenaient les endroits où les loups avaient atteint les aires d'été. Ainsi, le nombre d'emplacements utilisés pour estimer les aires annuelles peut être supérieur à la somme des emplacements d'été et d'hiver.

Les aires de répartition annuelles des loups que nous avons étudiés étaient beaucoup plus grandes que les territoires annuels utilisés par les loups dépendant principalement de proies résiduelles. Des aires de répartition de cette ampleur semblent être propres aux populations s'attaquant exclusivement aux caribous de la toundra. Les territoires annuels des loups dans le nord-ouest de l'Alaska étaient en moyenne de $3\,375 \pm 1\,973 \text{ km}^2$ (Ballard et al. 1998) et étaient les plus grands rapportés précédemment (cf. Ballard et al. 1997 ; Forbes et Theberge 1995 ; Messier 1985*a*). Cependant, dans la plupart de ces études, les loups restaient dans des territoires relativement stables tout au long de l'année.

Un loup mâle avait un grand rayon d'action et son territoire estival ($10\,983 \text{ km}^2$) était environ 5 fois plus grand que celui de tout autre mâle. Sur la base de notre petit échantillon de loups mâles ($n = 5$), nous avons considéré ce loup comme une aberration ($t = 6,08$, $n = 4$, $P < 0,01$ -Sokal et Rohlf 1995 : 228) et l'avons exclu des analyses suivantes. Pour les deux sexes, les tailles des aires de répartition estivales (Tableau 1) ne différaient pas entre les années ($F = 0,03$, $d.f. = 1, 14$, $P = 0,87$) ou les sexes ($F = 0,77$, $P = 0,39$), et aucune interaction n'a été détectée entre l'année et le sexe ($F = 4,04$, $P = 0,64$).

Nos résultats concordent avec ceux de Mech (1970) et de Ballard et al. (1997), suggérant que les loups qui mettent-bas dans la toundra et se reposent sur les caribous migrateurs couvrent de plus grandes étendues que les loups qui occupent des zones forestières et se reposent sur des proies résidentes. Dans l'ensemble, les aires d'été calculées dans notre étude étaient similaires ou plus grandes que celles rapportées dans d'autres populations nord-Américaines (621 km^2 , $n = 14$ -Ballard et al. 1997 ; $1\,040 \text{ km}^2$, $n = 12$ -Ballard et al. 1998 ; 110 km^2 , $n = 20$ -Fuller 1989). Dans le nord-ouest de l'Alaska (Ballard et al. 1997, 1998), les loups s'attaquent également aux caribous migrateurs, bien que tous les loups ne migrent pas avec les caribous. Les stratégies migratoires différentes de ces loups peuvent être liées à la disponibilité de l'orignal comme proie alternative (Ballard et al. 1997).

Les aires d'hivernage étaient plus grandes que les aires d'été (Tableau 1) et montraient une nette séparation maritime des aires de mise-bas en été. Les émetteurs fonctionnant moins fréquemment en hiver, moins d'emplacements ont été reçus. Par conséquent, nous avons estimé la taille des aires d'hivernage pour tous les loups qui avaient ≥ 10 localisations indépendantes. Nous sommes conscients que ces aires sont probablement définies de manière inadéquate, étant donné les petits échantillons. La taille des aires d'hivernage (Tableau 1) ne diffère pas entre les années ($F < 0,01$, $d.f. = 1, 9$, $P = 0,94$) ou les sexes ($F = 0,15$, $P = 0,71$), et aucune interaction n'a été détectée entre l'année et le sexe ($F = 0,04$, $P = 0,84$).

Bien que nous ayons obtenu moins d'emplacements pendant l'hiver, il était évident que les loups se déplaçaient sur des zones relativement vastes. La grande taille des territoires hivernaux suggère que les loups n'étaient pas territoriaux durant cette saison mais qu'ils se déplaçaient beaucoup à la recherche et au suivi de leurs proies. Nos résultats concordent avec ceux d'autres personnes qui ont documenté ce changement apparent de comportement territorial lorsque la densité des proies diminue en raison des mouvements saisonniers ou des migrations (Ballard et al. 1997 ; Forbes et Theberge 1995).

Les tailles moyennes des aires de répartition estivales estimées par la méthode du noyau fixe à 95% étaient plus grandes que le polygone convexe minimum à 95% pour tous les sexes et toutes les années, sauf pour les mâles en 1997 (Tableau 1). Cependant, les tailles moyennes annuelles des aires de répartition utilisant la méthode du noyau fixe étaient plus petites que celles calculées par le polygone convexe minimum à 95% pour tous les sexes et toutes les années. Nous n'avons pas estimé les tailles d'aire de répartition en hiver en utilisant l'estimateur à noyau fixe à cause du nombre limité d'emplacements obtenus alors (cf. Seaman et al. 1999).

Migration - Tous les loups munis d'un collier satellite ont montré un modèle migratoire distinct, quittant les aires de mise-bas de la toundra en automne et se déplaçant sur de larges zones tout au long de l'hiver, avant de retourner dans la toundra pour mettre-bas au début du printemps. Par conséquent, ils ne présentaient pas le comportement territorial typique des autres populations de loups en Amérique du Nord. Dans le nord-ouest de l'Alaska, les loups ne se sont mêlés au troupeau de caribous de l'Arctique occidental que les années où les autres ongulés étaient trop peu nombreux pour soutenir les meutes de loups (Ballard et al. 1997 ; Stephenson et James 1982).

Les loups ont hiverné juste au nord de la frontière entre les Territoires du Nord-Ouest et la Saskatchewan en 1997-1998 et au nord du Grand Lac des Esclaves durant l'hiver 1998-1999 (Walton 2000). Les distances en ligne droite calculées depuis le site de la tanière des loups jusqu'à la location la plus éloignée pendant l'hiver étaient en moyenne de $508 \pm 25,6$ km pour 7 loups en 1997-1998 et de $265 \pm 14,6$ km pour 9 loups en 1998-1999. Aucune interaction n'a été trouvée entre le sexe et l'année ($F = 0,44$, $d.f. = 1, 12$, $P = 0,52$), et aucune différence n'a été trouvée entre les sexes ($F = 0,30$, $P = 0,59$). Cependant, durant l'hiver 1997- 1998, les loups ont été localisés plus loin des sites de tanières d'été qu'en 1998- 1999 ($F = 53,7$, $P < 0,01$).

En Alaska, Stephenson et James (1982) ont supposé que les migrations saisonnières des loups vers les zones d'hivernage des caribous pussent être un modèle traditionnel, dans lequel les loups migrent vers la même zone générale. Cependant, au cours de notre étude, les loups munis de colliers pendant les deux années ont hiverné dans des zones différentes (Walton 2000). Ainsi, les mouvements des loups peuvent dépendre de la distribution des caribous hivernants, et non des zones d'hivernage traditionnelles. D'autres recherches sont nécessaires pour déterminer si les loups suivent un troupeau de caribous donné tout au long de l'hiver ou s'ils rencontrent les caribous de façon plus itinérante.

La date médiane (fourchette) de départ des aires d'été pour 9 loups en 1997 était le 26 octobre (20-29 octobre), et pour 12 loups en 1998, la date médiane était le 3 novembre (11 octobre-6 décembre). La date médiane (intervalle) de retour dans les aires d'été pour 6 et 9 loups était le 1^{er} mai (8 avril-11 mai) en 1998 et le 18 avril (31 mars-12 mai) en 1999, la plupart des loups (13 sur 15) retournant dans la même aire de mise-bas (<25 km). En 1998, 2 loups munis d'un collier satellite ont fait leur tanière à 7 et 12 km de celle de l'année précédente. Deux loups sont revenus et ont utilisé la même tanière que l'année précédente. Cependant, deux loups mâles ne sont pas revenus dans la même zone de mise-bas et se sont associés à des meutes différentes de celles avec lesquelles ils avaient été observés initialement. La distance en ligne droite entre le site de la tanière de l'année précédente et le nouveau site de la tanière était de 217 et 117 km pour ces loups. En 1999, les loups sont retournés à <25 km de leurs anciennes tanières, bien que nous n'ayons pas été en mesure de déterminer les emplacements exacts des nouvelles tanières. Cette fidélité suggère fortement que les loups de notre

région d'étude utilisent des aires de mise-bas traditionnelles. Les 2 loups qui ne sont pas retournés dans la même aire de mise-bas étaient des mâles adultes. Aucun des deux mâles n'a été observé au cours du deuxième été pour s'associer avec les membres de la meute à laquelle ils étaient initialement affiliés. Par conséquent, les deux animaux se sont probablement dispersés à partir de leur meute natale.

Excursions - Quinze **excursions** estivales ont été observées chez 3 (2 femelles, 1 mâle) des 8 loups en 1997 et 8 (6 femelles, 2 mâles) des 10 en 1998. La date médiane (étendue) de toutes les **excursions** était le 10 juillet (4-12 juillet) en 1997 et le 1^{er} juillet (19 juin-8 juillet) en 1998. Aucune autre **excursion** n'a été observée en dehors de cette période de 3 à 4 semaines. Chez les loups territoriaux, ces **excursions** sont appelées **mouvements extraterritoriaux** et sont considérées comme des réponses à des changements dans la disponibilité des proies, des **incursions de prédispersion** ou des **mouvements migratoires** (Forbes et Theberge 1995 ; Messier 1985b ; Van Ballenberghe 1983).

La distance moyenne en ligne droite de la limite de l'aire de répartition estivale pour chaque **excursion** était similaire entre les années ($F = 0,08$, $d.f. = 1, 11$, $P = 0,78$), et était en moyenne (fourchette) de $41,7 \pm 14,3$ km (17-67 km) et $40,9 \pm 8,1$ km (10-101 km) en 1997 et 1998, respectivement (Fig. 2). La distance moyenne des **excursions** ne différait pas entre les mâles ($52,0 \pm 6,4$ km) et les femelles ($38,3 \pm 8,4$ km ; $F = 0,21$, $d.f. = 1, 11$, $P = 0,66$), et aucune interaction n'a été trouvée entre l'année et le sexe ($F = 0,23$, $P = 0,64$). La durée des **excursions** était en moyenne de $2,4 \pm 0,3$ jours pour 12 femelles et de $4,0 \pm 0,0$ jours pour 2 mâles. La plupart des **excursions** ont eu lieu en direction du nord à partir du site de la tanière, avec une direction moyenne (\pm déviation angulaire) de $7^\circ \pm 36^\circ$ (Fig. 2).

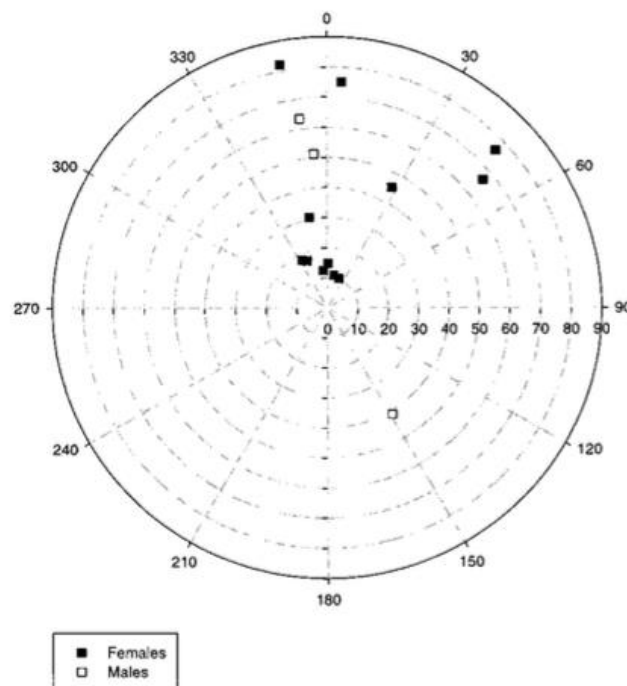


FIG. 2 - Direction moyenne (degrés) à partir de la tanière et distance moyenne (km) à partir du segment le plus proche de la limite de l'aire de répartition estivale pour 8 loups femelles (carrés fermés) et 3 loups mâles (carrés ouverts) au cours de 15 excursions, du 19 juin au 12 juillet 1997-1998 dans l'Arctique Canadien central

La plupart des loups qui habitent les aires de migration des caribous ne font pas de tanières près des aires de mise-bas (Heard et Williams 1992 ; Parker 1973). Au contraire, ils choisissent souvent des sites de mise-bas près de la limite des arbres, au sud des aires de mise-bas, dans des zones qui peuvent maximiser la disponibilité des caribous pendant toute la saison de mise-bas (Heard et Williams 1992). Les caribous restent sur les aires de mise-bas jusqu'à la fin juin avant de se disperser vers le sud (Fancy et al. 1989 ; Kelsall 1968 ; Parker 1973). Lorsqu'ils se trouvent dans les aires de mise-bas, les caribous peuvent ne pas être facilement accessibles aux loups. Par conséquent, les loups peuvent avoir à étendre leurs zones de recherche pour trouver des proies. Dans notre étude, la direction moyenne des déplacements pour toutes les **excursions** était orientée vers le nord, c'est-à-dire vers les aires de mise-bas des caribous. Étant donné la courte durée des **excursions**, la direction dans laquelle la plupart des loups se sont déplacés et le fait que ce comportement a également été observé chez les femelles reproductrices, nous suggérons que ces **excursions** étaient une réponse à la faible disponibilité de caribous dans l'aire d'été.

Actuellement, des mines de diamants et la construction de routes sont en cours dans la zone utilisée par ces loups migrateurs pour la mise-bas. Comme les mouvements des loups sont localisés pendant la mise-bas, ils peuvent être plus sensibles aux perturbations pendant cette période. Les aménagements qui perturbent ou déplacent les loups qui mettent-bas ou qui modifient la distribution ou le moment des déplacements des caribous peuvent avoir des effets profonds sur le succès de la reproduction des loups. Étant donné la grande superficie que les loups de la toundra occupent tout au long de l'année, les développements industriels qui affectent les loups peuvent générer des perturbations locales et régionales. Nous pensons donc que l'échelle d'évaluation des effets cumulatifs sur ces loups migrateurs doit être élargie afin d'intégrer ces vastes mouvements.