

Comportement de marquage olfactif de loups (*Canis lupus*) et de coyotes (*C. latrans*) sympatriques dans le parc national du Mont-Riding

Scent-marking behavior of sympatric wolves (*Canis lupus*) and coyotes (*C. latrans*) in Riding Mountain National Park

PAUL C. PAQUET¹

Department of Zoology, University of Alberta, Edmonton, Alta., Canada T6G 2G4

Received January 29, 1990

PAQUET, P. C. 1991. Scent-marking behavior of sympatric wolves (*Canis lupus*) and coyotes (*C. latrans*) in Riding Mountain National Park. *Can. J. Zool.* **69**: 1721–1727.

Résumé

Les objectifs de cette étude étaient de décrire le comportement de marquage olfactif des loups et des coyotes sympatriques, et de déterminer si le marquage olfactif a une signification comportementale interspécifique et, si oui, s'il est impliqué dans le maintien de la séparation écologique des deux espèces. Les hypothèses testées étaient les suivantes : les coyotes se déplaçant dans les zones d'activité des loups réduisent leur fréquence de marquage et évitent les marques olfactives des loups, et les loups réagissent aux coyotes sympatriques comme des congénères transgresseurs, et augmentent leur marquage olfactif. Le marquage par les deux espèces était similaire, les deux canidés utilisant les mêmes monticules odorants. Les coyotes n'ont pas évité les zones marquées par les loups et n'ont pas minimisé les preuves de leur propre activité. Les coyotes ont augmenté leur marquage de manière significative en réponse aux loups. Les loups, en revanche, n'ont pas réagi aux marques des coyotes.

INTRODUCTION

Les loups et les coyotes utilisent les marques d'urine comme publicité olfactive pour la propriété territoriale (Peters et Mech 1975 ; Rothman et Mech 1979 ; Barrette et Messier 1980 ; Bowen et Cowan 1980), pour marquer les caches de nourriture vides (Weaver 1979 ; Harrington 1982) et pour atteindre la synchronisation de la reproduction (Rothman et Mech 1979). D'autres types de marques, comme les excréments, les sécrétions des glandes anales (Asa et al. 1985a, 1985b ; Raymer et al. 1984, 1985), et les grattages (Fox 1975 ; Fox et Cohen 1977 ; Sands et al. 1977), peuvent avoir une fonction analogue.

Les loups non territoriaux déposent rarement des marques olfactives, bien qu'ils étudient couramment les marques d'autres loups. Rothman et Mech (1979) ont postulé que la réduction du nombre de marques olfactives diminue la probabilité de détection par les meutes résidentes et que les marques étrangères fournissent des informations sur la proximité d'autres loups. Les coyotes sans domaine vital établi marquent également moins que les individus ayant un domaine vital (Barrette et Messier 1980). De plus, les loups territoriaux et les coyotes ayant un domaine vital réagissent fortement aux marques olfactives de congénères étrangers en se marquant plus fréquemment et en évitant les zones contenant des odeurs étrangères (Peters et Mech 1975 ; Bowen et Cowan 1980).

Sur la base de l'étroite parenté entre loups et coyotes (Nowak 1978), de nombreuses similitudes dans le comportement de marquage olfactif (Peters et Mech 1975 ; Barrette et Messier 1980 ; Bowen et Cowan 1980 ; Bekoff et Wells 1986), et des preuves suggérant l'exclusion compétitive

des coyotes par les loups (Mech 1966 ; Krefting 1969 ; Berg et Chesness 1978 ; Fuller et Keith 1981 ; Carbyn 1982), il y a des raisons de croire que le marquage pourrait servir à l'exclusion compétitive des coyotes par les loups (Mech 1966 ; Krefting 1969 ; Berg et Chesness 1978 ; Fuller et Keith 1981 ; Carbyn 1982), il y a des raisons de croire que le marquage pourrait servir de moyen de communication interspécifique, et ainsi influencer la distribution spatiale des coyotes et des loups.

L'objectif de cette étude était de déterminer si le marquage a une signification comportementale interspécifique pour les loups et les coyotes, et si oui, s'il est impliqué dans le maintien de la séparation écologique des deux espèces. Comme il n'existe pas d'informations publiées sur le comportement de marquage des loups et des coyotes sympatriques, et comme le comportement de marquage varie en fonction du contexte (Peters et Mech 1975), j'ai tenté de déterminer la fonction des différents types de marques, l'influence de la taille de la meute de loups et du nombre de coyotes sur le comportement de marquage, l'influence de l'environnement et de la saison sur le comportement de marquage, et s'il existe des différences dans les stratégies de marquage des loups et des coyotes. L'hypothèse générale testée était que les coyotes vivants ou se déplaçant dans des zones de loups actifs imitent le comportement des loups et des coyotes allopatriques non territoriaux, c'est-à-dire qu'ils présentent une fréquence de marquage réduite et évitent les marques olfactives déposées par les loups résidents, réduisant ainsi la probabilité de détection. Une hypothèse corollaire était que les loups réagissent aux coyotes sympatriques en tant que conspécifiques transgresseurs, et répondent en augmentant leur marquage olfactif.

ZONE D'ETUDE

Le parc national du Mont-Riding (PNMR) est une région sauvage insulaire de 2 974 km² située dans la zone de transition forêt-agriculture du sud-ouest du Manitoba (Hill 1979), à 177 km au nord du Dakota du Nord, aux États-Unis. La végétation est dominée par une forêt mixte de conifères et de feuillus entrecoupée de lacs, de prairies et de tourbières.

Les wapitis (*Cervus elaphus*) et les orignaux (*Alces alces*) sont abondants dans toute la zone d'étude, et les cerfs (*Odocoileus virginianus*) sont localement communs (Trottier et al. 1983). Les carnivores, autres que les loups et les coyotes, comprennent l'ours noir (*Ursus americanus*), le lynx (*Lynx lynx*) et plusieurs mustélidés. Les renards roux (*Vulpes vulpes*) sont extrêmement rares.

METHODES

L'étude a été menée pendant les mois d'hiver des années 1982-1986. Les loups et les coyotes ont été suivis pendant les périodes de couverture neigeuse en motoneige, en skis de fond, en raquettes et à pied. Les distances ont été enregistrées par odomètre (motoneige) et podomètre, et arrondies au kilomètre le plus proche. Les taux de marquage ont été calculés en divisant le nombre de marques enregistrées par la distance totale parcourue au cours des quatre hivers.

Les marques d'urine et de grattage de loups et de coyotes ont été enregistrées le long des itinéraires désignés suivants : sentiers réservés aux loups (WO) ; sentiers réservés aux coyotes (CO) ; sentiers loup-coyote (COW), c'est-à-dire les sentiers établis par les loups et utilisés ensuite par les coyotes ; et sentiers coyote-loup (WOC), c'est-à-dire les sentiers établis par les coyotes et utilisés ensuite par les loups. Les voies de déplacement ont été subdivisées en routes et pistes permanentes, broussailles et voies d'eau gelées (Peters et Mech 1975).

Les pistes ont été sélectionnées de manière opportuniste (Lehner 1979). Lorsque des traces fraîches de loups ou de coyotes (0 à 2 jours après une chute de neige) étaient rencontrées, le parcours était classé en distinguant les traces visibles et le chevauchement des empreintes de pattes. Le suivi annuel a été effectué dans les territoires de deux meutes de loups, l'une comprenant au moins 10 animaux et l'autre 5. Comme la taille des meutes varie chaque année, quatre territoires de meutes de loups ont été inclus dans l'étude.

Le comportement de marquage des loups et des coyotes varie selon les saisons. Par conséquent, des sections de sentiers de 10 km situées sur des sentiers établis du parc ont été surveillées du début janvier à la mi-mars. Après la première chute de neige, les marques d'urine visibles ont été marquées, et j'ai noté à partir des traces si les marques avaient été déposées par des loups ou des coyotes. Les marques d'urine avec des traces des deux espèces présentes n'ont pas été classées. Par la suite, les pistes ont été contrôlées après chaque nouvelle chute de neige d'une épaisseur suffisante pour recouvrir les traces précédentes. Les anciens tertres olfactifs nouvellement marqués ont été identifiés comme ayant été sur-marqués par un loup ou un coyote, et les nouveaux tertres ont été marqués.

Le dépôt de trois marques distinctes de loup et de coyote, à savoir l'urination dirigée, l'urination non dirigée et les grattages, a été enregistré. La **miction dirigée** (DU) a été définie comme l'orientation de l'urine vers de l'urine ou des objets précédemment déposés (Kleiman 1966). Les **dépôts d'urine sans orientation évidente** ont été classés comme urination non dirigée (NDU). Aucune tentative n'a été faite pour distinguer les éliminations des marques olfactives. Les dépôts d'urine multiples étaient souvent impossibles à compter de manière précise, en raison de la difficulté à distinguer les marques qui se chevauchent. Par conséquent, pas plus de trois marques ont été enregistrées à un seul endroit.

Les **grattages** (SCRs) ont été définies comme des traces parallèles étendues produites par les griffes (Kleiman 1966). Les SCRs qui se sont produites en combinaison avec l'urine et les fèces ont été notées, ainsi que l'orientation de la griffe par rapport au dépôt.

Les postures d'urination utilisées pour le marquage étaient détectables lorsque le placement des pattes près d'une tache d'urine pouvait être discerné à partir des empreintes de traces. Les postures ont été catégorisées comme « **urination à patte levée** » (RLU) ou « **urination accroupie** » (SQU) (Peters et Mech 1975).

J'ai testé si la fréquence de dépôt des types de marques (DU, NDU, SCR) était indépendante de l'environnement de la piste dans lequel ils se produisaient. Comme l'utilisation des pistes et le comportement de marquage des loups et des coyotes peuvent être influencés par les changements de l'épaisseur de la neige, les données annuelles et groupées ont été évaluées à l'aide du test *G* d'indépendance (Sokal et Rohlf 1981). Les valeurs ont été ajustées en utilisant la correction de continuité de Williams.

La fréquence relative des types de marques individuelles et additionnées a été examinée annuellement à l'aide du test *G* pour la qualité de l'ajustement (Sokal et Rohlf 1981). **L'hypothèse nulle** était qu'il y avait une probabilité égale de présence de marques dans différentes catégories. Pour chaque comparaison, les fréquences attendues ont été calculées comme le produit du nombre total de marques, et la proportion de la distance totale de suivi échantillonnée dans chaque classe

de marque a été testée (Lehner 1979). Lorsque cela était possible, les valeurs ont été additionnées pour les quatre hivers et testées pour l'hétérogénéité (Sokal et Rohlf 1981, p. 721). Les valeurs G non additionnées et non partitionnées ont été ajustées en utilisant la correction de continuité de Williams. Les résultats de tous les tests statistiques ont été considérés comme significatifs à $\alpha \leq 0,05$.

RESULTATS

Du 1^{er} janvier 1983 au 30 mars 1986, 3606 marques de loups et de coyotes ont été enregistrées sur une distance de 1720 km. Les marques comprenaient 2383 DU, 774 NDU, et 449 SCR (Tableau 1). Soixante-deux pour cent (278) des SCR se sont produits avec des DUs, 27% (121) avec des crottes, et 8,5% (38) avec des NDUs, et 2% (9) étaient indépendants. Dans 12 cas, la marque d'urine a été brisée et dispersée par le grattage, et n'a donc pas pu être catégorisée. Trente-trois pour cent (14%) des SCR étaient orientés directement vers la marque d'urine et 12% (54) ont partiellement ou entièrement recouvert les marques de neige déplacée.

TABLEAU 1. Données regroupées sur le marquage des coyotes et des loups recueillies au cours de quatre saisons hivernales (1982- 1986) dans le parc national du Mont-Riding

Mark type	Trail			
	WO (341)	CO (261)	COW (167)	WOC (88)
Roads				
DU	590	286	484	232
NDU	219	86	100	31
SCR	91	75	61	41
Total	900	447	645	304
No. of marks/km	2.64 (259)	1.71 (106)	3.86 (115)	3.45 (67)
Bush				
DU	268	46	224	110
NDU	146	26	57	25
SCR	73	19	40	26
Total	487	91	321	161
No. of marks/km	1.88 (141)	0.86 (76)	2.79 (63)	2.40 (36)
Waterways				
DU	41	15	73	14
NDU	55	9	16	4
SCR	7	4	11	1
Total	103	28	100	19
No. of marks/km	0.73	0.37	1.59	0.53

NOTE : Les chiffres entre parenthèses indiquent la distance totale, en kilomètres, suivie dans chaque catégorie. WO, pistes réservées aux loups ; CO, pistes réservées aux coyotes ; COW, coyotes sur pistes de loups ; WOC, loups sur pistes de coyotes (pour l'explication, voir le texte)

Marquage olfactif en fonction des types de sentiers

Pistes réservées aux loups (WO)

Il y avait une différence significative dans la fréquence du marquage dans les différents environnements de déplacement. Les routes et les sentiers ont été marqués plus souvent que les environnements de broussailles ou les voies d'eau gelées ($G = 215,550$, $P < 0,001$) (Tableau 1).

Les types de marques déposées variaient également de manière significative ($G = 558,948$, $P < 0,001$). Les DUs (1,21 km) dépassent à la fois les NDUs (0,57 km) et les SCR (0,23 km), la fréquence relative la plus élevée étant enregistrée le long des routes et des pistes (1,73 DU/km).

L'analyse des données regroupées a clairement montré que le type de marque produit par les loups dépendait de l'environnement dans lequel ils se déplaçaient ($G_{\text{pooled}} = 46,95, P < 0,001$).

Par rapport aux broussailles et aux cours d'eau, le nombre d'DU le long des routes et des pistes était disproportionné au cours des quatre hivers. Bien que ce schéma soit cohérent ($G_{\text{total}} = 235,43, P < 0,001, df = 8, G_{\text{pooled}} = 216,01, P = 0,001, df = 2$), son ampleur n'était pas uniforme ($G_{\text{heterogeneity}} = 19,42, P < 0,001, df = 6$).

Les proportions de NDUs enregistrés dans les différents environnements de voyage correspondent aux fréquences attendues pour toutes les années de l'étude sauf 1985-1986. Cependant, dans l'ensemble, les NDUs se sont produits à un taux inférieur à celui attendu le long des routes et des sentiers et supérieur à celui attendu le long des cours d'eau gelés ($G_{\text{pooled}} = 12,15, P < 0,001, df = 2; G_{\text{heterogeneity}} = 0,83, P > 0,995, df = 6$).

La fréquence des SCRs le long des cours d'eau gelés était également plus faible que prévu. Bien qu'un manque de données suffisantes ait empêché la reproduction dans les 4 années d'étude, les valeurs G pour 1983-1984 ($G = 14,25, P < 0,001, df = 2$) et 1984-1985 ($G = 7,40, P < 0,025, df = 2$) étaient significatives, tout comme $G_{\text{pooled}} = 33,09, P < 0,001, df = 2$.

Les grandes meutes ont déposé un pourcentage significativement plus élevé d'DU le long des routes et des pistes (75%) que les petites meutes (50%), et moins dans les environnements de broussailles (21 et 45%, respectivement) ($G = 61,13, P < 0,001$). La distribution des NDUs est également liée à la taille de la meute ($G = 20,38, P < 0,001$). Les meutes les plus grandes ont produit relativement moins de NDUs (30%) que les meutes plus petites (40%).

Pistes réservées aux coyotes (CO)

La répartition des marques entre les différents environnements de déplacement était inégale ($G = 119,023, P < 0,001$). La fréquence globale de dépôt était plus élevée sur les routes et les sentiers que dans la broussaille ou les cours d'eau gelés, en particulier pour les DUs (Tableau 1). Dans tous les habitats combinés, les DUs (0,78 km) étaient les plus fréquents, suivis des NDUs (0,27 km) et des SCRs (0,22 km) ($G = 186,460, P < 0,001$). A l'exception de l'hiver 1985 ($G = 16,17, P < 0,005, df = 4$), les types de marques étaient indépendants du milieu parcouru.

Les DUs le long des routes et des sentiers ont dépassé les fréquences attendues au cours des 4 années d'étude. Les valeurs G totales ($G = 105,37, P < 0,001, df = 8$) et groupées ($G = 97,38, P < 0,001, df = 2$) étaient toutes deux hautement significatives. Les écarts par rapport aux valeurs prédites variaient de façon non significative d'une année à l'autre.

À l'exception de l'année 1985-1986 ($G = 12,16, P < 0,005, df = 2$), les NDUs semblaient correspondre aux fréquences prévues. Les données regroupées ont toutefois révélé un taux de NDUs significativement plus faible le long des voies d'eau gelées ($G_{\text{pooled}} = 12,04, P < 0,005, df = 2$), avec une variabilité minimale dans les répliques annuelles. G_{pooled} pour les RCSs indique également un taux inhabituellement bas de SCRs le long des voies d'eau gelées ($G = 19,72, P < 0,001, df = 2$). Le manque de données suffisantes a empêché une analyse complète année par année.

La distribution des DUs, NDUs et SCRs dans les différents environnements de déplacement était la même pour les coyotes seuls et les groupes de coyotes.

Coyotes sur pistes de loups (COW)

Sur les pistes du COW, la distribution des marques dans les différents environnements de déplacement était disproportionnée ($G = 89,60$, $P < 0,001$). La fréquence globale de marquage était la plus élevée le long des routes et des sentiers, suivie par la broussaille et les cours d'eau gelés (Tableau 1). Comme pour les catégories précédentes, les DUs ont été déposés au taux le plus élevé pour tous les habitats combinés (2,26 km). À l'exception de 1982-1983 ($G = 15,23$, $P < 0,005$, $df = 4$), il n'y avait aucune association entre le type de marque enregistré et l'environnement du sentier parcouru.

Les DUs sont apparues à une fréquence plus élevée que prévu le long des routes et des sentiers au cours de 3 des 4 années d'étude. En 1985-1986, les DUs étaient conformes aux taux attendus. Un total hautement significatif ($G = 129,54$, $P < 0,001$, $df = 8$), groupées ($G = 74,34$, $P < 0,001$, $df = 2$) et d'hétérogénéité ($G = 55,20$, $P < 0,001$, $df = 6$) reflètent la variabilité des observations d'une année sur l'autre.

Les NDUs se sont produits à un taux significativement plus faible que prévu le long des voies d'eau gelées ($G_{\text{pooled}} = 12,70$, $P < 0,005$, $df = 2$). Les SCRs ont été distribués de manière égale entre les environnements de déplacement au cours de toutes les années d'étude pour lesquelles des données suffisantes ont été recueillies. La valeur du G_{pooled} pour les 4 années d'étude n'était pas non plus significative.

La distribution des DUs était liée à la taille de la meute de loups que les coyotes suivaient ($G = 13,198$, $P < 0,025$). Les chemins établis par les grandes meutes présentaient un pourcentage plus élevé de DUs (75 vs. 57%) sur les routes et les sentiers et un pourcentage plus faible dans les buissons (22 vs. 39%) que les chemins établis par les petites meutes. La distribution des NDUs et des SCRs était indépendante de la taille de la meute.

Loups sur pistes de coyotes (WOC)

La fréquence du marquage le long des routes et des sentiers a dépassé celle des zones de broussailles et des cours d'eau gelés ($G = 111,200$, $P < 0,001$) (Tableau 1). Les DUs (1,86/km) ont été les plus grands contributeurs, suivis par les SCRs (0,36/km) et les NDUs (0,31/km) ($G = 325,574$, $P < 0,001$). Le type de marque n'a pas été influencé par l'environnement du sentier, que ce soit pour les données annuelles ou les données regroupées.

La distribution de fréquence des DUs parmi les environnements de déplacement a divergé de manière significative des taux attendus au cours des hivers 1982-1983, 1983-1984 et 1984-1985. Des données insuffisantes ont été recueillies pour l'analyse en 1985-1986. La valeur G_{pooled} pour les 4 années était hautement significative ($G = 88,99$, $P < 0,001$, $df = 2$). Le taux d'DU semble être disproportionnellement élevé le long des routes et des sentiers pour toutes les répliques annuelles.

La taille des échantillons était insuffisante pour évaluer la distribution des SCRs et NDUs d'une année à l'autre. Cependant, la valeur G_{pooled} était significative pour les deux types de marques ($G = 6,94$, $P < 0,05$, $df = 2$; $G = 21,96$, $P < 0,001$, $df = 2$), et dans les deux cas, elle a été attribuée aux faibles taux de dépôt le long des voies d'eau gelées.

La proportion de DUs observée dans différents environnements de sentiers était fortement associée au nombre de loups utilisant le sentier ($G = 37,41$, $P < 0,001$). Dans la catégorie des

grandes meutes de loups, par exemple, 71% des DUs observées ont eu lieu sur des routes et des sentiers, contre 49% pour la catégorie des petites meutes de loups. Les NDUs et les SCRs ont été distribués comme prévu.

Utilisation des marques d'urine par les coyotes et les loups

Au cours de l'hiver 1983-1984, 68,4% des marques d'urine de coyote initialement repérées ($n = 38$) ont été sur-marquées par des coyotes et 81,6% par des loups. Soixante pour cent des marques d'urine initiales de loups ($n = 30$) étaient sur-marquées par des loups et 83,3% par des coyotes (Tableau 2). 31 nouvelles marques d'urine supplémentaires ont été enregistrées après les premières observations ; 7 ont été faites par des loups et 13 par des coyotes, et 11 étaient indéterminées. Toutes les marques identifiées ont été secondairement marquées par les autres espèces.

Soixante-treize pour cent des marques olfactives de coyotes initialement repérées en 1985 ($n = 41$) ont été sur-marquées par des coyotes et 66% par des loups. Cinquante-trois pour cent des marques initiales d'urine de loup (62) ont été sur-marquées par des coyotes et 30,6% par des loups (Tableau 2). Sur 41 nouvelles marques ajoutées au cours de l'hiver, 29 ont été déposées par des loups et 4 par des coyotes, et 8 n'ont pu être distinguées. Toutes les marques de coyotes ont été secondairement marquées par des loups et 58,6% des marques de loups ont été sur-marquées par des coyotes.

TABLEAU 2. Réponses des loups et des coyotes du parc national du Mont-Riding aux marques d'urine hivernales produites par les autres espèces, 1982- 1986

	No. of initial urine marks	No. overmarked by wolves	No. overmarked by coyotes
1983–1984			
Coyote	38	31	26
Wolf	30	18	25
1984–1985			
Coyote	41	27	30
Wolf	62	19	33

Comparaison des taux de marquage des coyotes et des loups

Grandes et petites meutes de loups

Les tests d'adéquation répétés annuellement ont été significatifs pour trois des quatre périodes de suivi hivernal, confirmant l'existence d'une relation forte entre la taille de la meute et la fréquence de marquage. **Sans exception, les grandes meutes ont marqué davantage que les petites meutes.** Cela se reflète dans les valeurs G totales ($G = 48,45$, $P < 0,001$, $df = 4$) et groupées ($G = 44,18$, $P < 0,001$, $df = 1$) hautement significatives. La valeur $G_{\text{heterogeneity}}$ value n'était pas significative, indiquant que la variation entre les années était mineure.

Coyotes isolés et groupes de coyotes

Les coyotes seuls ont marqué à une fréquence significativement plus faible que les coyotes se déplaçant en groupe ($G_{\text{pooled}} = 115,667$, $P < 0,001$, $df = 1$). Cependant, une $G_{\text{heterogeneity}}$ value significative ($G = 13,625$, $P < 0,005$, $df = 3$) a affirmé que l'ampleur de la déviation par rapport aux taux prédits n'était pas uniforme d'un hiver à l'autre.

Pistes de grandes meutes (LWP) et coyotes sur les pistes de LWP

Deux des quatre répétitions annuelles ont montré un nombre significativement plus élevé de marques le long des sentiers de COW que le long des sentiers de WO. Une réplique (1982-1983) a donné le résultat inverse et une autre (1985-1986) n'était pas significative, bien que plus de marques aient été enregistrées sur les pistes du COW. L'indice G_{total} ($G = 92,141$, $P < 0,001$, $df = 4$) était hautement significatif, tout comme l'indice G_{pooled} ($G = 19,681$, $P < 0,001$, $df = 1$). Dans l'ensemble, les sentiers à usage mixte ont été marqués plus fréquemment que les sentiers d'WO. En raison de l'extrême variabilité annuelle du marquage, la valeur $G_{heterogeneity}$ value était également très significative ($G = 72,460$, $P < 0,001$, $df = 3$).

Les sentiers LWP et LWP sur les sentiers de coyotes

Bien que l'on ait enregistré plus de marques le long des sentiers à usage mixte pendant trois des quatre hivers, une seule de ces trois répétitions s'est écartée de manière significative des attentes. Inversement, en 1982-1983, la fréquence des marques sur les sentiers à usage mixte était significativement inférieure à celle des sentiers WO. La valeur G_{pooled} n'était cependant pas significative, indiquant l'absence de différence entre les sentiers WO et les sentiers interspécifiques.

Sentiers des petites meutes (SWP) et coyotes sur les sentiers SWP

Le nombre de marques observées sur les sentiers à usage mixte a dépassé le nombre de marques observées sur les sentiers WO pendant trois des quatre hivers. La valeur G_{pooled} ($G = 74,235$, $P < 0,001$, $df = 1$) était très significative, tout comme la valeur la $G_{heterogeneity}$ value ($G = 24,119$, $df = 3$).

Les sentiers des SWP et les SWP sur les sentiers des coyotes

Dans l'ensemble, une fréquence significativement plus élevée de marques a été enregistrée sur les sentiers interspécifiques que sur les sentiers WO ($G_{pooled} = 34,828$, $P < 0,001$, $df = 1$). Sauf en 1982-1983, la direction de la déviation était cohérente, bien qu'une valeur hautement significative de $G_{heterogeneity}$ value ($G = 99,424$, $P < 0,001$, $df = 3$) ait indiqué que la magnitude variait annuellement. La fréquence de marquage sur les sentiers du SWP est restée relativement constante d'année en année. En revanche, une augmentation annuelle du taux de marquage était évidente le long des sentiers WOC.

Profils de marquage des voies de déplacement intra et interspécifiques

Une plus grande proportion d'DUs a été déposée le long des routes et des sentiers du CO que le long des routes et des sentiers de WO, mais moins dans les environnements de broussailles ($G = 18,3722$, $P < 0,001$, $df = 2$). La répartition des types de marques entre les environnements de déplacement était similaire sur les pistes WO et WOC, mais différait entre les pistes CO et COW, la différence étant principalement attribuable à une diminution substantielle des DUs sur les routes et pistes interspécifiques, et à une augmentation concomitante dans les zones de broussailles ($G = 12,2734$, $P < 0,005$, $df = 2$). Je soupçonne que cette réduction reflète un changement de comportement des coyotes plutôt que des loups, car le schéma de marquage sur les sentiers du COW était similaire à celui des sentiers du WO ($G = 0,9285$, $P > 0,5$, $df = 2$).

Distribution temporelle des marques

Les fréquences de dépôt sur les pistes WO, CO, WOC et COW ont été additionnées pour chaque type de marque à intervalles hebdomadaires et testées pour vérifier si elles s'écartaient des valeurs attendues. L'hypothèse nulle était que les taux de marquage resteraient constants de semaine en semaine. A l'exception des pistes COW ($G_{pooled} = 87,60$, $P < 0,001$), aucun changement significatif

n'a été détecté dans aucune des catégories de suivi (Fig. 1). Notamment, la fréquence des DUs sur les pistes du COW a été élevée au début du mois de février pendant les quatre hivers.

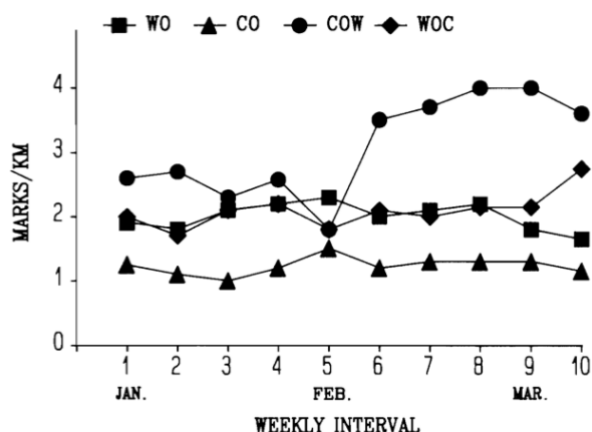


FIG. 1. Distribution temporelle des marques enregistrées le long des pistes réservées aux loups (WO), aux coyotes (CO), aux coyotes sur les pistes des loups (COW) et aux loups sur les pistes des coyotes (WOC) dans le parc national du Mont-Riding, pendant les périodes hivernales (1^{er} janvier - 14 mars) de quatre années d'étude. Un changement significatif n'a eu lieu que sur les pistes COW, où la fréquence de marquage a augmenté fin février et début mars

Postures associées au marquage

Quarante-trois pour cent (1025) de toutes les marques d'urine ont été associées à une posture de marquage spécifique. Soixante-douze pour cent (739) des marques identifiées ont été classées comme ayant été déposées depuis une position de jambes levées (RLU) et 28% (286) depuis une position accroupie (SQU). Soixante-sept pour cent (687) des marques identifiées ont été déposées sur ou près d'un objet ou d'une marque d'urine antérieure. L'urine a été dirigée vers une cible depuis une position accroupie pour 3,2% des marques et depuis une position jambes levées pour 97,2%. Ainsi, 90,3% des RLU et 7,6% des SQU étaient dirigés vers une cible.

DISCUSSION

A l'exception peut-être du comportement de grattage, l'activité de marquage des loups et des coyotes dans le RMNP correspond étroitement aux observations faites dans les zones où les deux espèces ne se chevauchent pas ou où le nombre de coyotes est minime (Peters et Mech 1975 ; Rothman et Mech 1979 ; Barrette et Messier 1980 ; Bowen et Cowan 1980 ; Wells et Bekoff 1981). Toute incohérence majeure est probablement attribuable à des différences de méthodologie d'étude, et non à une conséquence de la sympatrie. **De plus, il n'y avait que des différences mineures dans les stratégies de marquage des loups et des coyotes.** Les deux espèces ont marqué les routes et les sentiers établis à un taux plus élevé que les autres voies de déplacement en augmentant de manière significative la fréquence des DUs, et les deux ont augmenté leur fréquence de NDU et diminué leur fréquence de SCR le long des voies d'eau gelées. La différence la plus notable est la plus grande proportion d'UDs par les coyotes le long des routes et des sentiers.

En se basant sur les différences de taux de déposition attribuables aux changements de contextes sociaux et environnementaux, les DUs des loups et des coyotes se distinguaient des NDUs et des SCR sur le plan comportemental. **Il semble probable que les DUs aient été déposés délibérément pour transmettre des informations et ne soient pas de simples éliminations, se conformant ainsi à la définition de Kleiman (1966) d'une marque olfactive.** De plus, les DUs et les RLU sont presque identiques chez les loups et les coyotes, ce qui confirme l'affirmation de Peters et Mech (1975) selon laquelle les **RLUs sont principalement des marques olfactives.**

La plupart (99,3%) des RLUs enregistrés par Peters et Mech étaient dirigés vers des objets, contre moins de 1% des SQUs. Dans cette étude, 90,2% des RLUs de loup et moins de 7% des SQUs étaient orientés vers des cibles. Par conséquent, la plupart des dépôts d'urine orientés vers des cibles semblent être des RLUs, ce qui signifie que les RLUs sont, pour la plupart, synonymes d'une **marque olfactive** telle que définie par Kleiman.

Wells et Bekoff (1981), en utilisant des critères différents, ont conclu que 94,4% des RLUs de coyotes observés directement étaient des marques olfactives. Cependant, contrairement à mes propres résultats pour les coyotes, ces auteurs ont estimé qu'un peu plus de 80% des SQUs étaient également des marques olfactives. Il n'est pas facile de déterminer si cela reflète des différences méthodologiques ou environnementales, car d'autres chercheurs n'ont pas classifié les postures des coyotes (Bowen et Cowan 1980 ; Barrette et Messier 1980), et Wells et Bekoff n'ont enregistré que l'orientation vers les marques d'urine précédentes.

Les loups et les coyotes du PNMR grattent à un rythme étonnamment faible le long des cours d'eau gelés. Un comportement similaire n'a pas été rapporté auparavant, bien que Barrette et Messier (1980) aient constaté que la fréquence des grattages des coyotes au Québec était influencée positivement par la présence de neige durcie. Malgré l'absence de preuves correspondantes, le marquage par grattages limité des cours d'eau gelés n'est probablement pas unique au PNMR. De plus, ce comportement ne semble pas être lié au chevauchement des zones de loups et de coyotes, car les grattages le long des cours d'eau gelés se produisent à un taux plus faible que prévu sur les sentiers à usage mixte et à usage unique.

Je suis d'accord avec la suggestion de Barrette et Messier (1980) selon laquelle l'utilisation de grattages est une option pour renforcer ou modifier la signification d'autres marques. Cependant, il est à noter que dans cette étude, les grattages n'ont pas toujours été ajoutés immédiatement après le dépôt initial d'urine ou de crottes, et qu'elles n'ont pas non plus été ajoutées secondairement par le déposant initial. A trois reprises, des loups ont gratté près de marques d'urine de coyotes sans uriner. De plus, j'ai observé des loups captifs marquer les dépôts d'urine de congénères en utilisant des grattages. Je ne pense pas que ce comportement soit lié à une interaction entre les loups et les coyotes, car les grattages se produisent sur des sentiers à usage unique ou mixte.

Dans le cas des loups et des coyotes, la fréquence du marquage était positivement liée au nombre d'animaux suivis. Ceci est en contradiction avec les résultats des études sur le marquage olfactif des loups dans le Minnesota (Peters et Mech 1975), mais est cohérent avec les rapports précédents sur le comportement de marquage des coyotes (Bowen et Cowan 1980 ; Barrette et Messier 1980 ; Wells et Bekoff 1981). La divergence des données concernant les loups ne semble pas être le résultat de la présence de coyotes dans la zone d'étude, mais est peut-être attribuable à la plasticité comportementale des loups.

Peters et Mech (1975) n'ont trouvé aucune association entre la taille de la meute de loups et la fréquence des RLUs, mais ont trouvé une relation linéaire positive avec la fréquence des SQUs et SCR. Ils attribuent cela au fait que les RLUs ne sont typiquement effectués que par les **animaux dominants**, par conséquent le nombre de loups qui marquent est indépendant de la taille de la meute. Les résultats d'études d'observation de loups captifs ont été similaires (Woolpy 1968 ; P. C. Paquet, données non publiées ; J. Ryon, communication personnelle). Cependant, Peters et Mech

(1975) affirment également que seuls les loups de haut rang grattent et que cette activité est principalement autonome plutôt qu'éliminatoire. Logiquement, la distribution de la fréquence des grattages aurait dû être indépendante de la taille de la meute, ce qui n'a pas été le cas. Apparemment, une explication alternative est nécessaire.

Comme indiqué, dans cette étude, les taux de marquage des grandes meutes de loups étaient significativement plus élevés que ceux des petites meutes de loups. Cette différence était cohérente pour les données annuelles et les données regroupées, tant en présence qu'en l'absence de traces de coyotes, et se reflétait également dans le suivi interspécifique. Il est important de noter que cette différence est attribuable à une augmentation très significative de la fréquence des DUs ($G_{\text{pooled}} = 36,59, P < 0,001$), alors que les fréquences des DUs ($P > 0,50$) et des SCRs ($P > 0,975$) sont restées relativement constantes. En supposant que les RLUs et les DUs sont presque équivalents, cela semble être exactement le contraire des résultats rapportés par Peters et Mech (1975).

Puisque les grattages sont principalement associés aux loups dominants (Peters et Mech 1975), la fréquence des SCRs devrait être indépendante de la taille de la meute (Peters et Mech ont utilisé ce raisonnement pour expliquer le taux constant des RLUs). La constance des NDUs, cependant, n'est pas facile à expliquer. Elle suggère que les NDUs ne sont pas strictement des éliminations, et concorde avec l'hypothèse de Barrette et Messier (1980) selon laquelle tous les signes sont des marques olfactives potentielles, indépendamment de l'intention de l'expéditeur.

Le taux de marquage par les loups et les coyotes était affecté par la présence de signes de l'autre espèce. Dans la plupart des cas, la réponse aux marques d'urine ou de grattages étrangères a été une augmentation de la fréquence de marquage, ou un changement dans le modèle de marquage, en particulier pour les DUs. La réponse des coyotes était résolument plus prononcée que celle des loups, et ressemblait au comportement agonistique typiquement dirigé vers des congénères étrangers par des animaux maintenant des domaines ou des territoires (Peters et Mech 1975 ; Bowen et Cowan 1980 ; Barrette et Messier 1980).

Contrairement à mon hypothèse, les coyotes n'ont pas évité les zones marquées par les loups, ni ne minimisaient les preuves de leur propre activité. En général, la réponse aux loups était active, y compris le re-marquage de l'urine de loup précédemment déposée. En revanche, la réponse des loups aux signes des coyotes était relativement passive, même si elle variait en fonction de la taille de la meute. Les loups étudiaient activement les marques de coyotes et les sur-marquaient parfois.

L'explication la plus simple de l'augmentation du marquage par les coyotes sur les pistes des loups est que le marquage est une réponse autonome à des stimuli environnementaux tels que des objets odorants visibles et (ou) nouveaux (Kleiman 1966), y compris les monticules odorants des loups. Cependant, cette interprétation ne semble pas satisfaisante, pour deux raisons. **Premièrement**, on peut penser que le dépôt d'urine doit, dans une large mesure, être volontaire, car les coyotes non territoriaux sont connus pour réduire le marquage olfactif lorsqu'ils traversent des zones occupées par d'autres coyotes (Bowen et Cowan 1978 ; Barrette et Messier 1980). **Deuxièmement**, les observations de coyotes en captivité indiquent que le marquage olfactif est sous contrôle volontaire (Mottus 1972 ; Harrington 1982 ; J. Ryon, communication personnelle).

Bien que l'utilisation fréquente des postes d'odeur de loup par les coyotes implique que la réponse est soit autonome soit agonistique (Mottus 1972 ; Peters et Mech 1975), il est probable qu'il existe

des sites préférés dans l'habitat pour localiser les marques d'urine (Peters et Mech 1975), et que les loups et les coyotes ont simplement des préférences similaires. Par conséquent, le taux de dépôt détectable sur les sentiers à usage mixte est plus faible que le taux combiné réel, mais toujours plus élevé que sur les sentiers à usage unique, simplement parce que plus d'animaux utilisent ces sentiers.

Une autre explication est que les canidés marquent leur territoire pour s'y orienter, et que la familiarité avec l'environnement qui en résulte est psychologiquement rassurante dans des situations inconnues (Kleiman 1966 ; Peters et Mech 1975). Cela pourrait expliquer le marquage non inhibé des coyotes sur les pistes établies par les loups.

Cependant, si le marquage olfactif est essentiellement une aide à la navigation, alors le taux de dépôt d'urine par les coyotes devrait augmenter dans les habitats où l'orientation est difficile, et ne devrait pas être affecté par la présence de congénères étrangers. Les résultats de la présente étude, ainsi que ceux d'enquêtes antérieures (Peters et Mech 1975 ; Bowen et Cowan 1980), ne soutiennent pas cette affirmation. Par exemple, dans toutes les circonstances, la fréquence de marquage était significativement plus élevée le long des routes et des sentiers établis que le long des lacs ou dans les broussailles.

Les routes devraient être plus faciles à parcourir que les autres itinéraires de déplacements, et donc être marquées à un taux plus faible. Or, c'est précisément le contraire qui se produit, ce qui permet de conclure que le marquage ne sert pas uniquement à la navigation. Cependant, comme nous l'avons mentionné, la fréquence élevée de dépôt le long des routes peut, en partie, refléter l'abondance d'emplacements appropriés pour le placement de l'odeur.

Le marquage pourrait également servir à dissuader les intrus potentiels de pénétrer dans une zone ou à provoquer leur retrait (Hediger 1950). En conséquence, Barrette et Messier (1980) ont postulé qu'un mammifère territorial se rendrait visible dans une zone en la couvrant de son odeur. Gosling (1982) a émis l'hypothèse qu'à l'intérieur de leur propre territoire, les propriétaires enlèvent ou remplacent les marques qui ne correspondent pas à leur propre odeur. Ces deux prédictions se sont généralement vérifiées par l'observation du marquage des coyotes sur les pistes des loups. Bien que l'on ne puisse que provisoirement conclure que l'urine fraîche de loup a été le stimulus du marquage des coyotes, il y a peu de doute que la réponse était une réaction à la « présence » récente des loups. De plus, l'étendue de la réponse a probablement été sous-estimée en raison de l'inclusion des marques de tous les coyotes qui ont été suivis, plutôt que de se limiter aux animaux territoriaux, qui marquent généralement à un taux plus élevé (Barrette et Messier 1980).

L'interprétation ci-dessus implique que les coyotes reconnaissent les loups comme des congénères intrusifs et répondent de manière agonistique en sur-marquant leur territoire. Il semble cependant que les coyotes devraient rapidement apprendre que leurs efforts sont inefficaces, soit par des rencontres visuelles ou agonistiques avec des loups, soit en raison de la persistance de signes de loups dans la région. De plus, il serait cohérent, bien que non nécessaire, de s'attendre à ce que le comportement de marquage des loups reflète une reconnaissance conspécifique similaire des coyotes (c'est-à-dire un marquage accru en présence de signes frais de coyote), ce qui n'était le cas que pour les petites meutes de loups. Néanmoins, les preuves d'observation directe soutiennent fortement l'idée que les coyotes réagissent aux loups comme ils le font pour des congénères intrus. On ne sait pas encore si l'augmentation du taux de marquage est une réponse autonome ou agressive.