

## Une analyse des paramètres de réponse au hurlement utiles pour le recensement des meutes de loups

### AN ANALYSIS OF HOWLING RESPONSE PARAMETERS USEFUL FOR WOLF PACK CENSUSING

FRED H. HARRINGTON,<sup>1</sup> Division of Biological Sciences, State University of New York, Stony Brook, NY 11794  
L. DAVID MECH,<sup>2</sup> U.S. Fish and Wildlife Service, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD 20708

J. Wildl. Manage. 46(3):1982

#### Résumé

Les loups gris (*Canis lupus*) ont été étudiés d'avril 1972 à avril 1974 dans la forêt nationale du nord-est du Minnesota par radiopistage et simulation de hurlements. Sur la base de 217 des 456 sessions de hurlements, les recommandations suivantes ont été formulées pour l'utilisation des hurlements comme technique de recensement : (1) les meilleurs moments de la journée sont le crépuscule et la nuit ; (2) juillet et août sont les meilleurs mois ; (3) les précipitations et les vents de plus de 12 km/h doivent être évités ; (4) des hurlements simples doivent être utilisés, alternant des hurlements « plats » et des hurlements « cassants » ; (5) les essais doivent être répétés 3 fois à environ 2 minutes d'intervalle avec le premier essai à un volume plus faible ; et (6) la série d'essais doit être répétée sur 3 nuits aussi proches que possible les unes des autres. Deux recensements sont décrits : un recensement de saturation et un recensement d'échantillonnage.

#### INTRODUCTION

Comme les loups habitent de vastes zones, il est difficile et coûteux de les recenser, voire impossible dans de nombreuses régions. Les techniques utilisées ont été le pistage aérien et l'observation en hiver (Stenlund 1955), le radiopistage aérien et l'observation (Mech 1973), et le hurlement simulé (D.H. Pimlott, unpubl. rep., Midwest Fish and Wildl. Conf. 22, 1960 ; Theberge et Strickland 1978). Cette dernière technique peut avoir un potentiel considérable sous certaines conditions. En plus du recensement des meutes, les réponses aux hurlements ont été utilisées pour estimer la taille, la composition et le domaine vital des meutes (Joslin 1967, Pimlott et al. 1969, Voigt 1973). Cependant, à ce jour, aucune analyse adéquate des facteurs influençant les résultats des simulations de hurlements n'a été réalisée. La présente étude a utilisé une population de loups munis de colliers émetteurs (Mech 1979) pour évaluer les facteurs influençant l'utilisation du hurlement pour le recensement. Cette étude a été financée par l'U.S. Fish and Wildlife Service, North Central Forest Experiment Station (USDA), World Wildlife Fund, Ober Charitable Foundation (maintenant Mardag Foundation), et une subvention de la NSF au Psychobiology Program, SUNY, Stony Brook. C. Walcott a fourni de nombreuses suggestions utiles et nous lui en sommes reconnaissants. Nous remercions les personnes suivantes pour leur aide : R. Himes (décédé), J. Renneberg, G. Riley, D. Streblov, T. Wallace et de nombreux étudiants stagiaires.

#### ZONE D'ÉTUDE ET MÉTHODES

Cette étude a été menée dans la Superior National Forest, dans le nord-est du Minnesota, entre avril 1972 et avril 1974. La topographie est généralement plate, avec de nombreuses

crêtes basses supportant des forêts de feuillus et de conifères, entrecoupées de vastes tourbières d'épicéa noir (*Picea mariana*) et d'eau libre (Mech et Frenzel 1971).

Les loups ont été piégés et munis de colliers radio, et des informations sur la taille de la meute, l'affiliation, le domaine vital, les sites d'habitation et les mouvements ont été obtenues par des repérages aériens bihebdomadaires, et par des repérages quotidiens lorsque cela était possible, de décembre à mars (Mech 1979).

Les loups munis de colliers radio ont été localisés par radio (AVM, Champaign, III., récepteur LA12) depuis le sol et approchés à une distance de 0,2-1,0 km. Le signal de l'animal a été contrôlé pour déterminer l'activité générale. Nous n'avons hurlé que pour les animaux que nous pensions stationnaires, en utilisant les stimuli décrits ci-dessous. Les réponses ont été enregistrées à l'aide d'un magnétophone Nagra IV-D à 38,4 cm/s. En l'absence de réponse, un deuxième essai était tenté 2 à 5 minutes plus tard. S'il n'y avait pas de réponse après 3 à 5 essais, la session était interrompue et le loup était laissé pendant au moins 24 heures. Souvent, 3 jours ou plus s'écoulaient avant que nous ne relocalisions le loup.

Les meutes individuelles ont été étudiées entre 1 et 22 mois. L'échantillon mensuel moyen est le nombre moyen de sessions de la meute par mois étudié. Les meutes de Harris (HL) et de Jackpine (JP) ont fourni environ 78% des données ; les données restantes proviennent de 6 autres meutes.

Les stimuli étaient 2 **imitations humaines** de hurlements de loups. Les stimuli individuels étaient produits par une personne (Harrington) et consistaient en une alternance de hurlements « plats » et « cassants » (Fig. 1), d'une durée de 5 à 6 secondes chacun, séparés par une pause de 1 à 2 secondes. Les stimuli de groupe consistaient en des hurlements **simultanés** de 2 personnes ou plus, bien que normalement une personne commençait le stimulus, les autres se joignant à elle après quelques secondes. La durée typique d'un essai en groupe était de 30 secondes. Des détails supplémentaires sont donnés par Harrington et Mech (1979).

Si une réponse était obtenue, nous attendions 15 à 20 minutes pour éviter la **période réfractaire** (Pimlott, unpubl. rep., 1960) avant de tenter d'autres essais. A une occasion, cependant, nous avons testé l'influence de l'emplacement de nos hurlements sur la période réfractaire. Notre équipe s'est divisée en deux groupes. L'un d'eux a tenté de provoquer des hurlements toutes les quelques minutes à partir d'un seul site. L'autre groupe, situé à 150 m mais à égale distance des loups, n'a pas hurlé jusqu'à ce que la meute ait répondu pour la quatrième fois au premier groupe.

Le « temps de réponse » a été mesuré entre le début du stimulus et la réponse des loups. Le taux de réponse a été déterminé par essai et par session. Le taux de réponse **par essai** a été utilisé pour évaluer l'efficacité des deux types de stimulus. Le taux de réponse **par session** a été utilisé pour évaluer l'influence des facteurs saisonniers, météorologiques, circadiens, lunaires et autres facteurs environnementaux ou biologiques. Des tests G bilatéraux (Sokal et Rohlf 1969) ont été utilisés pour les tests statistiques, avec un niveau de probabilité de 0,05.

Les localisations des meutes JP et HL à partir de (1) toutes les radiolocalisations aériennes et terrestres, (2) les radiolocalisations pendant toutes les sessions de hurlements, et (3) les radiolocalisations pendant les sessions de hurlements avec les réponses des loups, ont été reportées sur des cartes topographiques à l'échelle 1 : 62.500. Les zones du domaine vital ont été calculées après avoir connecté les localisations les plus éloignées (Mohr 1947). Le rapport entre (3) et (2) indique le degré de sous-estimation de la surface du domaine vital en se basant uniquement sur les réponses aux hurlements.

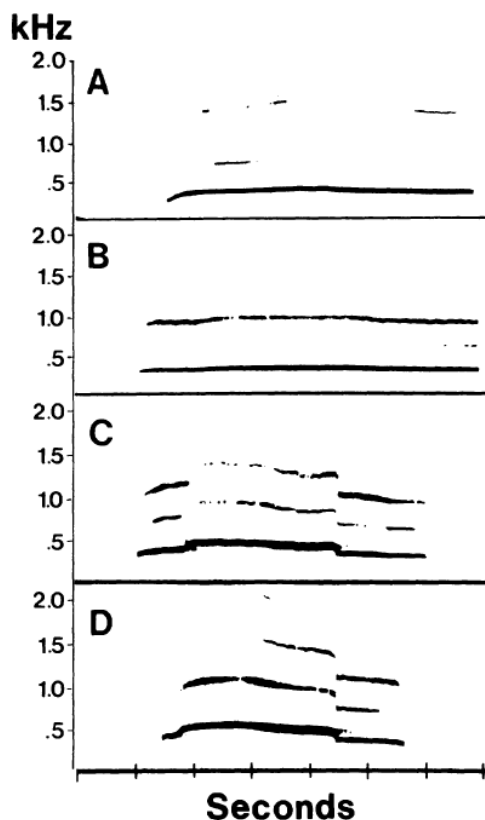


Fig. 1. Hurlements de loups simulés par l'homme et utilisés dans le cadre de cette étude. A et B sont des hurlements « plats » ; C et D sont des hurlements « cassants »

## RÉSULTATS

### Stimuli

Globalement, il n'y avait pas de différence ( $P > 0,05$ ) dans le taux de réponse aux stimuli individuels et collectifs (Tableau 1). Cependant, les petites meutes ont **moins** répondu ( $P < 0,05$ ) que les grandes meutes aux deux types de stimuli en dehors et dans les sites de rendez-vous. Les taux de réponse pour les petites et les grandes meutes étaient similaires uniquement dans les foyers où des stimuli uniques ont été utilisés.

Les meutes n'ont souvent **pas** répondu au **premier** essai. Au cours de 217 sessions de hurlements réussies, le premier stimulus n'a reçu une réponse que dans 68% des cas. Après le deuxième essai, 86% des groupes avaient répondu, et ce chiffre est passé à 95% après le troisième essai. Les essais suivants n'ont eu que des effets insignifiants. Le temps moyen de réponse d'une meute était de 30 secondes ( $N = 262$ ). Moins de 9% des réponses ont eu lieu après 60 secondes, et seulement 1,5% ont duré plus de 90 secondes.

Lorsque les loups se trouvaient à moins de 100-200 m, les réponses étaient plus faciles à obtenir si nous hurlions à **faible volume**. Au cours des sessions où des hurlements à volume « normal » et « faible » ont été présentés, 35% ( $N = 40$ ) des hurlements normaux ont reçu une réponse, alors que 70% ( $N = 23$ ) des hurlements à faible volume ont déclenché des réponses ( $G = 7,13, P < 0,50$ ).

Au cours de notre premier test de la période réfractaire, le groupe qui a périodiquement tenté d'obtenir des réponses ne les a obtenues qu'après des périodes de 14, 20 et 15 minutes. Le deuxième groupe a alors hurlé immédiatement après la dernière réponse du loup, et la meute a répondu en moins de 45 secondes.

**Tableau 1.** Taux de réponse aux hurlements des loups munis de colliers radio en fonction du type de stimulus, de la taille de la meute et de l'emplacement

Pack location and size	Type of stimulus howl			
	Single		Group	
	%	N	%	N
<b>Overall</b>	<b>27</b>	<b>1,526</b>	<b>32</b>	<b>272</b>
<b>At homesites</b>				
2 small packs <sup>a</sup>	45	154	24 <sup>c</sup>	34
1 large pack <sup>b</sup>	50	371	54 <sup>c</sup>	90
<b>Away from homesites</b>				
2 small packs	9 <sup>c</sup>	425	8 <sup>c</sup>	61
4 large packs	20 <sup>c</sup>	576	30 <sup>c</sup>	87

<sup>a</sup> Comprend 2 ou 3 adultes et/ou jeunes d'un an

<sup>b</sup> Comprend 4 adultes et/ou yearlings ou plus

<sup>c</sup> Différences ( $P < 0,05$ , test G) entre les petits et les grands animaux

### Autres facteurs

L'état du ciel (clair, partiellement nuageux, nuageux, couvert) et les précipitations (aucune, pluie, neige) n'ont eu aucun effet ( $P < 0,3$  dans les deux cas) sur le taux de réponse. Le vent a eu une influence sur le taux de réponse, mais uniquement à l'écart des sites de rendez-vous. Le taux de réponse était plus élevé ( $G = 6,64, df = 1, P < 0,01$ ) pour l'air calme que pour les 3 classes de vitesse du vent.

La réactivité aux hurlements simulés a varié ( $P < 0,05$ ) tout au long de l'année ; un pic de courte durée s'est produit pendant la saison de reproduction et un pic plus prolongé pendant l'été et l'automne (Fig. 2). Les données de la meute la moins réactive (HL) ont indiqué que les deux pics étaient équivalents, mais la meute la plus importante était beaucoup plus réactive pendant l'été et l'automne.

Les meutes étaient très différentes dans leur réactivité (Fig. 2). Après une seule session de hurlements en juillet, par exemple, la probabilité de découvrir la meute la moins réactive (HL) n'était que de 0,3, alors que la plupart des autres meutes avaient au moins deux fois plus de chances d'être entendues après une seule session. Des différences diurnes considérables dans le taux de réponse aux hurlements ont été trouvées (Tableau 2). Les différences entre le crépuscule et la nuit étaient faibles, mais le taux de réponse sur les sites de rendez-vous était plus faible ( $G = 5,49, df = 1, P < 0,05$ ) au cours de la journée. Cette différence s'est encore accrue ( $G = 6,52, df = 1, P < 0,05$ ) lorsque les loups ont commencé à se déplacer de façon nomade. Ni la phase de la lune, ni la visibilité (ou la lumière) de la pleine lune n'ont affecté le taux de réponse.

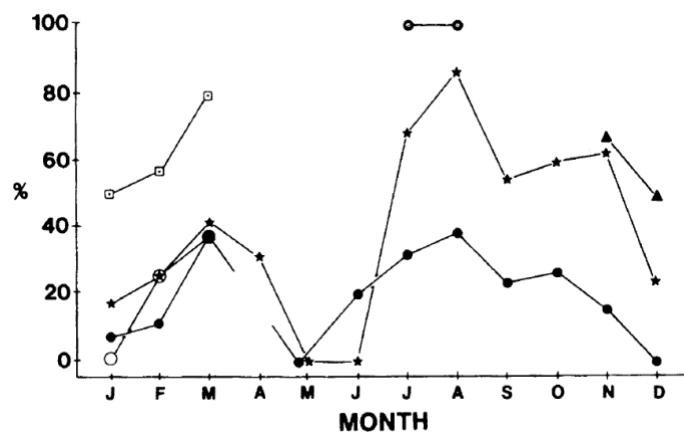


Fig. 2. Seasonal differences in reply rate to human-simulated wolf howling. Reply rate is the percent of nights (sessions) replies were obtained. Pack and mean monthly sample size: ★ = Jackpine pack (21), ● = Harris Lake pack (13), □ = Ensign Lake pack (6), ▲ = Sawbill pack (4), ○ = Perch Lake pack (5), ⊙ = Birch Lake pack (12). Superimposed points indicate same values for 2 packs.

### Taille du domaine vital

Bien que les séances de hurlements aient été conduites sur des portions significatives des domaines de la meute (48-93% ;  $\bar{x}$  = 67%), les réponses n'ont été obtenues que sur des zones beaucoup plus petites, en particulier pendant l'été où la plupart des réponses provenaient des domaines (Tableau 3).

Tableau 2. Effets diurnes sur les taux de réponse aux hurlements des loups munis de colliers émetteurs

Time	At homesites		Away from homesites	
	Percent reply	N	Percent reply	N
Day	62	39	17	54
Dusk	78	23	37	41
Night	81	105	33	194
G	5.57		6.71	
P	≈0.05		<0.05	

Tableau 3. Comparaison de la taille du domaine vital des loups déterminée par radio-télémetrie et par les réponses aux hurlements

Season, pack, and year	Home range size (km <sup>2</sup> ) as determined by:		
	All radio-locations	Locations during howling sessions	Replies during howling sessions
<b>Jun-Sep</b>			
Harris Lake 1973	131.6	65.4	19.4 (29.7%) <sup>a</sup>
Jackpine 1973	186.9	151.2	35.6 (23.5%)
<b>Oct-Apr</b>			
Harris Lake 1972-73	170.3	81.5	40.4 (49.6%)
Harris Lake 1973-74	183.0	87.4	34.4 (39.6%)
Harris Lake 1972-74	183.0	111.9	54.3 (48.5%)
Jackpine 1972-73	243.0	199.7	146.4 (73.3%)
Jackpine 1973-74	238.1	221.1	173.0 (78.3%)
Jackpine 1972-74	273.9	265.6	241.0 (90.7%)

<sup>a</sup> Pourcentage de la zone dans laquelle les réponses auraient pu être obtenues

## DISCUSSION

Les meutes de différentes tailles varient dans leur réactivité au hurlement simulé (Harrington et Mech 1979). Une technique de recensement valable doit réduire ces différences afin de s'assurer que toutes les meutes sont susceptibles d'être localisées en dessous des seuils prévus pour maximiser la probabilité de réponses, tout en égalisant les taux de réponse entre les meutes.

### Stimuli

Bien que légèrement moins efficaces que les stimuli de groupe, les stimuli individuels doivent être utilisés car ils réduisent la différence de taux de réponse entre les grandes et les petites meutes. Si le recensement est effectué en été ou au début de l'automne, lorsque les meutes occupent les sites de rendez-vous, les différences de taux de réponse entre les meutes devraient être minimales.

Lorsque des stimuli uniques sont utilisés, le type de hurlement peut être crucial. Une analyse préliminaire du hurlement d'un seul loup a distingué les hurlements « plats » des hurlements « cassants » (Fig. 1), chacun étant probablement un représentant modal sur un continuum graduel (Harrington 1975). L'efficacité relative de ces deux hurlements pour obtenir des réponses est inconnue, mais les loups en captivité ont répondu plus facilement aux hurlements « cassants » (F. H. Harrington, données non publiées). Pour l'instant, nous recommandons d'alterner les hurlements « plats » et « cassants » avec 5 hurlements par essai.

Les meutes ne répondaient pas toujours au premier essai au cours d'une session, mais la plupart d'entre elles avaient répondu au **troisième** essai. Par conséquent, 3 essais, séparés d'environ 90 secondes, devaient être effectués à chaque lieu de recensement.

Si les loups étaient proches, nous avons obtenu des taux plus élevés lorsque nous avons hurlé à un volume plus faible, probablement parce que les hurlements forts sont intimidants et peuvent inhiber les réponses. Le premier essai doit donc être effectué à faible volume. Si aucune réponse n'est obtenue, des essais supplémentaires peuvent être effectués à un volume élevé pour maximiser la portée. Des recommandations similaires ont été faites par Pimlott (unpubl. rep., 1960).

La distance entre les sites de hurlements est importante pour optimiser la zone de couverture dans le temps disponible. Des sites trop rapprochés peuvent fournir une bonne couverture mais faire perdre du temps, alors que des sites trop éloignés peuvent manquer des loups. La portée effective des vocalisations est un facteur à prendre en compte pour optimiser l'espacement. Dans des conditions optimales, nous avons entendu des réponses à des distances supérieures à 5 km ; des preuves indirectes indiquent que des loups nous ont répondu à des distances allant jusqu'à 10 km (Harrington et Mech 1979). Normalement, cependant, 3,2 km semblent être la distance maximale à laquelle l'homme peut entendre les hurlements, surtout en été, lorsque les meutes fréquentent parfois les tourbières basses et que l'interférence d'autres sons naturels (eau courante, animaux qui vocalisent, etc.) est fréquente (Pimlott, unpubl. rep., 1960). Une distance de 3,2 km entre les sites est recommandée. Les conditions locales telles que la topographie et la végétation doivent être prises en considération.

Notre étude suggère que les loups sont probablement réfractaires aux hurlements (Pimlott, unpubl. rep., 1960) seulement si les humains et les loups restent au même endroit. Le déplacement vers un site distant de plusieurs kilomètres devrait éliminer les effets des réponses précédentes, il ne semble donc pas nécessaire d'échelonner les sites (Pimlott, unpubl. rep., 1960) au cours des études menées la même nuit.

Les meutes ne répondent pas toutes les nuits. Pendant les deux périodes de réponses maximales (Fig. 2), la probabilité de réponse la plus faible était d'environ 0,3. **Pour s'assurer que la plupart des meutes répondent au moins une fois, les enquêtes doivent être répétées pendant 3 nuits sur le même itinéraire.** Si possible, ces nuits devraient être consécutives afin de **minimiser** les complications dues aux mouvements des meutes entre les périodes d'observation.

### **Autres facteurs**

La principale influence des conditions météorologiques semble être leur effet sur la transmission du son. Les taux de réponse étaient plus faibles en cas de vent qu'en cas d'air calme. Les réponses obtenues par vent modéré provenaient uniquement de meutes proches. La localisation des loups étant inconnue lors des recensements, les travaux doivent être suspendus lorsque les vents dépassent 12 km/heure. La pluie augmente le bruit ambiant et la neige est un bon absorbeur de son ; il faut donc éviter les deux (Pimlott, unpubl. rep., 1960). Les meutes répondent moins souvent pendant la journée. Les recensements devraient être effectués entre le crépuscule et l'aube.

Le taux de réponse est suffisamment élevé pour utiliser la technique du hurlement pendant la saison de reproduction au milieu de l'hiver et du milieu de l'été au début de l'automne (Fig. 2). Contrairement à l'hiver, les sites de rendez-vous sont au cœur de l'activité des meutes en été (Joslin 1967, Pimlott et al. 1969, Harrington et Mech 1978), et les déplacements des meutes sont courts et peu fréquents. La plupart des foyers sont utilisés pendant au moins 3 jours consécutifs (Joslin 1967, Voigt 1973, Harrington et Mech 1979).

Une précaution doit être prise lors des recensements d'été. **Les meutes n'occupent généralement qu'un seul site de rendez-vous à la fois, en particulier les petites meutes ne comptant que quelques petits.** Cependant, les grandes meutes peuvent parfois occuper 2 sites simultanément, particulièrement de la fin juillet à septembre (Harrington et Mech 1979). Dans notre étude, les meutes ont occupé plus d'un site pendant 8 jours sur 143. Bien que relativement rare, l'utilisation de plusieurs sites pourrait gonfler les estimations du nombre de meutes. Lorsque plus d'un site était utilisé, un seul semblait être d'une importance primordiale. Les sites secondaires pouvaient être reconnus par : **(1)** leur emplacement près d'un autre site qui contenait plusieurs petits avec des adultes ( $\bar{x} = 3,8$  km ;  $N = 2$ ) ; **(2)** la présence de seulement 1 ou 2 petits (12 des 12 nuits) ; et **(3)** l'absence d'adultes (10 des 12 nuits). Ce type de fractionnement se produit le plus souvent lorsque les sites de rendez-vous sont progressivement abandonnés et qu'un ou deux petits restent à la traîne (Harrington 1975, Harrington et Mech 1982a). Puisque les petits en retard et leur meute réagissent aux hurlements à cette époque (Harrington et Mech 1979), la possibilité de surestimer le nombre de meutes augmente après le mois de septembre.

## Limites de la technique du hurlement

### *Détection d'unités sociales de taille variable*

La technique du hurlement peut être orientée vers la détection des meutes les plus importantes, car elles semblent les plus réactives. Ce biais peut être réduit en utilisant des stimuli uniques et en effectuant des recensements en été et au début de l'automne. Les adultes accompagnés de petits sont plus réactifs que les mêmes adultes seuls (Pimlott, unpubl. rep., 1960 ; Harrington et Mech 1979), la technique du hurlement serait donc moins sensible aux meutes qui ne réussissent pas à produire des petits. Enfin, la technique du hurlement est presque totalement insensible à la détection des loups solitaires (Harrington et Mech 1979).

### *Détermination de la taille et de la composition de la meute*

Les réponses des meutes ont été utilisées pour obtenir des estimations de la taille de la meute et de la composition de la classe d'âge (Joslin 1967, Pimlott et al. 1969). La taille de la meute est généralement estimée en comptant chaque individu lorsqu'il se joint au chœur (Joslin 1967) et la composition est déterminée par la hauteur relative des hurlements des différents individus.

Nous avons constaté que : (1) seuls les 2 ou 3 premiers animaux entrent dans le chœur de façon échelonnée, alors que le reste de la meute entre en masse, ce qui rend leur comptage difficile (Harrington 1975) ; (2) les hurlements des adultes et des jeunes subordonnés consistent en des modulations rapides de fréquence (yipping et yapping), ce qui ajoute à la complexité du chœur et rend presque impossible la distinction des individus, même à partir de sonagrammes d'excellents enregistrements (Harrington 1975) ; (3) certains adultes subordonnés à la meute peuvent hurler pendant un chœur déclenché et ne sont donc pas comptés (Harrington et Mech 1979) ; et (4) il est peu probable que tous les membres de la meute soient présents, surtout pendant l'été (Harrington et Mech 1982b). A 4 reprises, des hurlements jugés par des observateurs expérimentés comme étant ceux de 3 à 5 loups, dans certains cas accompagnés de 2 petits ou plus, provenaient en fait de couples d'adultes seuls. Comme les recensements n'incluent généralement qu'un ou deux contacts avec une meute, les considérations ci-dessus indiquent que les estimations de la taille et de la composition des meutes basées sur les hurlements provoqués doivent être considérées avec une extrême prudence.

### *Détermination de la taille du domaine vital*

Les réponses aux hurlements ont été utilisées pour déterminer les domaines vitaux des meutes (Joslin 1967, Pimlott et al. 1969, Voigt 1973). Nos déterminations de la taille des domaines vitaux basées sur les réponses aux hurlements ont été largement sous-estimées, en particulier en été (Tableau 3). Ceci est dû au fait que les loups adultes répondent rarement lorsqu'ils se déplacent seuls, ou en petits groupes, loin des sites de rendez-vous (Harrington et Mech 1979). Les réponses aux hurlements peuvent délimiter avec précision la zone la plus utilisée par les adultes et les petits, mais sous-estimeront fortement la zone utilisée par les adultes en dehors des sites de rendez-vous.

## Méthodes de recensement

Deux types d'approches de recensement basées sur les considérations ci-dessus sont proposées. Le « **recensement par saturation** », qui nécessite une bonne accessibilité, consisterait à tenter de localiser toutes les meutes dans une zone limitée, telle qu'une réserve



ou un parc national. Pour le recensement de saturation, une grille de lignes à environ 3 km d'intervalle devrait être établie, chaque intersection constituant une station de recensement. L'emplacement exact de la station peut être modifié pour tirer parti des facteurs environnementaux pertinents ou pour les éviter. La zone recensée chaque nuit doit être à peu près carrée afin de maximiser le nombre d'essais potentiels avec chaque meute. Cette zone doit être recensée trois nuits consécutives (si possible) avant qu'une zone adjacente ne soit couverte.

Le « **recensement par échantillonnage** » est une tentative d'estimation du nombre de portées de petits survivant dans une vaste zone à la fin de l'été. Il s'agit (1) de faire hurler un grand nombre de zones choisies au hasard, (2) de déterminer la surface moyenne approximative couverte par les sites de recensement, (3) de calculer le rapport entre le nombre de réponses reçues et la surface totale couverte, et (4) de projeter ce rapport sur l'ensemble de la zone de recensement.

Ce type de recensement pose deux problèmes majeurs. **Premièrement**, il peut être difficile d'atteindre une partie de la zone de recensement sélectionnée. Cependant, en élevant leurs petits, les loups n'évitent pas les routes de gravier, les rivières, les sentiers ou d'autres itinéraires possibles pour les humains, même s'ils évitent les concentrations de résidences humaines. Bien que l'échantillon ne soit plus vraiment aléatoire, nous ne pensons pas que les résultats seront faussés dans une mesure appréciable. Il est évident qu'il doit y avoir suffisamment d'itinéraires accessibles bien répartis dans la zone de recensement pour permettre l'échantillonnage d'un nombre suffisant de sites échantillonnés.

Le **deuxième** problème est que l'estimation finale de la zone à recenser dépend de façon critique du rayon moyen estimé de couverture du hurlement à partir de chaque site d'échantillonnage. Cette distance dépend de la topographie et de la végétation, ainsi que des capacités d'audition des recenseurs. Pour chaque zone d'étude, les recenseurs doivent effectuer leurs propres tests pour déterminer le rayon effectif de leurs hurlements, en testant des groupes de loups localisés par des hurlements simulés.

Comme il est **impossible** d'obtenir des estimations précises du nombre de loups qui répondent, le recensement par échantillonnage n'indique que le **nombre de meutes** ou de **portées de petits produites**. En cas de déclin de la population ou de pénurie de proies hivernales, certaines de ces portées peuvent périr au début de l'hiver suivant le recensement (Van Ballenberghe et Mech 1975). Néanmoins, le recensement indiquerait toujours le nombre de meutes reproductrices habitant la zone. En outre, il devrait également permettre des comparaisons d'une année sur l'autre, et donc des indications sur la tendance de la population dans une zone d'étude donnée.