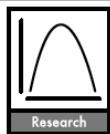


Taille de territoire des loups *Canis lupus* : du niveau local (Forêt vierge de Bialowieza, en Pologne) à l'échelle de modèles holarctiques



Ecography 30: 66–76, 2007

doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04826.x

Copyright © Ecography 2007, ISSN 0906-7590

Subject Editor: Douglas Kelt. Accepted 22 October 2006

Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns

Włodzimierz Jędrzejewski, Krzysztof Schmidt, Jörn Theuerkauf, Bogumiła Jędrzejewska and Rafał Kowalczyk

Résumé

Les facteurs affectant la taille du territoire chez les loups *Canis lupus* ont été étudiés à 2 échelles, la population locale (Forêt vierge de Bialowieza (BPF), en Pologne orientale) et l'aire géographique de l'espèce (revue de la littérature de 14 localités de la zone Holarctique). Quatre meutes de loups ont été étudiées par radio-pistage dans la BPF de 1994 à 1999. Les territoires des meutes (Polygones Convexes Minimum avec 95% des localisations) étaient en moyenne de 201 km² (SD 63, gamme 116 à 310). Les zones centrales des territoires (50% MCP) couvraient de 14 à 78 km² (moyenne 35). La taille des territoires et des zones centrales était négativement corrélée aux taux de rencontre des ongulés (nombre moyen d'ongulés vus par unité de temps passé dans la forêt par des observateurs humains). **La taille de la meute (3 à 8 loups) n'a pas influencé la taille du territoire.** La taille des territoires au niveau individuel des loups d'un même groupe varie selon la saison ainsi que l'âge, le sexe et l'état de reproduction. Une revue de la littérature d'Amérique du Nord et d'Europe (42-66°N) a montré que la latitude et la biomasse en proie était un facteur essentiel qui façonnait la variation des tailles de territoires au niveau biogéographique. **Les territoires ont augmenté avec la latitude et ont diminué avec la biomasse croissante des proies.** L'analyse a montré que la latitude agissait en partie indépendamment du gradient sud-nord de l'abondance des proies. Dans une zone similaire de biomasse d'ongulés (100 kg/km²), les territoires des loups étaient en moyenne de 140 km² à 40°N, 370 km² à 50°N et 950 km² à 60°N. La taille des meutes était plus grande aux latitudes nordiques, mais l'augmentation n'a pas suivi le rythme de l'élargissement des territoires. A travers les territoires, la densité des loups est passée de 2,5 à 3 loups/100 km² à 40-45°N à 0,7 loups/100 km² à 60°N. Nos analyses ont documenté des similitudes concernant le rôle des ressources proies dans le façonnement de la territorialité des loups aux différentes échelles. De plus, une approche macroécologique a révélé des facteurs supplémentaires affectant la taille des territoires des loups qui n'était pas issue de la connaissance de la population locale.

INTRODUCTION

Comprendre les liens entre l'abondance à grande échelle et la dynamique locale est d'une importance fondamentale en conservation in situ des espèces (Gaston et Blackburn 2003). Cependant, la mise à l'échelle de la taille de la population du local au plus large n'est pas simple, car elle est très dépendante du niveau d'occupation de la zone et de l'abondance des relations (Watkinson et al. 2003). Chez les carnivores, les domaines vitaux augmentent généralement avec la masse corporelle des espèces et la part croissante de viande dans leur alimentation (Gittleman et Harvey 1982, Goszczynski 1986). Les variations intraspécifiques de la taille du domaine vital des carnivores dépendent de la latitude et de la masse corporelle individuelle. Les domaines vitaux des lynx roux *Felis rufus*, des coyotes *Canis latrans*, et des ours noirs

Ursus americanus sont significativement plus grand aux latitudes plus élevées (Gompper et Gittleman 1991). Chez le lynx roux, le plus carnivore de ces espèces, la taille du domaine vital est corrélée positivement avec la masse corporelle. La latitude est généralement acceptée comme proxy pour la productivité écologique et alimentaire (c.-à-d. disponibilité et distribution des ressources alimentaires). Cependant, comme souligné par Gompper et Gittleman (1991), cette hypothèse sous-jacente doit être vérifiée et testée. Chez les mammifères carnivores sociaux, dont la plupart ont des schémas d'abondance strictement territoriaux et à grande échelle, sont façonnés principalement par la taille du territoire et la taille du groupe. À travers l'aire de répartition latitudinale du loup *Canis lupus*, ces 2 paramètres présentent une variation géographique importante. Les territoires occupés par des

meutes de loups couvrent de moins de cent à quelques milliers de kilomètres carrés (Ballard et al. 1987, 1997, Fuller et Snow 1988, Fuller 1989), avec les plus grands territoires situés dans les parties nord de leur aire de répartition géographique. En effet, une corrélation positive a été trouvée entre la latitude et la taille du territoire des loups en Europe (Okarma et al. 1998) et la latitude a été interprétée comme reflétant un gradient de productivité alimentaire. Concordant avec cette constatation est une corrélation positive en Amérique du Nord entre les densités de loups et l'abondance des ongulés à une échelle géographique (Keith 1983, Fuller 1989, Gasaway et al. 1992, Fuller et Murray 1998, Fuller et al. 2003).

Pendant, le rôle de l'abondance des proies dans la taille du territoire à l'échelle locale n'est pas clair. Par exemple, au Québec (Canada) Messier (1985) a constaté que les plus grandes meutes avaient de plus grands territoires, mais cela était indépendant des densités d'originaux *Alces alces*. La variation temporelle de l'utilisation de l'espace par les loups par rapport au cycle annuel des activités de reproduction a été étudiée dans une localité en Europe. Les meutes ont varié quotidiennement et réduit leurs mouvements en mai / juin, lorsque les nouveau-nés restent dans le terrier, et les ont augmentés en hiver (Jedrzejewski et al. 2001). Les groupes sociaux de loups peuvent comprendre de 2 à plus de 20 individus (Thurber et Peterson 1993, Schmidt et Mech 1997, Okarma et al. 1998, Mech 2000) et l'augmentation de la taille de la meute a été interprétée comme une adaptation à une acquisition plus facile des grosses proies. L'aspect des différences individuelles dans l'utilisation de l'espace par les loups appartenant au même groupe a jusqu'à présent reçu peu d'attention. Dans cet article, nous nous concentrons sur l'explication de la variation de la taille du territoire à 2 échelles spatiales : 1) la population locale, sur la base de notre étude de terrain à long terme ; et 2) l'aire de répartition géographique de l'espèce dans la zone Holarctique, basé sur une revue de littérature. La recherche sur le terrain a été menée dans la forêt vierge de Bialowieza, dans l'Est de la Pologne, l'une des forêts de plaines tempérées les mieux conservées d'Europe, où les loups coexistent avec 5 espèces d'ongulés sauvages. Les objectifs de notre étude sur 5 ans, basée sur le radio-pistage des loups, devaient : 1) évaluer les différences individuelles et saisonnières de la taille des domaines vitaux et les zones centrales utilisées par les loups appartenant au même groupe, et 2) déterminer comment les changements d'abondance des ongulés et la taille de la meute affectent la taille des territoires. Tout au long du texte, nous utilisons le « territoire » pour la zone utilisée par une meute de loups, et le terme « domaine vital » pour désigner les zones utilisées par les loups de manière individuelle.

Nous avons examiné et analysé la littérature sur la taille du territoire, la taille de la meute et la densité des ongulés de la région holarctique afin de : 1) décrire les variations au niveau de la latitude des territoires des loups, et 2) expliquer les rôles des densités de proies et la taille de la meute pour façonner la taille du territoire, en combinant des approches micro et macro-écologiques, visant à déterminer si les mêmes facteurs affectent les tailles de territoire à différentes échelles.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

L'étude a été menée dans la partie polonaise de la Forêt vierge de Bialowieza (= BPF, 595 km², 52°45'N, 24°00' E). La BPF couvre un total de 1450 km² et est située sur la frontière Polono-Biélorusse (595 km² en Pologne et 855 km² en République de Biélorussie). C'est la forêt la mieux préservée de cette taille en Europe tempérée. La partie Polonaise de BPF se composait de peuplements exploités (495 km²) et une partie protégée (100 km²). La partie exploitée (âge moyen des peuplements arboricoles = 72 ans) a subi des récoltes de bois, des reboisements et de la chasse au gibier. Dans la zone protégée (Parc national de Bialowieza = BNP), la plupart des peuplements d'arbres étaient d'origine naturelle (âge moyen = 100 ans). Ni l'exploitation du bois ni la chasse au gibier n'est autorisée dans le BNP, qui est classé en Réserve de l'Homme et de la Biosphère de l'UNESCO depuis 1977 et un site du patrimoine mondial depuis 1979.

BPF abrite 5 espèces d'ongulés. Les plus nombreux sont le cerf élaphe *Cervus elaphus* et le sanglier *Sus scrofa* ; moins communs sont les chevreuils *Capreolus capreolus*, le bison d'Europe *Bison bonasus* et l'original (Jedrzejewska et al. 1997). Les loups ont été protégés dans la partie Polonaise de BPF depuis 1989, mais le braconnage existe encore. Dans la partie Biélorusse, les loups sont encore chassés. Entre 1996 et 1999, de 5 à 16 loups de 1 an ont été tirés, constituant 10 à 64% de leur nombre estimé en hiver. En 1981, une clôture grillagée a été construite à la frontière Polono-Soviétique de BPF, mais les loups sont connus pour la traverser à certains endroits.

Estimation de la taille du territoire des loups et abondance des ongulés

Entre 1994 et 1999, 12 loups appartenant à 4 meutes ont été capturés et munis d'un collier radio (annexe 1). Les données collectées sur 11 loups (9 femelles et 2 mâles) ont été suffisantes pour l'analyse. Des loups ont été capturés dans des filets (Okarma et Jedrzejewski 1997) ou avec des pièges à palette (pièges Aldrich foot snare pour ours noirs, modifiés par les auteurs). Les pièges à palette étaient équipés d'un système de radio-alarme (A. Wagener, Köln, Allemagne), ce qui nous a permis de relâcher les animaux 1 à 2 h après la capture. Les loups ont été immobilisés avec 1,2 à 1,8 ml d'un mélange xylazine-kétamine (583 mg de Bayer's Rompun dissous dans 4 ml de Parke Davis Ketavet 100 mg/ml) et ont été équipés de colliers radio (Telonics, AVM Instrument Company, Télémétrie et systèmes avancés de télémétrie). Les cinq radio-colliers étaient équipés d'une activité de capteur de position de tête, ce qui a permis d'identifier si les loups se nourrissaient, se reposaient ou se déplaçaient. Les loups munis d'un collier radio ont été repérés par triangulation 2 à 5 jours par semaine en suivant les routes forestières avec un véhicule ou un vélo. En plus des emplacements quotidiens, des sessions de 2 à 9 jours (généralement 4 à 6) de suivi radio a été effectuée (584 jours au total). De mars 1994 à août 1997, nous avons cartographié les emplacements des loups sur les cartes forestières avec une grille de carrés de 533x533 m. Selon l'emplacement estimé du loup, leur position a été cartographiée comme au centre d'un carré, au milieu d'un côté

de 2 carrés adjacents, ou dans le coin entre 4 carrés adjacents. De septembre 1997 à septembre 1999, nous avons utilisé un système métrique sur les cartes topographiques et avons augmenté la précision de cartographie à 10 m. La précision des radiolocalisations était, en moyenne, de 291 et 194 m, respectivement au cours des 2 périodes d'études (Theuerkauf et Jedrzejewski 2002).

Pendant les sessions continues de radio-tracking, les localisations ont été prises à des intervalles de 30 minutes (mars 1994 décembre 1996) ou à 15 min d'intervalle (janvier 1997 septembre 1999). Les observateurs ont suivi les loups à une distance moyenne de 0,94 km (SD 0,58) et la distance entre le loup et l'observateur n'avait pas d'effet sur l'activité des loups (Theuerkauf et Jedrzejewski 2002). La taille des domaines vitaux des loups individuels et les territoires des meutes ont été calculé avec le programme Tracker (A. Angerbjörn, Radio Location Systems, Huddinge, Suède) comme Polygones Convexe Minimum avec 100, 95 et 90% des localisations (MCP100, MCP95, MCP90). Seulement les domaines vitaux asymptotiques (calculés sur la base de 165 à 2834 emplacements radio, moyenne 1170, SD 654) ont été utilisés pour l'analyse. Au total, 33 domaines vitaux saisonniers de 11 individus (la plupart des individus ont donné > 1 domaine vital saisonnier) ont été analysé. Les territoires annuels de chaque meute (11 territoires estimés pour 4 meutes sur plusieurs années) ont été analysé pour la période du 1^{er} mai au 30 Avril, c'est-à-dire tout le cycle annuel de la vie des loups depuis la naissance des louveteaux jusqu'à la prochaine saison de reproduction. Les zones cœur de domaines vitaux individuels et des territoires de meute ont été calculé avec 50 et 75% des localisations (MCP50, MCP75). Les autres aspects de comportement de l'espace spatial du loup (mouvements quotidiens, utilisation du territoire) et schéma d'activité sont présentés ailleurs (Jedrzejewski et al. 2001, Theuerkauf et al. 2003).

Les densités hivernales de cerfs élaphe, chevreuils et sangliers proviennent de recensements effectués dans l'ensemble de la partie polonaise de BPF (595 km²), où les loups étaient étudiés (détails dans Jedrzejewska et al. 1994, 1997, Kossak 1997, 1998, 1999, Okarma et al. 1997). Le nombre d'ongulés au printemps et en été a été calculé en fonction de leur densité à la fin de l'hiver, le pourcentage de femelles adultes dans la population et le nombre de juvéniles par femelle (détails dans Jedrzejewski et al. 2000). De plus, nous avons obtenu un indice d'abondance d'ongulés en documentant toutes les observations des animaux rencontrés lors de nos travaux sur le terrain à la fois pendant la journée et la nuit. Ayant enregistré le temps passé dans la forêt par observateurs, nous avons calculé les taux de rencontre des ongulés (nombre d'animaux vus par 1h passée dans la forêt par un observateur humain). Uniquement les données pour les saisons d'automne-hiver (pas de feuilles dans les forêts de feuillus) ont été prises afin que les différences de visibilité ne biaisent les résultats. Entre 1996 et 1999, un total de 4889

ongulés ont été observés pendant 8722 heures passées dans la forêt. Les données météorologiques ont été obtenues à partir d'une station située dans le village de Bialowieza, qui se trouve dans le centre de BPF.

RESULTATS

Domaines vitaux en fonction de leur âge, sexe, statut reproductif et saison

Bien que les loups vécuissent en groupes de 3 à 8 individus qui détenaient un territoire commun, les gammes utilisées par les individus d'âge et de sexe différents différaient considérablement. Dans la BPF, les facteurs les plus importants qui façonnent la taille des territoires étaient leur état de reproduction et la saison (tableau 1). Les plus petits territoires (polygones convexes minimum avec 95% des localisations) étaient ceux des femelles sub-adultes non reproductrices, en moyenne, 62 km² au printemps-été et 125 km² en automne-hiver. Les aires de répartition un peu plus grandes étaient couvertes par les femelles adultes reproductrices (73 km² au printemps-été et 191 km² pendant la saison d'hiver), et les plus grands par les femelles adultes les années où elles ne se sont pas reproduites (146 et 205 km² en saison chaude et froide, respectivement). Les données concernant les mâles sont rares mais elles suggèrent que les mâles reproducteurs adultes utilisent des gammes similaires en taille à celles utilisées par les femelles reproductrices (tableau 1). Généralement, les aires de répartition printemps-été de tous les loups une année lorsque la meute était engagée dans l'élevage de louveteaux ont couvert 38 à 50% de leur aire de répartition hivernale. En revanche, les aires de répartition printemps-été des loups les années où la reproduction a échoué ont couvert 70% de leur saison d'hiver.

Le même schéma de saisonnalité et de variation liée au sexe / âge a été observé dans les zones centrales des loups (MCP75 et MCP50, tableau 1). Il convient de noter le fait que, au printemps-été, la zone centrale (MCP50) des domaines vitaux utilisés par les femelles reproductrices adultes étaient très petit (5 km², en moyenne), et centré sur la tanière natale avec les louveteaux. En hiver, la zone centrale MCP50 était presque 10 fois plus grande (tableau 1).

Au printemps-été, le MCP75 (équivalant à 75% du temps passé par les loups) embrassait 32 à 42% de l'ensemble du domaine vital utilisé par les loups au cours de cette saison, et le MCP50 ne couvrait que 2 à 13% des domaines vitaux au cours de cette saison. En automne-hiver, les loups utilisaient leur territoire plus largement ; MCP75 couvrait 42 à 52% des plages saisonnières des loups et le MCP50 était de 16 à 28% (Tableau 1).

Dans 6 cas (5 saisons automne-hiver et une printemps-été) nous avons estimé les domaines vitaux utilisés par 2 loups qui appartenaient au même pack et étaient suivis par radio au cours de la même saison. Leurs gammes de territoire (MCP95) se chevauchait de 72 à 100% (moyenne 91%, SE 3).

Tableau 1. Variation saisonnière de la taille du domaine vital liée à l'âge et au sexe. Printemps été (1^{er} mai-30 septembre), automne-hiver (1^{er} octobre-30 avril). Nombre de domaines vitaux analysés dans chaque groupe : 8 et 8 femelles reproductrices adultes (domaine vital printemps-été et automne-hiver, respectivement), 3 et 4 femelles adultes non reproductrices, 2 et 4 femelles subadultes, 1 et 2 de mâles reproducteurs adultes et 1 d'un mâle subadulte (automne-hiver). Différences statistiques entre les saisons et parmi les groupes de sexe / âge des loups testés par une ANOVA Kruskal-Wallis pour MCP95 ($H=20.6$, $DF = 8$, $p = 0.008$), MCP75 ($H = 22.7$, $DF = 8$, $p = 0.004$) et MCP50 ($H = 26.0$, $DF = 8$, $p = 0.001$), puis dans chaque MCP, l'estimation de tests par paire entre les groupes ont été effectués avec le test U de Mann-Whitney. Deux groupes marqués des mêmes lettres (par exemple, a) diffèrent significativement (p de 0,001 à 0,04).

Age and sex of wolves	Individual home range in km ² , mean \pm SE (range)	
	Spring-summer	Autumn-winter
	Minimum convex polygons 95%	
Adult breeding females	73 \pm 10 (38–129) ^{a,b}	191 \pm 25 (102–283) ^a
Adult non-breeding females	146 \pm 17 (119–178) ^b	205 \pm 44 (112–302)
Subadult females	62 \pm 12 (50–75)	125 \pm 21 (68–158)
Adult breeding males	82	197 \pm 9 (188–207)
Subadult male	–	207
	Minimum convex polygon 75%	
Adult breeding females	24 \pm 7 (4–71) ^c	96 \pm 13 (53–149) ^c
Adult non-breeding females	50 \pm 9 (35–67)	107 \pm 27 (71–181)
Subadult females	26 \pm 3 (23–29)	53 \pm 7 (32–63)
Adult breeding males	19	100 \pm 5 (95–105)
Subadult male	–	82
	Minimum convex polygon 50%	
Adult breeding females	5 \pm 1 (1–13) ^{d,e}	49 \pm 9 (30–103) ^{d,f}
Adult non-breeding females	18 \pm 3 (15–21) ^e	58 \pm 26 (22–134)
Subadult females	8 \pm 5 (3–14)	23 \pm 4 (14–33) ^f
Adult breeding males	2	31 \pm 2 (29–34)
Subadult male	–	23

Les territoires des meutes de loups varient en taille et structure spatiale

Nous avons analysé 11 territoires annuels de 4 meutes habitant la BPF entre 1995 et 1999 (Fig.1, tableau 2). La taille moyenne des polygones convexes minimum avec toutes les localisations (100%) était de 250 km² (gamme 162 à 350 km², tableau 2) mais, en moyenne, 12% de cette superficie était constituée de clairières, de terres agricoles et de villages humains, qui été utilisé par les loups (Fig. 1). Après avoir exclu ces zones, le MCP100 **ajusté** était en moyenne de 219 km² (gamme 137 à 323 km²). Les territoires étaient inégalement utilisés, avec peu d'utilisation des parties périphériques et une utilisation assez intensive de petites zones centrales ; 90% des localisations radio ont été trouvé dans 74% de l'ensemble du territoire (161 km², en moyenne), et 75% des implantations sur 42% du territoire (92 km²). Dans 50% des cas (c.-à-d. MCP50), les loups étaient localisés dans une petite zone centrale de 35 km² (portée 14 à 78 km²), soit 16% de l'ensemble du territoire. Aussi la méthode de collecte des données reflète le temps les

passé dans chaque partie de leur territoire, on peut dire que les loups passaient la moitié de leur temps quotidien sur des superficie de 35 km², et l'autre moitié sur une zone extérieure beaucoup plus grande (en moyenne 184 km²; tableau 2).

Table 3. Percentage overlaps of annual territories of the neighbouring wolf packs in BPF. Non-related packs: n=22 pack-years, related packs: n=2 pack-years (Lešna I and II, Fig. 1).

Territory estimate	Percentage overlap of the neighbouring territories, mean \pm SE (range)	
	Non-related packs	Related packs
MCP100	11 \pm 2 (0–26)	62 (61–63)
MCP95	7 \pm 2 (0–35)	49 (46–51)
MCP90	3 \pm 1 (0–28)	44 (42–47)
MCP75	0	37 (36–39)
MCP50	0	3 (3–4)

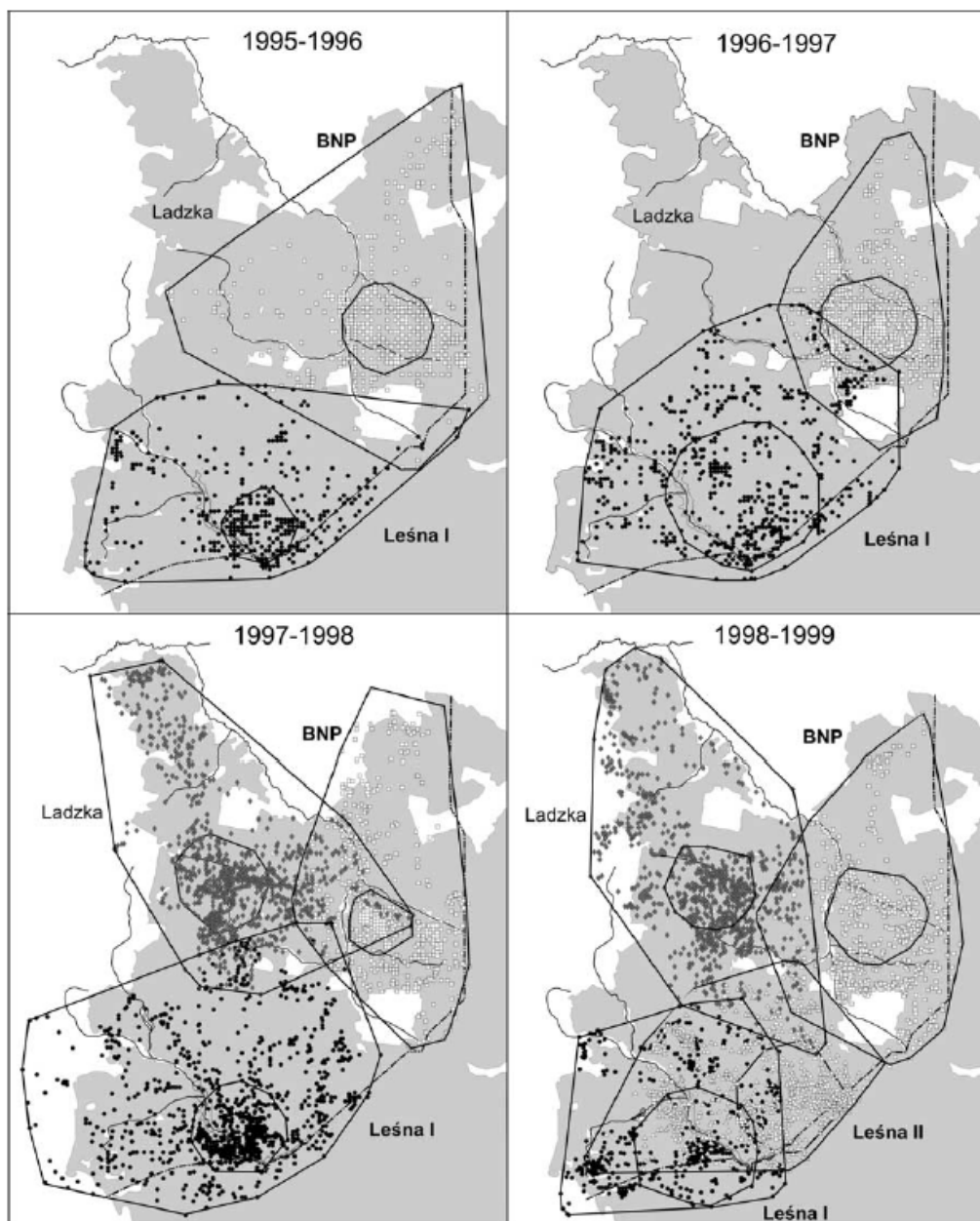


Fig. 1. Territoires annuels de 2 à 4 meutes de loups habitant la partie polonaise de la forêt vierge de Bialowieza. Les points sont suivis par radio collectés sur les périodes annuelles (1^{er} mai/30 avril). Les polygones sont des polygones convexes minimum avec 100 et 50% des emplacements. La meute Ladzka n'a pas été suivi par radio avant octobre 1997, mais a été suivi par le suivi dans la neige. L'hiver 1997/98, la meute Lesna divisé en deux meutes (Lesna I et II). La zone ombrée indique les forêts. Echelle : panneau inférieur droit = 32 x 41 km.

Dans 24 cas, nous avons estimé le chevauchement des territoires des **meutes voisines**. Deux meutes étaient étroitement liées génétiquement, tandis que pour toutes les autres, les territoires voisins appartenait à des groupes indépendants (détails dans Jedrzejewski et al. 2005). **Avec les meutes non liées, le pourcentage de chevauchement était en moyenne de 11% MCP100, a baissé à 3% dans MCP90 et 0 dans MCP75 (tableau 3). Les territoires de meutes étroitement liées, au cours de la première année après leur rupture, se chevauchaient à 62% (MCP100).** Cependant, le **chevauchement** des territoires (MCP50) n'était que de 3% (tableau 3).

La taille moyenne des meutes était de 4,6 loups en hiver (rang 3 à 7) et 6 loups en été (rang 4 à 8). La densité hivernale

moyenne des loups pendant la période d'étude était de 2,6 individus/100 km² (tableau 2). La densité en hiver des ongulés (données disponibles pendant 3 ans 1995 à 1999) varie de 6,2 à 10,1 individus/km² (moyenne 8,5) ; 41% des ongulés étaient des cerfs rouges, 34% des sangliers et 25% des chevreuils (tableau 2). Les élans et les bisons d'Europe étaient présent à des densités très faibles et n'ont pas été inclus ici, car ils n'ont constitué des proies que très rarement (Jedrzejewski et al. 1992, 2000). En hiver, le territoire moyen des loups dans BPF comprenait 756 cerfs, 626 sangliers et 454 chevreuils, pour un total de 1836 ongulés. Les rapports prédateur-proie étaient de 165 cerfs, 136 sangliers et 99 chevreuils par loup **(au total 400 ongulés / loup)** à la fin de l'hiver.

Nous avons vérifié si la variation de la taille du territoire était affectée par l'abondance des ongulés et le nombre de loups dans la meute. L'abondance des ongulés a quelque peu changé d'une année à l'autre et a varié dans BPF (Jedrzejewska et al. 1994). Nous avons appliqué le taux de rencontre d'ongulés par des observateurs humains (nombre d'animaux vus par heure passée dans la forêt) comme indice d'abondance des ongulés pour chaque année et chaque territoire. Les taux de rencontre des ongulés, disponible pour 9 territoires annuels, variant de 0,201 à 1,776 animaux vus par heure (moyenne 0,585), ce qui est équivalent à 4,8-42,6 (en moyenne 14) ongulés rencontrés par jour.

La taille des territoires annuels des loups suivait une corrélation négative avec le taux de rencontre des ongulés et la relation était linéaire lorsque les variables étaient transformées en log (Fig.2). La taille du territoire (de MCP100 à MCP50) a diminué avec l'augmentation de la rencontre quotidienne moyenne des taux d'ongulés (indice cumulé du cerf élaphe, sanglier et chevreuil ; R^2 de 0,44 à 0,80, $n = 9$, $p =$ de 0,05 à 0,001). Bien que le cerf rouge soit une proie dominante des loups (Jedrzejewski et al. 1992, 2000), il n'y avait pas de corrélation significative avec le cerf élaphe seul. À l'échelle de la population locale, la taille de la meute n'avait pas d'effet sur la taille du territoire ($p > 0,5$).

Facteurs affectant la taille du territoire des meutes de loups de la Région Holarctique

La revue de la littérature a fourni des informations sur la taille des territoires (MCP95) de 11 localités en Amérique du Nord et 3 localités en Europe. Pour la plupart des données, les estimations de la densité des proies (recalculées par nous en biomasse de proies) et la taille des meutes était également disponible (annexe 2). De 42 à 66°N, les territoires de meutes sédentaires ont varié de 78 à 4312 km² (moyenne 701, SE 69). La biomasse des proies (ongulés) variait entre 63 et 634 kg/km² (moyenne 231, SE 18). La taille des meutes variait de 2 à 19 individus (moyenne 6,8, SE 0,4).

Le critère d'information d'Akaike a montré que le meilleur modèle (poids d'Akaike $vi / 0,971$) a expliqué 77% des variations de la taille du territoire et a inclus 2 variables (Tableau 4) ; les territoires augmentaient avec la latitude (du sud au nord) et diminuaient avec l'abondance croissante de biomasse en proies ($R^2 = 0,77$, $n = 114$, $p < 0,0001$). La corrélation semi-partielle au carré (Tabachnick et Fidell 2001) a indiqué que la contribution de la latitude ($sr^2 = 0,522$) était beaucoup plus

forte que celle de l'abondance des proies ($sr^2 = 0,074$). La biomasse des proies a généralement diminué vers le nord, mais la relation était faible ; la latitude explique seulement 8% de la variation observée de la biomasse des proies ($R^2 = 0,083$, $n = 116$, $p < 0,002$). Cela résulte du fait qu'aux hautes latitudes ($> 60^\circ N$), la biomasse des proies était toujours faible (63 à 203 kg/km²), alors qu'aux latitudes sud ($< 55^\circ N$), elle était variable, d'aussi bas que celle du nord à très haute (63 à 634 kg/km²). Ainsi, l'effet de la latitude sur la taille du territoire des loups n'a pas résulté d'une corrélation mutuelle de latitude et de biomasse proie, mais ces 2 variables ont eu des effets forts au moins en partie indépendamment les uns des autres. Ainsi, nous avons séparément présenté les effets de chacun d'eux sur la taille du territoire (c.-à-d. relation de x sur y), tout en maintenant la seconde variable indépendante (z) constante à sa valeur moyenne (Fig.3). Fait intéressant, bien que les données européennes ont été caractérisées par une plus grande abondance de proies et de plus petits groupes de loups, ils s'adaptaient très bien à la même relation biogéographique que les données d'Amérique du Nord.

La taille de la meute de loups était plus grande vers le nord et était corrélée positivement avec la taille du territoire ($R=0,598$, $n=102$, $p<0,0005$). Cependant, le test de régression multiple des modèles avec AIC, ont montré que la taille de la meute n'était pas importante pour expliquer la variation à grande échelle de la taille du territoire (tableau 4). L'augmentation de la taille de meute vers le nord n'a pas suivi le rythme de l'élargissement des territoires, de telle sorte que la densité intra-territoriale des loups a diminué de 2,5 à 3 loups/100 km² à 40-45°N à 0,7 loups/100 km² à 60°N.

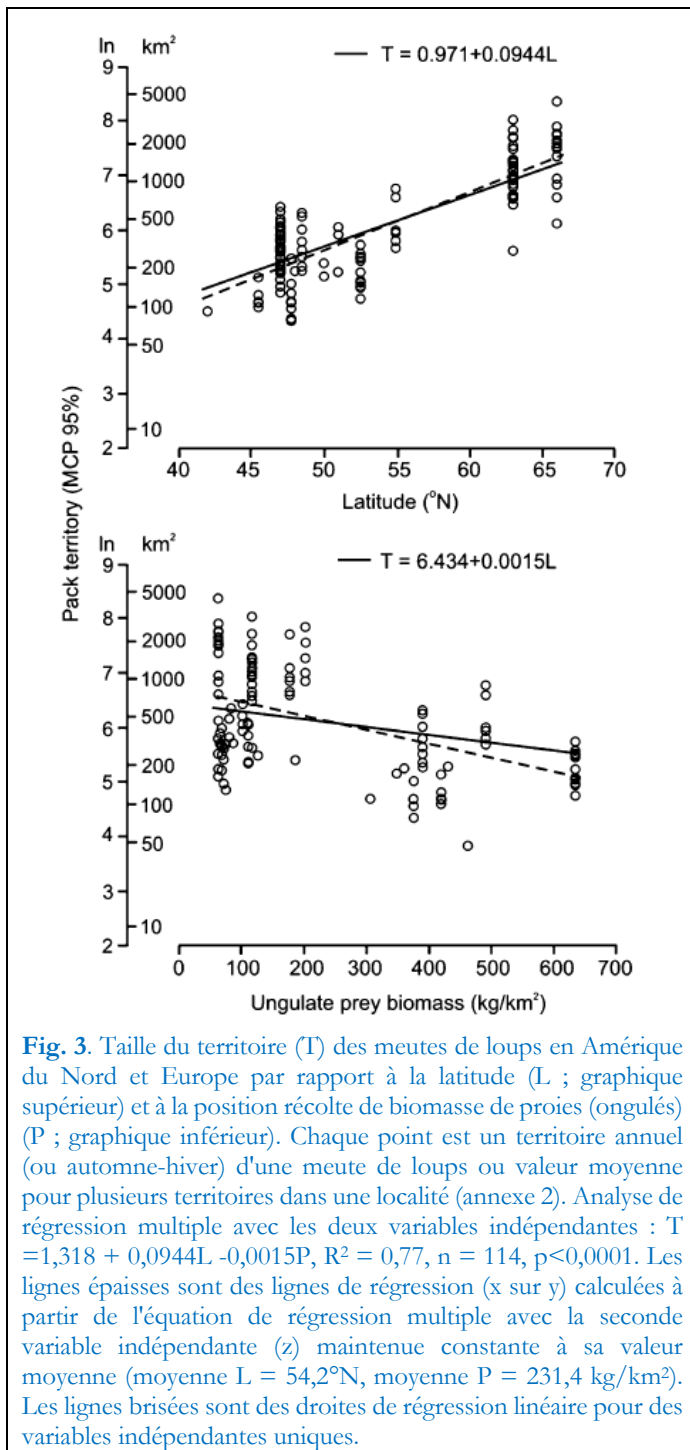
Les études documentées en Amérique du Nord et en Europe qui montrent que les territoires d'été sont généralement environ la moitié de la taille de leurs territoires d'hiver, bien que dans l'extrême nord, où les loups suivent le caribou migrateur, les aires de répartition estivales peuvent couvrir seulement 3 à 4% des zones hivernales (tableau 5). En revanche, dans les populations méridionales, où les territoires sont plutôt petits (environ 100 km²), leur variation est plus petite. Enfin, il convient de noter que ces données montrent une grande variation de la taille de territoire des loups à échelles locales. Dans une localité et dans des conditions similaires d'abondance de proies, la taille du territoire des loups peut varier de 2 à 10 fois (voir la plage de points y pour le même ou à proximité des points x sur la figure 3).

Table 5. Summer and winter home ranges of wolves in relation to latitude. Minutes in latitude are shown in a decimal system. F-females, M-males.

Latitude	Region	Mean home range size (\pm SE), km ²		Source
		Summer	Winter	
47.75°N	Minnesota, USA	110	116	Fuller (1989)
52.75°N	E Poland	95 \pm 13	196 \pm 21	This study
54.92°N	NW Alberta, Canada	263 \pm 52	502 \pm 97	Bjorge & Gunson (1983)
63°N	NW Alaska, USA	622 \pm 149 ^a	1372 \pm 181 ^a	Ballard et al. (1997)
	"	1406 \pm 418 ^b	3056 \pm 630 ^b	Ballard et al. (1998)
64.45°N	Northwest Territories, Canada	1130 \pm 251 F 2022 \pm 659 M	37360 \pm 7290 F 45543 \pm 17968 M	Walton et al. (2001)

^aData from traditional radio-tracking.

^bData from satellite telemetry in the same population.



DISCUSSION

Le comportement territorial est l'expression de la concurrence pour l'espace et pour les ressources, comme la population de proies, qui sont liés à l'espace (Gordon 1997). Dans notre étude, nous avons examiné la taille de territoire des loups à 2 échelles spatiales : locale (BPF) et biogéographique (Holarctique). Nous avons constaté que le niveau intrinsèque (social) et extrinsèque (abondance proie et latitude) ont joué un rôle dans la détermination de la taille du territoire des loups. La variation saisonnière (plus petit en été qu'en hiver) a été causée par le fait qu'au printemps, les meutes de loups sont liées à une tanière avec les louveteaux, et la mobilité ultérieure de la meute est limitée par l'incapacité des louveteaux à voyager sur de longues distances.

Deux études récentes ont analysé la relation entre la taille et la latitude des territoires des loups (Mech et Boitani 2003) et la biomasse des proies (Fuller et al. 2003) pour les loups d'Amérique du Nord Fuller et al. (2003) ont démontré que les territoires des loups ont diminué avec l'augmentation de l'indice de biomasse proie. Mech et Boitani (2003) ont trouvé un fort gradient latitudinal de territoires de loups croissants vers le Nord. Bien que les 2 facteurs aient été analysés séparément, Mech et Boitani (2003) ont proposé que le gradient latitudinal reflétait une baisse de l'abondance des proies.

Notre étude a montré que l'abondance des proies était un facteur important, déterminant la taille des territoires des loups, à la fois localement et à grande échelle géographique. Une relation similaire entre la taille du territoire des loups et les densités correspondantes de cerfs dans une population locale était documentée par Wydeven et al. (1995) dans le Wisconsin, aux Etats-Unis. A l'échelle biogéographique, les territoires des loups ont augmenté de façon exponentielle avec le déclin de la biomasse des proies. En effet, dans des conditions de rareté critique et de dispersions des ongulés (comme le caribou migrateur dans le nord-ouest du Canada), les loups sont également devenus migrants, et sauf pendant la période d'élevage des louveteaux en été, ils ont erré sur une superficie allant jusqu'à 100 000 km² (Walton et al. 2001). D'autre part, dans des conditions de forte abondance d'ongulés, les loups n'ont pas réduit leurs territoires en dessous d'une certaine valeur asymptotique (environ 80 à 100 km²), même si le nombre de proies continue de croître. Tel qu'un territoire exclusif minimal est probablement une condition préalable pour une reproduction réussie et peut être déterminé par des facteurs sociaux intrinsèques. La nécessité de tenir un territoire exclusif pendant l'élevage des petits a été illustré par les 2 meutes génétiquement apparentées dans la BPF, qui ont été entièrement séparés les uns des autres uniquement dans les zones centrales autour des tanières de reproduction (Jedrzejewski et al. 2004, 2005). Par conséquent, nous proposons que des tailles minimales de territoires à forte abondance de proies sont déterminés par des facteurs sociaux, alors que la baisse d'abondance de proies, les facteurs extrinsèques deviennent plus importants.

Fait intéressant, la latitude en plus d'exprimer un aspect évident de la productivité variable de l'écosystème dans le gradient sud-nord a exercé un impact supplémentaire sur l'utilisation de l'espace par les loups, plus influent que l'abondance des proies. Sur la base de l'analyse de régression multiple (Fig. 3), nous pouvons prédire qu'à une certaine biomasse d'ongulés (par exemple 100 kg/km²), les territoires de loups couvriraient, en moyenne, 140 km² à 40°N, 370 km² à 50°N et 950 km² à 60°N. En effet, la latitude, et non la biomasse des proies, était le meilleur prédicteur de la taille du territoire. Dans nos analyses, nous avons utilisé la biomasse des ongulés. Pourtant, pour les loups, la productivité des populations de proies (c'est-à-dire la production annuelle de jeunes) peut être essentiel, et ce paramètre peut varier également avec la latitude. Carbone et Gittleman (2002) ont postulé que les populations de prédateurs sont soutenues par les taux de productivité des populations de proies plutôt que par la biomasse des proies. Fuller et al. (2003) suggère que la

biomasse des **proies vulnérables** (plutôt que le nombre de toutes les espèces de proies potentielles) peut constituer le facteur principal, auquel les loups répondent. Mech et al. (1998) et Jedrzejewski et al. (2002) ont démontré que la **vulnérabilité des proies** augmentait avec la couverture neigeuse, et liait la disponibilité des proies aux facteurs abiotique environnementaux. L'effet de la latitude peut également inclure le fait que la même biomasse d'ongulés comprendrait beaucoup moins d'individus dans les régions plus septentrionales (avec orignal comme espèce dominante) que dans les régions du sud (cerfs, sangliers), donc dans le nord, les loups **devront peut-être voyager plus longuement pour trouver des individus vulnérables**.

Une augmentation latitudinale de la taille de la meute peut en partie résulter de perturbations humaines plus faible dans certaines parties du nord du Canada et de l'Alaska que dans le sud, régions les plus peuplées. Une relation inverse entre taille de la meute de loups et niveau de persécution humaine a été signalé en Europe (Okarma et al. 1998). Cela ne peut cependant pas être une explication suffisante sur la variation géographique observée. Jedrzejewski et al. (2002) ont proposé que la taille maximale de la meute est déterminée par la taille des espèces de proies dominantes telles que tous les membres du pack peuvent satisfaire leurs exigences de nourriture quotidienne avec une seule mise à mort, si consommé immédiatement. Les espèces de proies de taille moyenne et de petite taille genres *Odocoileus* en Amérique du Nord, et *Cervus* et *Capreolus* en Europe) qui se produisent dans les latitudes sud pour soutenir des meutes plus petites que l'orignal, une grande proie dominante des loups dans les

latitudes nordiques. En effet, les données examinées par Fuller et al. (2003) ont indiqué que la taille maximale des meutes chez les loups chassant principalement sur *Odocoileus* sp. était en moyenne de 11 individus (n = 9 populations), les wapitis (*C. elaphus*) de 16 loups (n = 3 populations), et la taille maximale des meutes des loups chassant l'orignal comptaient en moyenne 17 individus (n = 14 populations).

En conclusion, nos analyses ont révélé des similitudes concernant le rôle des ressources proies dans la territorialité des loups aux différentes échelles spatiales. Nous avons montré que les analyses à l'échelle locale aident à identifier les variables qui affectent la population animale à l'échelle biogéographique. De plus, une approche macroécologique a révélé les facteurs supplémentaires affectant la taille du territoire des loups qui étaient non prévisible à partir de la connaissance de la population locale. Comme la structure spatiale de la population de loups change le long d'un gradient de productivité déterminé par la température, le rôle de la prédation du loup dans la limitation des populations d'ongulés peut également varier avec la latitude. L'observation à grande échelle des données sur l'abondance des loups devraient en outre être utilisées pour générer des hypothèses sur les modèles macroécologiques de prédation du loup sur les ongulés. De plus, nos résultats soulignent que la compréhension multi-échelle de l'écologie est indispensable pour d'autres carnivores, un groupe qui comprend de nombreuses espèces rares et en voie de disparition.