

## Dispersion des loups dans les montagnes Rocheuses de l'ouest des USA : 1993-2008

The Journal of Wildlife Management 81(4):581–592; 2017; DOI: 10.1002/jwmg.21238

*Featured Article*

### Wolf Dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008



MICHAEL D. JIMENEZ,<sup>1</sup> *U.S. Fish and Wildlife Service, P.O. Box 8135, Missoula, MT 59807, USA*

EDWARD E. BANGS, *U.S. Fish and Wildlife Service, 585 Shepard Way, Helena, MT 59601, USA*

DIANE K. BOYD,<sup>2</sup> *Wildlife Biology Program, Forestry 311C, College of Forestry and Conservation, 32 Campus Drive, Missoula, MT 59812, USA*

DOUGLAS W. SMITH, *National Park Service, Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA*

SCOTT A. BECKER, *Washington Department of Fish and Wildlife, 3860 Chelan Hwy N., Wenatchee, WA 98801, USA*

DAVID E. AUSBAND, *Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Natural Science Room 205, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*

SUSANNAH P. WOODRUFF, *University of Idaho, 875 Perimeter Drive, Moscow, ID 83844, USA*

ELIZABETH H. BRADLEY, *Montana Fish, Wildlife and Parks, 3201 Spurgin Road, Missoula, MT 59804, USA*

JIM HOLYAN, *Nez Perce Tribe Wolf Recovery Program, P.O. Box 1922, McCall, ID 83638, USA*

KENT LAUDON, *Montana Fish, Wildlife and Parks, 490 North Meridian Road, Kalispell, MT 59901, USA*

#### ZONE D'ÉTUDE

Notre zone d'étude comprenait environ 373 000 km<sup>2</sup>, au nord des montagnes rocheuses (NRM), dans 7 États des États-Unis et 2 provinces Canadiennes (figure 1).

La population de loups a augmenté de seulement 55 loups en 1993 à plus de 1 655 loups en 2008 (USFWS et al., 2011).

Dans l'ensemble, la population de loups dans les NRM avait un taux de mortalité annuel de 26%, mais les taux de mortalité des disperseurs étaient plus élevés (40% / an) que ceux des loups résidents (Smith et al., 2010). Les humains ont causé plus de 80% des cas de mortalité et ont été le principal facteur déterminant la distribution et la densité dans la plupart de NRM (Boyd et Pletscher 1999, Bangs et al., 2009, Murray et al., 2010).

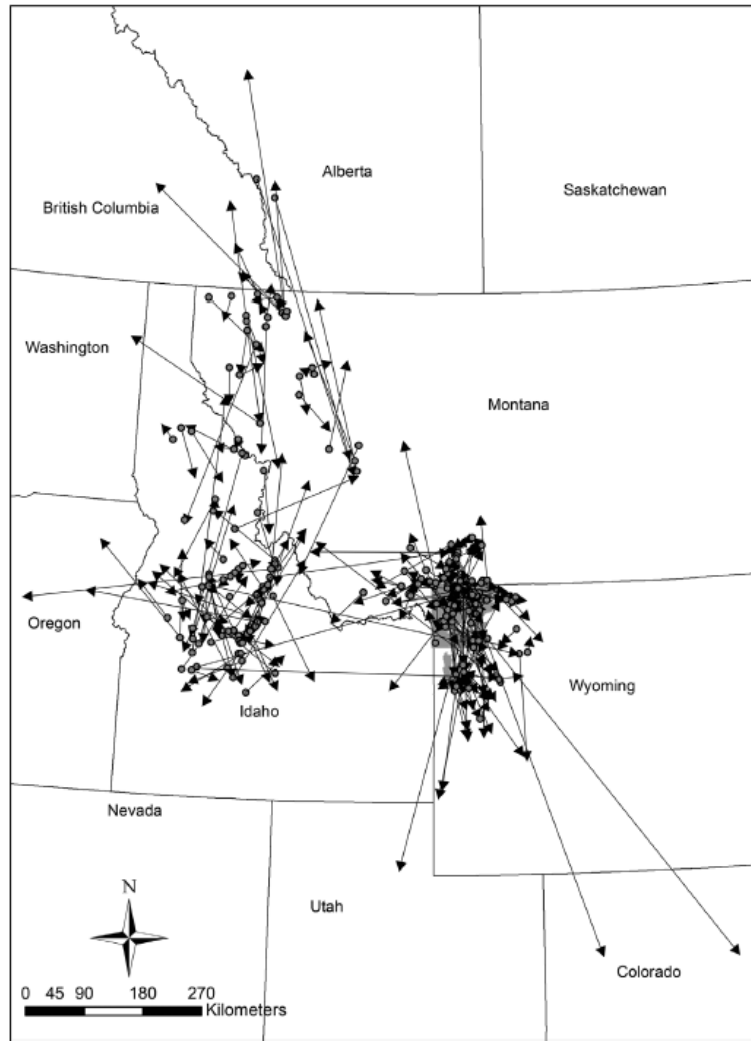
#### RESULTATS

1681 loups capturés et équipés de collier GPS entre 1993 et 2008. Sex-ratio : 858 ♂ (51%) et 823 femelles (49%). Estimation de l'âge à la capture de 1 536 loups : 599 adultes (39%), 345 yearlings (22%), et 592 louveteaux (39%). 297 cas documentés de dispersions d'individus solitaires (figure 1).

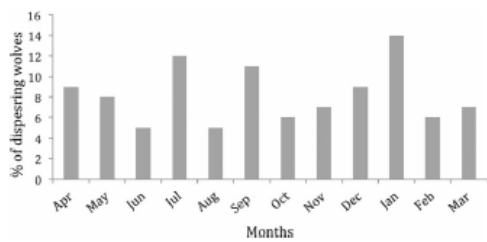
Le sex-ratio pour 297 dispersions enregistrées (169 M, 128 F) favorise les ♂. Nous avons estimé l'âge à la dispersion pour 265 loups. Cinquante-neuf pour cent des disperseurs étaient des adultes (n=156) et 37% des yearlings (n=99). Seulement 4% étaient des louveteaux (n=10; 5M, 5 F). La dispersion des louveteaux était inférieure aux prévisions en fonction de la proportion de loups porteurs de collier, aussi nous avons exclu les louveteaux des analyses.

L'âge moyen des disperseurs ♂ était de 32,8 ± 19,1 mois (9 à 103 mois) et n'était pas significativement différent de l'âge moyen des disperseurs ♀ : 32,1 ± 19,0 mois (8 à 112). ± 3 ans.

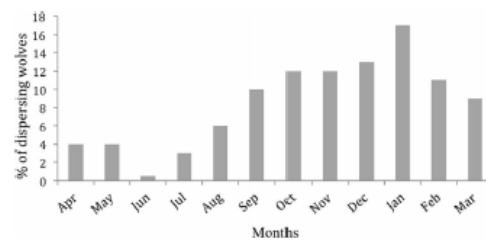
A l'extérieur du parc national de Yellowstone, les dispersions ont commencé tous les mois et ont atteint leur maximum en janvier, Juillet et septembre (figure 2). Trente-trois pour cent (n= 42) de toutes les dispersions à l'extérieur du parc national de Yellowstone ont eu lieu entre octobre et février. Les dispersions ont débuté tous les mois dans le parc national de Yellowstone, mais ont atteint leur maximum à la fin de l'automne et au début de l'hiver (figure 3). Cinquante-sept pour cent (n = 64) de toutes les dispersions dans le parc national de Yellowstone ont eu lieu entre octobre et février.



**Figure 1.** The study area in the northern Rocky Mountains, USA and Canada included 2 countries, 7 states, and 2 provinces. We documented 297 dispersals of radio-collared wolves in the northern Rocky Mountain recovery area from 1993 to 2008. Each vector represents a start and end point of an individual dispersal.



**Figure 2.** Wolf dispersal by month in Montana, Idaho, and Wyoming, USA, 1993–2008 ( $n = 128$ ).



**Figure 3.** Wolf dispersal by month in the Yellowstone National Park, USA, 1993–2008 ( $n = 113$ ).

Pour les dispersions avec des dates de début et de fin connues (n=182), la durée moyenne des dispersions au cours de notre étude était de  $5,5 \pm 6,8$  mois (range=1 jour-26 mois).

La distance moyenne de dispersion pour les ♂ était de  $98,1 \pm 99,9$  km (n=160) et n'était pas significativement différent de la distance moyenne de dispersion des ♀ qui était de  $87,7 \pm 101,9$  km (n=121), (figure 4). La distance moyenne de dispersion était plus longue pour les yearlings (120,1 km) que pour les adultes (69,8 km) (figure 5).

Sont inclus dans notre analyse 3 cas de dispersions à longue distance dans l'Oregon, 2 dans le Colorado, 1 dans l'Utah, 1 dans Washington (USA), 4 en Colombie Britannique, et 2 en Alberta (Canada). Nous avons enregistré 2 cas de dispersions de l'Alberta au Montana. Dix loups (3,4%) se sont dispersés à des distances > 300 km (figures 4 et 5).

La distance moyenne de dispersion a diminué au cours de l'étude.

|                  | Durée moyenne pour <b>former</b><br>une nouvelle meute | Durée moyenne pour <b>rejoindre</b> une<br>meute existante |
|------------------|--|--|
| <b>yearlings</b> | 3,9 mois   | 7 mois   |
| <b>adultes</b>   | 5,7 mois   | 4,9 mois   |

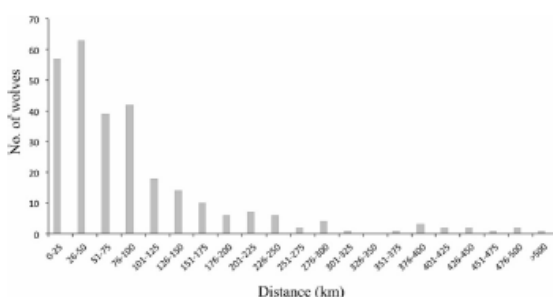
*Pas de différence significative*

|   | Durée moyenne pour <b>former</b><br>une nouvelle meute | Durée moyenne pour <b>rejoindre</b> une<br>meute existante |
|---|--|--|
| ♂ | 5 mois   | 6,1 mois   |
| ♀ | 5,2 mois   | 6,8 mois   |

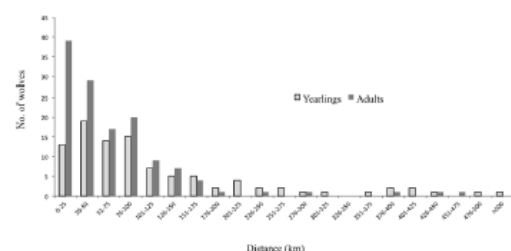
*Pas de différence significative*

| Distance moyenne de dispersion | km                  |
|--------------------------------|---------------------|
| ♂                              | $98,1 \pm 99,9$ km  |
| ♀                              | $87,7 \pm 101,9$ km |
| Yearlings                      | 120 km              |
| Adultes                        | 69,8 km             |

*Distances moyennes de dispersion*



**Figure 4.** Dispersal distance of wolves (n=281) in the northern Rocky Mountains, USA, 1993–2008. Dispersal distance for males (98.1 km, n=160) was not significantly different from females (87.7 km, n=121).



**Figure 5.** Mean dispersal distance of yearling wolves (120.1 km, n=98) was significantly greater than for adults (69.8 km, n=131) in the northern Rocky Mountains, USA, 1993–2008.

Les loups ont dispersés dans toutes les directions. Les résultats montrent qu'il n'y avait pas de direction de dispersion préférée.

La taille moyenne des meutes pour les yearlings en dispersion (10,5) et les adultes (9,7) et pour les ♂ en dispersion (10,2) et les ♀ (9,7) n'était pas significativement

différente. Les jeunes ♂ ont dispersés à partir d'une taille moyenne de meute de  $11,2 \pm 6,9$  et les ♀ d'un an ont dispersés à partir d'une taille moyenne de meute similaire de  $9,7 \pm 4,5$ . La taille moyenne des meutes des ♂ adultes était de  $9,6 \pm 5,1$ , ce qui n'était pas significativement différent de la taille moyenne des meutes de  $9,9 \pm 5,8$  pour les ♀ adultes.

Les ♂ adultes (n =94) se dispersaient à un taux plus élevé que les ♀ adultes (n =62) mais les ♂ (n=54) et les ♀ (n=45) d'un an se dispersaient à des taux égaux. Le taux global de dispersion des loups dans les NRM était de 10%. Le meilleur modèle pour prédire les taux annuels de dispersion des loups contenait des variables liées à la population natale de loup. Les prédicteurs dominants des taux de dispersion étaient la densité de la meute dans la population natale de l'animal (P <0,001) et si le loup faisait partie de la population du parc national de Yellowstone (P <0,001). Les taux de dispersion ont diminué à mesure que la densité de meutes environnantes augmentait. Nous avons estimé que le taux de dispersion diminuait de 4% (IC 95% 3 à 5) pour chaque augmentation de 1 unité (c.-à-d., de meute) meute/1000 km<sup>2</sup>.

L'âge a également eu un effet négatif sur la dispersion, bien qu'il ne soit pas dans le meilleur modèle (P=0,04) et que son effet n'ait pas été aussi puissant que d'autres variables influentes. Le taux de dispersion était de 11% (IC 95% 10-13%) plus élevé pour les animaux provenant du parc national de Yellowstone. Même si la taille des meutes dans lesquelles la dispersion s'est produite était plus grande que la taille globale moyenne annuelle des meutes des NRM, la taille de la meute n'était pas dans notre modèle le plus supporté pour le taux de dispersion.

Sur les 166 loups disperseurs qui ont survécu à la dispersion, 97 (58%) d'entre eux se sont couplés avec un autre loup dispersant pour former une nouvelle meute et 69 (42%) ont rejoint une meute existante. Il n'y avait pas de différence entre la fréquence des ♂ (n=95) formant une nouvelle meute (n=42) ou joignant une meute existante (n=53). Cependant, les ♂ ont rejoint une meute plus souvent que les ♀ et la dispersion s'est terminée le plus souvent en janvier et en février.

Les ♀ (n=71) ont formé une nouvelle meute (n=55) ou se sont jointes à une meute (n=16) plus fréquemment en janvier, mars et mai. Plus de ♀ ont formé une nouvelle meute que rejoint une meute existante. Dix-sept mâles (28%) et 54 femelles (42%) sont devenus des reproducteurs.

Notre modèle global de prévision d'une dispersion réussie a été le plus favorable, bien que nous ne puissions pas ignorer sans équivoque notre modèle basé uniquement sur les caractéristiques individuelles (Tableau 5). Au fur et à mesure que la densité des meutes augmentait, les probabilités d'une dispersion réussie diminuaient de 10% pour chaque augmentation d'une unité (c'est-à-dire 1 meute de loups/1000 km<sup>2</sup>) de la densité des meutes. De plus, les probabilités d'une dispersion réussie étaient > 11 fois plus élevées chez les loups qui ont formé une meute que chez ceux qui ont rejoint une meute existante, étant donné que les autres variables du modèle sont demeurées constantes (tableau 6). Le sexe, la date de début, la taille de la meute, la distance de dispersion et la direction n'étaient pas des variables influentes pour savoir si un loup s'était dispersé avec succès. Le coefficient de survie dans la population natale, bien que négatif, n'a pas eu d'influence statistiquement significative sur les chances de succès de la dispersion.

## DISCUSSION

La dispersion des loups dans notre zone d'étude s'est produite tout au long de l'année, mais a augmenté graduellement à l'automne et a atteint un sommet au début de l'hiver avant la saison de reproduction. Les loups disperseurs ont suivi ce modèle plus régulièrement dans le parc national de Yellowstone que dans le reste des NRM. Nous avons attribué cette différence à la régulation naturelle de la population de loups du parc national de Yellowstone et à des niveaux plus élevés de mortalité anthropique dans le reste des NRM. Le contrôle de l'Agence et les prises illégales à l'extérieur des parcs nationaux peuvent perturber la structure des meutes et entraîner la dispersion des membres restants. Nos valeurs pour la durée de la dispersion étaient probablement surestimées parce qu'elles reposaient sur la détection précise du moment où le loup dispersant quittait la meute, et quand il arrivait et s'installait dans une nouvelle zone. Compte tenu de la fréquence des localisations (mensuelle), notre capacité à vérifier ces données était grossière.

Nos données de dispersion ne décrivaient pas les routes des loups. Par conséquent, nous avons fait des hypothèses pour la direction de dispersion basée sur la fin des dispersions. Nos données étaient insuffisantes pour identifier les obstacles spécifiques du paysage susceptibles d'empêcher la dispersion. Nous avons prédit que la topographie des montagnes Rocheuses influencerait la dispersion des loups des NRM. Cependant, nos données indiquent que les loups dans cette étude ne se sont pas dispersés dans une direction préférée, avec des événements de dispersion dans presque toutes les directions (circulaire range=351). En revanche, Boyd et al. (1995) ont conclu que la dispersion dans le parc national des Glaciers, aux États-Unis, et à Banff National Park, au Canada, a été influencé par les montagnes et les vallées orientées nord-sud. Les loups avaient tendance à se disperser au nord du Parc national des Glaciers ou vers le sud-est de Banff national Parc vers des populations de loups établies. Phillips et al. (2003) ont documenté des dispersions de loups au sud et à l'ouest dans des zones avec moins de loups, et des habitats vacants, mais des proies abondantes. Bien que nos données ne permettent pas à une fine échelle, l'évaluation de la direction de dispersion initiale, nous proposons que la nature des données de cette étude (c.-à-d., la récupération de la population de loups, des territoires disponibles abondants en début de recolonisation, avec des proies abondantes), concernant un large éventail de directions est une représentation précise de la dispersion des loups dans les NRM.

Nos méthodes ont sous-estimé la distance réelle et les zones traversées, car nous avons calculé des distances en ligne droite entre les points de départ et d'arrivée. Par exemple, un yearling équipé d'un collier dans le Montana s'est dispersé en septembre 2008 puis est mort au Colorado en mars 2009. Sa distance de dispersion en ligne droite était d'environ 650 km, mais les données de localisation GPS indiquaient qu'il avait parcouru plus de 4 750 km à travers le Montana, le Wyoming, l'Idaho, l'Utah et le Colorado (L. Rich

et M. Mitchell, Université du Montana, communication personnelle). Un loup en Suède avec un collier GPS a parcouru une distance en ligne droite > 1092 km avec une distance parcourue de plus de 10 000 km en un peu moins d'un an (Wabakken et al., 2007). Nous n'avons pas calculé la distance en ligne droite entre les centres des domaines vitaux d'origine et nouvellement établis parce que les données précises sur les domaines vitaux pour la plupart des nouveaux ensembles n'étaient pas disponibles. Les domaines vitaux des loups dans les NRM sont généralement si grands que cette méthode pourrait biaiser les distances estimées de dispersion en ligne droite.

Comme les milieux sont devenus de plus en plus occupés par des meutes résidentes, nous avons prédit que les loups en dispersion voyageraient plus loin pour trouver un habitat vacant afin de former une nouvelle meute. Cependant, la distance moyenne de dispersion a diminué par la suite. Le plus grand nombre de meutes peut avoir fourni plus de possibilités aux loups disperseurs pour trouver des ouvertures sociales dans les meutes existantes. Les loups ont continué à recoloniser les zones entre les meutes existantes.

L'augmentation de la mortalité causée par l'homme (prise illégale et contrôle légal par l'agence) a éliminé des loups individuels et des meutes entières, fournissant ainsi une source constante d'habitat vacant pour être recolonisés. Cependant, les dispersions sur de longues distances se produisaient encore à faible densité, même lorsque des habitats vacants se trouvaient à proximité. Par exemple, des tests génétiques ont montré qu'un loup non marqué, tiré juste au sud du parc national de Yellowstone en 1992, avant sa réintroduction, provenait du nord-ouest du Montana ou du sud du Canada (S. Fain, USFWS, communication personnelle). À cette époque, il n'y avait que 41 loups dans les NRM, et la meute la plus proche était à 484 km, au nord-ouest de Missoula, au Montana (USFWS et al., 2011).

Les taux de dispersion dans notre étude étaient négativement corrélés avec la densité des meutes et positivement corrélés si l'animal provenait du parc national de Yellowstone. Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la taille de la meute sur les taux de dispersion. Cependant, d'autres biologistes ont documenté des relations positives entre le taux de dispersion et la taille des meutes. Hayes et Harestad (2000) ont suggéré que les taux de dispersion étaient positivement corrélés avec la taille des meutes pour une population en cours de rétablissement au Yukon, Canada. Boyd et Pletscher (1999) n'ont pas signalé de corrélation entre le taux de dispersion et la taille maximale des meutes de l'année précédente. Mech et Boitani (2003) ont résumé Peterson et Page (1983) en notant que les taux de dispersion ont augmenté et étaient inversement liés à la taille des meutes pendant les périodes où l'abondance des proies était faible sur l'île Royale dans le lac Supérieur, États-Unis.

Une dispersion moyenne de 10% par an, est parmi les plus faibles taux documentés en Amérique du Nord (Fuller et al., 2003). Nos calculs de taux de dispersion estimés peuvent avoir été biaisés parce que nous avons enregistré des données qui décrivent le nombre de radio-colliers actifs chaque année, mais nous n'avons pas de données décrivant

le nombre de radio-colliers actifs chaque mois. Par conséquent, le dénominateur utilisé pour notre taux estimateur (nombre loup / an) était gonflé par rapport à ce qu'il aurait été si nous avions utilisé la somme des jours-loups, des semaines ou des mois. Malheureusement, nous n'avons pas de données disponibles à une échelle temporelle plus fine pour cette analyse.

Nous avons radio-équipé 592 louveteaux au cours de notre étude, mais ils ont rarement dispersé. La dispersion des louveteaux a été documentée (Fuller 1989, Gese et Mech 1991, Packard 2003, Phillips et al. 2003, Adams et al. 2008), mais il est rare pour les louveteaux <11 mois (Ballard et al., 1987, Fuller 1989, Gese et Mech 1991, Mech et al. 1998, Hayes et Harestad 2000). Notre faible taux de dispersion des louveteaux peut être dû au fait que la population était en expansion rapide, et un taux élevé de mortalité d'origine humaine ont probablement éliminé une forte proportion de louveteaux susceptibles de disperser dans les NRM.

Les mâles ont plus dispersés que les femelles dans notre étude que dans d'autres territoires (Ballard et al., 1983, Peterson et al. 1984, Wabakken et al. 2007). Cependant, des taux de dispersion égaux entre mâles et femelles ont également été signalés (Peterson et al. 1984). Ce résultat peut refléter une différence dans les antécédents de vie stratégiques entre les sexes; les femelles subordonnées étant plus susceptibles d'hériter des positions de reproductrice dans leur meute natale (vonHoldt et al., 2008).

Les loups disperseurs trouvent généralement des partenaires et forment de nouvelles meutes (Rothman et Mech 1979, Fritts et Mech 1981, Ballard et al 1987) ou sont adoptés dans des meutes existantes (Fritts et Mech 1981, Van Ballenberghe 1983, Peterson et al 1984, Messier 1985, Mech 1987). Les loups adoptés remplacent fréquemment les reproducteurs perdus (Fritts et Mech 1981, Mech et Hertel 1983, Peterson et al 1984, Stahler et al 2002), tandis que d'autres loups rejoignent des meutes mais ne deviennent jamais des reproducteurs (Fritts et Mech 1981, Peterson et al. Ballard et coll., 1987, Mech 1991, Meier et al., 1995). Nous avons déterminé que les mâles rejoignaient plus souvent les meutes existantes que les femelles, ce qui était semblable aux résultats d'autres études (Peterson et coll., 1984, Messier 1985, Meier et coll., 1995). Les femelles dispersées étaient beaucoup plus faciles à observer dans les tanières ou les sites de rendez-vous, créant un biais potentiel qui sous-estimait le nombre de mâles qui rejoignaient les meutes existantes et devenaient des reproducteurs. Nos données dépendaient également des colliers-émetteurs en état de marche qui auraient été biaisés pour détecter plus facilement la reproduction peu de temps après la dispersion (nouvelles paires) que la reproduction retardée (joindre une meute existante et attendre qu'une occasion de reproduction devienne disponible).

Les variables les plus puissantes prédisant un succès de dispersion pour former une nouvelle meute ou de rejoindre une meute existante, étaient l'âge de dispersion et la densité des meutes. Les loups qui ont formés de nouvelles meutes étaient plus susceptibles de se reproduire avec succès que ceux qui ont rejoint une meute existante. L'adoption dans



une meute est dangereuse pour les loups disperseurs, car le potentiel des conflits intraspécifiques et de mortalité sont élevés (Mech 1994, Mech et al. 1998). En revanche, si des habitats vacants existent, les loups sont capable de localiser des partenaires (Mech et Boitani 2003), et former une nouvelle meute, dans ce cas il y a moins de danger et ils peuvent augmenter leur fitness (c'est-à-dire une reproduction réussie). Les taux de survie dans la population natale n'ont pas influencé les chances de succès pour un loup disperseur. Des taux de survie relativement faible dans la population natale peuvent indiquer des années où les individus survivants sont en moins bonne santé, donc les chances de réussite pour les disperseurs peuvent être plus faibles une fois qu'ils quittent leur territoire natal.

**Contrairement à nos attentes, la distance de dispersion n'a pas affecté le succès de la dispersion.** Nous suggérons que le fort effet positif de l'établissement dans sa propre meute, l'emportait sur les coûts associés aux distances de dispersion plus longues généralement nécessaire pour trouver un habitat vacant. Cependant, les distances de dispersion extra-longue (> 300 km) peuvent réduire leurs chances de trouver un partenaire ou de rejoindre un groupe existants si ils dispersent loin des centres de population. Par exemple, un loup solitaire non équipé des NRM a été tué dans le Dakota du Sud et un autre était documenté en Arizona avant d'être finalement tué dans Utah. Des loups dispersant depuis les NRM se sont établis et reproduit en Oregon et à Washington. Des loups de l'Oregon ont étendu leur distribution dans le nord de la Californie, mais aucune meute n'a été confirmée à l'est ou au sud du Wyoming provenant du NRM.

En principe les loups se dispersent en réponse à la compétition et à l'agression liées à la disponibilité des proies et à l'opportunité de reproduction au sein de leur meute (Mech et Boitani 2003). Les loups se dispersent à différents âges en raison des ressources alimentaires limitées (Fritts et Mech, 1981, Ballard et al., 1987, Mech, 1987, Fuller, 1989, Gese et Mech, 1991) et retardent souvent la dispersion dans les zones à fortes proies (Ballard et al. ). Les taux de dispersion peuvent augmenter lorsque la nourriture est rare (Peterson et Page 1983, Messier 1985). Au cours de notre étude, nous

avons enregistré peu de mortalités de loups dues au stress alimentaire ou à la famine (Smith et al., 2010). L'abondance des proies sauvages peut avoir contribué à un âge de dispersion moyen plus élevé de 32 mois ( $\pm$  3 ans). Théoriquement, l'âge moyen de dispersion dans les NRM pourrait se réduire si les proies devenaient limitées. La présence de bétail et de proies sauvages abondant, et les taux élevés de mortalité par le contrôle des agences, les prises illégales et les prélèvements publics dans toute les NRM, rendent improbable une limitation en nourriture. Les exceptions possibles pourraient être des zones relativement petites comme le parc national de Yellowstone ou les régions sauvages du centre de l'Idaho où la densité et la distribution des loups peuvent rester limitées par des facteurs naturels liés à l'abondance des proies et à la régulation sociale. À mesure que la population de loups passe d'une mortalité humaine à une récolte réglementée, une structure d'âge encore plus jeune et un plus grand nombre de possibilités sociales pourraient modifier la proportion de loups qui se dispersent comme les yearlings (Brainerd et al., 2008).

Les gestionnaires peuvent s'attendre à ce qu'une augmentation de la mortalité humaine entraîne une population de loups légèrement plus jeune, avec plus de possibilité sociale dans les meutes existantes, plus d'habitats vacants, et plus de dispersion en dehors de la période de pré-reproduction hivernale. Cependant, aucun de ces facteurs, n'inhibera la réussite des cas de dispersion. Les loups peuvent disperser avec succès à différents moments dans des zones hostiles et inadaptées (Linnell et al., 2005). Les loups jeunes et vieux, des deux sexes, se dispersent à diverses périodes et diverses distances. La plupart des loups se dispersent de leur meute natale à l'âge de 3 ans (Gese et Mech 1991, Mech et al. 1998). Leur capacité de dispersion phénoménale permette d'expliquer pourquoi les loups peuvent recoloniser des habitats éloignés et vacants relativement rapidement et pourquoi les populations de loups sont si résistantes même si la mortalité humaine augmente (Mech et Boitani 2003, Adams et al. 2008). Ce comportement inné et la proximité de grands blocs d'habitat dans les NRM assurent que la viabilité de la population sera maintenue chez les loups de ces grands territoires.