

Les loups adaptent la taille de leurs territoires et non la taille de leurs meutes à la qualité de l'habitat local

Journal of Animal Ecology



British Ecological Society

Journal of Animal Ecology 2015, **84**, 1177–1186

doi: 10.1111/1365-2656.12366

Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality

Andrew M. Kittle^{1*}, Morgan Anderson¹, Tal Avgar^{1†}, James A. Baker¹, Glen S. Brown², Jevon Hagens³, Ed Iwachewski³, Scott Moffatt¹, Anna Mosser^{1‡}, Brent R. Patterson⁴, Douglas E.B. Reid³, Arthur R. Rodgers³, Jen Shuter³, Garrett M. Street¹, Ian D. Thompson⁵, Lucas M. Vander Vennen¹ and John M. Fryxell¹

¹Department of Integrative Biology, University of Guelph, 50 Stone Road E., Guelph, Ontario N1G 2W1, Canada;

²Ontario Ministry of Natural Resources, 1235 Queen Street East, Sault Ste. Marie, Ontario P6A 2E5, Canada;

³Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, Ontario P7B 5E1, Canada; ⁴Wildlife Research and Development Section, Ontario Ministry of Natural Resources, Trent University, DNA Building, 2140 East Bank Drive, Peterborough, Ontario K9J 7B8, Canada; and ⁵Canadian Forest Service, 1219 Queen Street East, Sault Ste. Marie, Ontario P6A 2E5, Canada

Résumé

1. Bien que la variation locale de densité des prédateurs territoriaux soit souvent corrélée avec la qualité de l'habitat, le mécanisme à l'origine de cette association fréquemment observée est mal compris et pourrait découler d'un ajustement facultatif en fonction de la taille du groupe ou de la taille du territoire.

2. Pour tester ces hypothèses alternatives, nous avons utilisé un nouveau cadre statistique pour construire une distribution d'utilisation au niveau de la population hivernale des loups (*Canis lupus*) dans le nord de l'Ontario, que nous avons ensuite lié à une série de variables environnementales pour déterminer les facteurs qui influencent l'utilisation de l'espace du loup. Nous avons ensuite comparé les paramètres de qualité d'habitat qui en découlent et analysé une mesure indépendante d'abondance des proies, avec la taille de la meute et la taille du territoire pour rechercher quelle hypothèse était la plus soutenue par les données.

3. Nous montrons que les modèles d'utilisation de l'espace des loups étaient concentrés près de forêts de feuillus, de peuplements mélangés de feuillus/conifères perturbés favorisant la présence d'orignaux (*Alces alces*), une prédominante alimentaire des loups dans le nord de l'Ontario, puis les corridors, y compris les rives et les réseaux routiers qui restent des activités forestières commerciales.

4. Nous démontrons ensuite que les paramètres du paysage qui déterminent la qualité d'habitat du loup (l'utilisation du milieu par les loups, probabilité d'occupation de l'orignal et la proportion de classes de couverture terrestre préférées) étaient inversement liée à la taille du territoire, mais sans rapport avec la taille de la meute.

5. Ces résultats suggèrent que les loups dans les écosystèmes boréaux modifient la taille du territoire, mais pas la taille de la meute, en réponse à la variation locale de qualité d'habitat. Cela pourrait être une stratégie adaptative pour équilibrer les compromis entre les coûts de défense territoriale et les gains énergétiques liés à l'acquisition des ressources. La taille de la meute ne répondait pas à la qualité de l'habitat, ce qui suggère que la variation de la taille du groupe est influencée par d'autres facteurs tels que la concurrence intra-spécifique entre meutes.

INTRODUCTION

Pour les carnivores, il existe souvent une forte relation positive entre densité et qualité d'habitat telle que définie par la biomasse de proies disponibles (Miquelle et al., 1999, Carbone & Gittleman, 2002; Fuller, Mech & Cochrane 2003;

Markar et Dickman 2005). La densité locale pour les espèces grégaires territoriales peut être définie comme la taille moyenne des territoires divisée par la taille moyenne des groupes (Mosser et al., 2009), des densités plus élevées pourraient résulter de l'une ou l'autre métrique. La taille du

territoire devrait être inversement proportionnelle à la qualité de l'habitat. Les coûts associés au maintien des territoires garantissent généralement qu'ils sont aussi grands que nécessaire, mais aussi petit que possible (Macdonald 1983). Cela implique une approche flexible de la territorialité, c'est l'hypothèse du disque de caoutchouc décrite pour la première fois par Huxley (1934). Cela a été observé chez plusieurs espèces de carnivores. Par exemple, chez le coyote (*Canis latrans*) la taille du territoire du groupe se contracte avec l'augmentation des densités de lièvres et de cerfs dans l'Est du Canada (Patterson et Messier 2001), la taille des domaines vitaux en Afrique et en Asie du léopard (*Panthera pardus*) sont inversement liés à la biomasse des proies disponibles (Markar & Dickman 2005) et les tailles de domaines vitaux des lions femelles (*Panthera leo*) diminuent également avec l'augmentation de la biomasse de proies au Zimbabwe, après avoir rendu compte de la biomasse (Loveridge et al., 2009).

Alternativement, si la fitness (forme physique) est liée à la qualité de l'habitat, on pourrait s'attendre à ce que les groupes détiennent le meilleur habitat pour afficher des taux de reproduction et de recrutement plus élevés, contribuant logiquement potentiellement à une taille de groupe élevée, comme on le voit chez les lions du Serengeti (Mosser et al., 2009). Les grandes troupes de lions surpassent les plus petites pour un habitat de haute qualité (Mosser 2008) et la richesse a démontré déterminer la biomasse maximale par groupe de lions (Valeix, Loveridge & Macdonald 2012). La taille de clan des blaireaux européens (*Meles meles*) a également été corrélée positivement avec la qualité des parcelles, mesurée par l'abondance des vers de terre (Kruuk et Parish, 1982). En outre, le taux d'émigration des groupes sociaux peut être inversement proportionnel à la disponibilité des ressources par la médiation de concurrence intra-spécifique (Bowler & Benton 2005, VanderWaal, Mosser & Packer 2009). Cela entraîne potentiellement des taux d'émigration plus faibles provenant d'habitats de meilleure qualité (Stacey & Ligon 1987; Pasinelli & Walters 2002), ce qui a entraîné une augmentation de la taille des groupes. Bien que la qualité de l'habitat est le plus souvent, et directement, exprimée par la disponibilité alimentaire (Carbone & Gittleman 2002) les autres mesures de qualité comprennent les abris disponibles (Sprent & Nicol 2012), le niveau de perturbation (Kapfer et al., 2010), la couverture végétale (McLoughlin et al., 2003) et la proportion d'eau libre (Fortin, Blouin-Demers et Dubois 2012). Ici, nous utilisons la radio-télémetrie GPS avec 34 meutes de loups dans le nord de l'Ontario pour déterminer les facteurs environnementaux qui influencent le plus l'utilisation de l'espace par les loups en hiver dans un écosystème de forêt boréale. Nous utilisons ensuite les probabilités d'utilisation projetées, les attributs d'habitat identifiés comme utilisés de manière disproportionnée par les loups et une mesure indépendante de l'abondance des proies, comme la qualité de mesures pour déterminer si la variation locale de densité de loups résulte de changements adaptatifs de taille de meute ou de taille de territoire. Si les loups réagissent aux changements de qualité d'habitat en ajustant leur taille de meute pour correspondre aux conditions environnementales locales au niveau de la meute, alors on s'attendrait à ce que les mesures de qualité d'habitat soient positivement liées à la taille de la

meute, alors que si les loups ajustent la taille de leur territoire pour correspondre à ces conditions, nous nous attendrions à voir une relation inverse entre les métriques de qualité et la taille du territoire.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

Les recherches ont été menées dans la forêt boréale de l'écozone du Bouclier Nord de l'Ontario entre 92° 1'W, 52° 6'N et 86° 32'W, 49° 49'N (Crins et al., 2009). Les arbres communs comprennent : épinette noire (*Picea mariana*), pin gris (*Pinus banksiana*), épinette blanche (*Picea glauca*), sapin baumier sapin (*Abies balsamea*), bouleau blanc (*Betula papyrifera*) et peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), mélèze laricin (*Larix laricina*) et thuya occidental (*Thuja occidentalis*) (Crins et al., 2009). La limite nord de la zone d'étude chevauche les compétences du ministère des Richesses naturelles de l'Ontario et l'aire d'exploitation des ressources (AOU), où l'extraction du bois est autorisée. Par la suite, il y a une transition marquée du sud-est au nord-ouest, passant de niveaux de perturbation élevés à faibles, accompagnée d'un gradient similaire de densités de prédateurs et de proies. Les estimations de densité de loups, dérivées du nombre total d'individus connus dans un polygone minimum convexe (MCP) de toutes les localisations de télémétrie, étaient de 5.1/1000km² au sud-est et de 3.1/1000km² dans le nord-ouest. La densité d'originaux, estimée à partir des relevés aériens, était de 46/1 000 km² au sud-est et 24/1000km² au nord-ouest. La répartition spatiale de l'original et des loups ont été échantillonnés à travers ce gradient, centré sur les cantons de Pickle Lake dans le nord-ouest et Nakina dans le sud-est.

Utilisation des données loup

Entre février 2010 et janvier 2013, 52 loups ont été suivis à l'aide de colliers GPS (Lotek 7000MA, 7000SAW, Lotek Inc, Newmarket, Ontario); 37 individus représentant 23 meutes dans le sud-est et 15 dans 11 meutes dans le nord-ouest (figure 1). Les loups ont été capturés en utilisant des pièges rembourrés pour protéger les pattes (grip EZ # 7, Livestock Protection Co., Alpine, Texas, États-Unis) en été (2010-12) et par tir depuis hélicoptère en hiver (2010-12). Les animaux capturés l'été étaient immobilisés avec une combinaison de chlorhydrate de xylazine (2 mg/kg) et de Telazol (4 mg/kg) Yohimbine (0,15 mg/kg) antagoniste. Les animaux capturés l'hiver étaient restreints physiquement, mais pas immobilisés chimiquement pendant les manipulations. Les localisations de loups ont été enregistrées toutes les 2,5 à 5 heures avec un taux de réussite moyen de 91% (plage 77-99%, n = 17, Anderson 2012) permettant une analyse impartiale de l'utilisation des ressources (Frair et al., 2004). Au lieu de faire la moyenne des coefficients non standardisés à partir des ressources individuelles en fonctions de l'utilisation pour déduire les processus au niveau de la population (Marzluff et al., 2004, Long et al., 2009) nous avons mis au point des distributions d'utilisation au niveau de la population pour l'hiver (1^{er} novembre – 30 Avril) qui étaient directement liés aux caractéristiques du paysage. Cela permet au niveau de la

population à détecter directement les modèles. En outre, parce que les UD au niveau de la population ont été créés par regroupant des UD individuels au niveau de la meute, cette méthode permet l'incorporation effective de la territorialité ainsi que la variation individuelle dans la sélection (Bolnick et al., 2003).

Les loups se déplacent largement et rapidement dans leurs aires de répartition, souvent en utilisant des corridors le long d'entités linéaires (Whittington, Cassady St.Clair et Mercer 2005, Latham et al. 2011). Cela leur permet de visiter toutes les parties de leur territoire en 1 à 3 semaines (Weaver 1994, Jedrejewski et al., 2001) et se traduit par des «trous» de faible utilisation dans leurs territoires. Des couvertures browniennes (*Brownian bridge*) UD ont donc été déterminés pour tous les individus dont les données couvrent > 10% de l'hiver (18,4 journées). La couverture moyenne était de 105 jours (57,2%, N = 62). Une régression linéaire menée avec les données regroupées n'a montré aucune relation entre le nombre de correctifs et la taille de la plage ($P > 0,15$). Si deux individus liés à la meute ont été suivis le même hiver, mais sans chevauchement temporel, nous avons calculé kbb UD pour chacun et combinés avec des valeurs de cellules pondérées par couverture relative temporelle (c'est-à-dire si le loup A a été suivi pendant 25% de l'hiver et le loup B 50%, les valeurs du loup A étaient pondérées par la moitié de ceux du loup B dans la DD combinée (c'est-à-dire 0,33 et 0,67)). Si deux meutes connexes se sont chevauchées dans le temps, seul l'individu ayant la plus longue durée de suivi a été retenu.

RESULTATS

Les loups avaient tendance à utiliser des zones de faible altitude par rapport aux environs immédiats mais ont également évité les plaines ouvertes et arborées (figure 2). Les zones forestières caduques, mixtes et perturbées ont été préférentiellement utilisées alors que les zones récemment perturbées ont été évitées. De même pour l'eau libre, les zones proches des rives ont été fortement sélectionnées (coefficient négatif pour augmenter la distance). Les associations avec des caractéristiques anthropiques étaient pour la plupart positives, avec les décharges fortement sélectionnées, les zones de peuplement ne suscitant aucune réponse forte et les zones proches des routes, les routes secondaires particulièrement, préférentiellement utilisées. La croissance de la végétation, mesurée par le NDVI, était influents et ont indiqué une utilisation de zones à faible croissance hivernale (β négatif) mais à croissance estivale (β positif).

Les densités de loups dans les territoires à 95% et à 50% ont toujours été positives en association avec les mesures de qualité d'habitat (tableau 1). La densité locale des loups était fortement corrélée avec l'utilisation du loup comme prévu à partir du modèle GLS et a également été positivement associée à la probabilité d'occupation moyenne d'originaux (figure 3). La proportion de forêts mixtes était également positivement associée avec une densité locale de loup (95%: $R^2 = 0,26$, $P < 0,01$, 50%: $R^2 = 0,18$, $P < 0,05$). La proportion de forêt perturbée a montré une tendance similaire, mais la relation était marginalement significative seulement avec un

intervalle à 95% ($R^2 = 0,04$, $P < 0,1$). Inversement, la proportion de plaine ouverte était négativement associée à la densité de loup, faiblement dans le cœur de territoire (95%: $R^2 = 0,21$, $P < 0,01$; $R^2 = 0,14$, $P < 0,1$).

La taille du territoire était également associée de façon constante à la plupart des mesures de qualité de l'habitat (Tableau 1). Les territoires plus grands (95% et 50%) avaient une valeur moyenne d'utilisation inférieure et avait des probabilités moyennes d'occupation des originaux plus faibles (figure 4). Les plus grands territoires comprenaient également des proportions plus faibles de forêts mixtes aux deux échelles (Tableau 1, 95%: $R^2 = 0,14$, $P < 0,05$, 50%: $R^2 = 0,09$, $P < 0,1$) ainsi que des proportions plus faible de forêts perturbées (95%: $R^2 = 0,17$, $P < 0,01$; 50%: $R^2 = 0,03$, $P \leq 0,1$), bien que dans les deux cas, les associations avec les territoires principaux étaient faibles. Les plaines ouverte étaient positivement associées avec 95% des tailles de territoire de ($R^2 = 0,22$, $P < 0,01$) indiquant que les plus grands territoires comprennent proportionnellement plus de cet habitat de mauvaise qualité. La proportion de forêt à feuilles caduques (haute qualité) n'était pas associée à la densité locale ou à la taille du territoire ($P > 0,1$). En comparaison, il n'y avait pas de relation significative entre la taille de la meute et aucune des variables de qualité d'habitat testées (Tableau 1). Nous n'avons trouvé aucune relation significative entre la taille du territoire et taille de la meute au niveau de 95% ($P = 0,17$) et une relation marginalement positive au noyau de 50% ($P = 0,09$).

DISCUSSION

L'utilisation des ressources par les loups dans ce vaste paysage hétérogène a été influencée par une variété de paysages et attributs d'habitat. Les loups ont fait un usage disproportionné de forêts caducifoliées, mixtes et perturbées, correspondant à un habitat de grande qualité pour les originaux (Peek, 2007; Brown 2011; Street et al. manuscrit non publié). À l'inverse, l'habitat de plaines a été évité ici, comme dans d'autres sites boréaux ailleurs au Canada (McLoughlin et al., 2003), tout comme les lacs gelés. Cependant, les loups ont beaucoup utilisé les rivages, qui sont généralement préférés comme couloirs de déplacements (Latham et al., 2011). Les perturbations anthropiques étaient généralement exploitées. Les sites de décharge étaient disproportionnellement utilisés comme prévu, étant donné qu'ils étaient situés loin des habitations et représentent donc une source de nourriture constante et largement sans risque (Murray et al., 2010). Les zones près des routes ont également été préférées. Comme les rivages, les routes peu fréquentées constituent un moyen pratique pour les loups pour se déplacer rapidement (Hebblewhite & Merrill 2008; Latham et al. 2011). Cette augmentation de vitesse à travers le paysage, a montré dans ce système, une augmentation des taux d'abattage des originaux par les loups (Moffatt 2012). De telles caractéristiques linéaires peuvent également être importante pour le comportement territorial, utilisé comme limites territoriales via le marquage olfactif (Peters & Mech 1975).

Les mesures directes de condition physique telles que les taux démographiques vitaux devraient être des indicateurs idéaux de qualité d'habitat (Van Horne 1983) mais les mesures

de base, telles que le taux de reproduction sont souvent dépendantes de la densité, et complique l'évaluation de la qualité d'un habitat pour une population proche de sa capacité de charge écologique (Mitchell et Hebblewhite 2012). Plus problématique encore, c'est que les mesures de *fitness* précises sont difficiles à obtenir (Silk 2007). Par conséquent, la densité est souvent utilisée comme indicateur de qualité en lien avec la condition physique (McLoughlin et al., 2010). Pour les espèces territoriales où les restrictions sociales limitent l'accès à un habitat riche, les chances des individus ou des groupes sociaux sous-dominants à utiliser un habitat sous-optimal est augmenté (Fretwell & Lucas 1969), la relation présumée entre habitat de qualité et densité peut être obscurcie (Van Horne 1983, Mosser et al 2009, DeCesare et al. 2014). Cependant, même chez les espèces qui ne sont pas idéalement distribuées, la densité peut fournir une meilleure mesure à court terme de la qualité de l'habitat que les taux démographiques vitaux attribuables aux stochasticités démographiques (Mosser et al., 2009). Compte tenu de ces complications, démontrer un lien clair entre la densité et la qualité de l'habitat est particulièrement utile pour la gestion d'une population. La densité locale des loups était positivement liée à la probabilité d'utilisation de l'original, conforme aux observations qui montrent que le principal facteur déterminant les densités de carnivores est la densité ou la disponibilité des proies (Fuller & Sievert 2001, Carbone & Gittleman 2002, Fuller, Mech & Cochrane 2003; Karanth et al. 2004). Des relations cohérentes entre la densité au niveau de la meute et les autres mesures de qualité d'habitat suggèrent que la densité locale peut être une mesure raisonnable de la situation à court terme de qualité d'habitat dans ce système (Mosser et al., 2009, van Beest et al., 2014).

Dans un article fondamental, Macdonald (1983) a démontré une forte corrélation positive entre la taille des meutes et celle des territoires, ainsi qu'une relation similaire chez le coyote, le lion, la hyène tacheté (*Crocuta crocuta*) et leurs territoires. Cependant, des études plus récentes n'ont généralement pas réussi à trouver une telle relation pour les coyotes (Patterson et Messier 2001) ou les loups (Potvin 1988; Fuller 1989; Mech et al. 1998) et au Montana, où la taille des territoires de loups était inversement corrélée avec la taille de la meute (Rich et al., 2012). Les Lions de Selous n'ont montré aucune relation entre la taille de groupe et la taille du territoire (Sprong 2002) alors que les lions du Serengeti l'ont fait, mais seulement quand ils étaient séparés de leur habitat type (Mosser & Packer 2009). Les grands clans de hyènes tachetées dans le cratère du Ngorongoro ont de grands territoires comme les plus petits clans (Höner et al., 2005). La relation entre la taille de groupe et la taille du territoire peut être nuancée comme pour les loups éthiopiens (*Canis simensis*) pour lesquels la taille du territoire est principalement déterminée par le nombre de mâles adultes plus la femelle dominante dans un groupe, et non pas la taille du groupe dans son ensemble (Tallents et al., 2012).

Le maintien d'un territoire nécessite des dépenses énergétiques considérables pour permettre de patrouiller le périmètre du territoire, pour permettre le marquage olfactif et l'agression directe occasionnelle contre les transgresseurs, de sorte qu'il devrait donc être assez grand pour englober les

ressources essentielles, mais aussi petit que possible pour l'efficacité énergétique (Macdonald 1983). Cela se traduit par la relation inverse souvent observée entre la taille du territoire et la qualité de l'habitat (Gass, Angehr & Centa 1976, Village 1982, Smith & Shugart 1987; Mills et Knowlton 1991; Patterson et Messier 2001; McLoughlin et al. 2003; Markar et Dickman 2005; mais voir Tallents et al. 2012). Ce modèle a également été détecté dans notre étude suggérant que les loups utilisent ici une **approche adaptative de la territorialité** selon laquelle l'étendue du noyau défendu et fonction de la qualité des ressources, conformément à l'**hypothèse du disque élastique** (Huxley 1934, Potts, Harris et Giuggioli 2013). Cette stratégie permet aux loups d'optimiser le compromis (*trade-off*) entre les coûts liés à la défense territoriale et les gains résultant de l'acquisition de ressources (Hixon 1980, Schoener 1983).

La taille de la meute n'était pas liée aux mesures de qualité d'habitat disponible à l'une ou l'autre échelle, y compris la préférence d'habitat des proies, indiquant que la taille du groupe de loups est régulée par d'autres facteurs. La théorie de la taille optimale des groupes indique que les animaux territoriaux doivent s'efforcer de choisir les avantages potentiels entre des coûts partagés par rapport aux inconvénients découlant de l'épuisement des ressources (Brown 1982). Les grands groupes à la recherche de nourriture ont souvent un meilleur taux d'attaque et sont capables de maîtriser de grandes proies, élargissant leur base alimentaire avec un nombre de proies disponibles plus important (Creel & Creel 1995). Cependant, les grands groupes n'ont pas nécessairement des avantages de recherche de nourriture (Schmidt & Mech 1997) parce que le coût du partage des butins (Packer, Scheel et Pusey, 1990), a tendance à «laisser libre» (MacNulty et al., 2012) et l'efficacité réduite de la recherche de groupe peut l'emporter sur tout les avantages potentiels (Caro 1994, Fryxell et al. 2007). La **taille optimale** de groupe pour la chasse en fonction de l'apport par individus a été estimée à ~ 2 (Thurber et Peterson 1993, Hayes et al., 2000), bien que l'impact du charognage par les corbeaux (*Corvus corax*) pourrait favoriser la formation de groupes plus importants (Vucetich et al., 2002). De même, la taille de petit groupe était prédite pour les chiens sauvages africains (*Lycaon pictus*) jusqu'à où les coûts d'alimentation ont été incorporés dans la détermination de l'énergie allouée à la chasse coopérative, qui a augmenté la taille de groupe prévue par le pic de consommation alimentaire par individus (12-14) de sorte qu'il correspondait étroitement à la taille modale observée chez les adultes (10) (Creel et Creel, 1995).

Un mécanisme alternatif favorise l'augmentation de la taille de la meute est la compétition intraspécifique (Cassidy et al., sous presse), y compris la protection des jeunes de la prédation conspécifique (Packer, Scheel & Pusey 1990). De plus grosses meutes de loups avaient des chances supérieures de déplacer les adversaires dans les interactions agressives entre meutes dans le parc national de Yellowstone (Cassidy et al., Sous presse). Les plus grandes troupes de lions dominent les plus petites (McComb, Packer & Pusey 1994; Heinsohn & Packer 1995), et sont nettement plus à même de contrôler les zones pour améliorer la qualité de leur territoire par l'acquisition d'une superficie supplémentaire (Mosser & Packer 2009). Dans des environnements hautement compétitifs,

conserver les membres du groupe pourrait être encore plus important (Heinsohn 1997). Pour exemple, lorsque la densité globale des lions était élevée, les femelles étaient moins susceptibles de se disperser à partir de troupes entourées par un grand nombre de femelles non apparentées que prévu en fonction de la capacité de l'habitat à les soutenir (VanderWaal, Mosser & Packer 2009). De même, Rich et al. (2012) ont trouvé une relation inverse entre la taille des territoires de loups et la taille de la meute et la concurrence intraspécifique tel que mesuré par la densité des meutes (pas du nombre de loups), indiquant une corrélation positive entre la taille de la meute et la concurrence.

Cependant, une relation inverse entre la taille du territoire et la couverture forestière, indiquant la qualité de l'habitat, était également observée, donc si une plus grande taille de meute était une réponse à une densité de meute accrue (c'est-à-dire une compétition) ou si les deux facteurs étaient des sous-produits de l'habitat de qualité supérieure reste incertain. Ces incertitudes exposent les lacunes qui existent dans la chaîne de preuves reliant le comportement social chez les mammifères aux résultats de la condition physique (Silk 2007). Notre exposition de résultats ne soutient pas directement l'hypothèse que la taille du groupe de loups est influencée par la concurrence intraspécifique, mais l'absence de toute corrélation avec la qualité de l'habitat élève le potentiel de cette hypothèse et soutient les observations récentes (Cassidy et al., Sous presse) en éliminant une alternative (réponse à la qualité de l'habitat).

L'hypothèse du disque de caoutchouc décrite pour la première fois en 1934, se vérifie : flexibilité et approche adaptative de la territorialité

La taille des territoires est liée à la qualité de l'habitat, en l'occurrence ici, à la présence d'originaux