

# La mortalité anthropique, la compétition intraspécifique et la disponibilité des proies influencent la taille du territoire des loups dans le Montana



*Journal of Mammalogy*, 93(3):722–731, 2012

## Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana

LINDSEY N. RICH\*, MICHAEL S. MITCHELL, JUSTIN A. GUDE, AND CAROLYN A. SIME

*Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA (LNR)*  
*United States Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA (MSM)*

*Montana Fish, Wildlife, and Parks, Helena, MT 59620, USA (JAG, CAS)*

\* Correspondent: [LindseyRich83@gmail.com](mailto:LindseyRich83@gmail.com)

### Résumé

La territorialité chez les animaux présente un intérêt théorique mais aussi de conservation. Les animaux sont territoriaux lorsque les avantages de l'accès exclusif à une ressource limitative l'emportent sur les coûts de maintenance et de défense. La taille des territoires peut être considéré comme une fonction des facteurs écologiques qui affectent ce **rapport avantages/coûts**. Des recherches antérieures ont montré que la taille des territoires pour les loups (*Canis lupus*) est largement déterminée par la biomasse de proies disponible, et peut-être par la taille de la meute et la densité des meutes voisines, mais n'a pas été interprétée dans un **rapport coûts/bénéfices** cadre. Un tel cadre est pertinent pour les loups vivant dans les montagnes Rocheuses du Nord où les conflits avec les humains augmentent la mortalité, augmentant ainsi potentiellement les coûts d'être territorial et d'utiliser des proies situées à proximité des humains. Nous avons estimé la taille des territoires pour 38 meutes de loups dans le Montana de 2008 à 2009 en utilisant 90% des noyaux adaptatifs. Nous avons ensuite créé des Modèles Linéaires Généralisés (GLM) représentant des combinaisons de facteurs supposés affecter la taille du territoire des meutes de loups. Notre meilleur GLM, qui a eu un bon ajustement de modèle ( $R^2 = 0.68$ ,  $P < 0.0005$ ), a suggéré que la taille des territoires dans le Montana était positivement liée aux terrains accidentés, aux contrôles létaux, et à la densité humaine et négativement liée au nombre de meutes environnantes. Nous avons constaté que le GLM supérieur prédisait avec succès les tailles de territoire ( $R^2 = 0,53$ ,  $P < 0,0005$ ) en utilisant une approche « jackknife ». Notre étude montre que la taille des territoires des carnivores est influencée non seulement par la concurrence intraspécifique et la disponibilité de ressources limitées, mais aussi par les menaces anthropiques pour la survie du groupe, ce qui pourrait avoir des conséquences importantes lorsque les carnivores entrent en conflit avec les humains.

### INTRODUCTION

La territorialité chez les animaux présente à la fois un intérêt théorique et de conservation. Les territoires ont un intérêt théorique parce qu'ils peuvent varier considérablement en taille au sein des espèces (Fuller 1989; Gompper et Gittleman 1991; Linnell et al. 2001) et les causes de cette variation ne sont pas toujours bien comprises (Ferguson et al., 1999, Fuller et al., 2003; Gittleman 1991). Ils sont d'intérêt pour la conservation parce que la territorialité influence la

répartition et la densité des animaux dans un environnement, affectant à son tour la conception des zones protégées (Schwartz 1999, Woodroffe et Ginsberg 2000), les méthodes de suivi (MacKenzie et al., 2006) et l'estimation des capacités (Herfindal et al., 2005) ou l'abondance des populations (Gros et al., 1996).

Un territoire est la partie du domaine vital d'un animal où les concurrents intraspécifiques sont activement exclus (Maher et Lott 1995; Powell 2000). Pour qu'un ou plusieurs animaux

entretienne un territoire, les éléments suivants doivent rester vraie:

$$E+T < aP+bP$$

où **E** représente les coûts de la vie quotidienne, **T** représente les coûts de surveillance, de maintien, de défense et de développement du territoire, **P** représente la ressource limitante (par exemple, nourriture, sites de nidification, ou systèmes de terriers), **a** représente la proportion de la ressource limité à laquelle l'animal a accès s'il n'est pas territorial; et **b** représente la proportion de la ressource limité à laquelle l'animal a accès s'il est territorial (Carpenter et MacMillen 1976). La taille d'un territoire est associée à cette inégalité, où la productivité des ressources limitantes (**P**) et la taille du territoire sont généralement inversement liées (Powell 2000). Par exemple, lorsque la disponibilité alimentaire représente la ressource limitante, la disponibilité de la nourriture et la taille des territoires sont inversement liées (Carbone et Gittleman 2002; Fuller 1989; Grigione et al. 2002).

Les coûts associés à être territorial (**T**) augmentent avec la taille du territoire, alors que les avantages sont asymptotiques, une fois la survie et la reproduction maximisée. Ainsi, les territoires ne dépassent pas communément la taille minimale nécessaire pour fournir les ressources nécessaires à la survie et à la reproduction (Powell 2000). Cette relation n'est pas nécessairement vraie quand un animal territorial a peu de voisins compétitifs. Dans ce cas, les coûts (**T**) sont très faibles et les territoires peuvent être plus grands que nécessaires à la survie et la reproduction de l'animal (Boutin et Schweiger 1988; Krebs 1971). Pour les animaux territoriaux qui vivent en groupes (par exemple, les lions [*Panthera leo*], les dingos [*Canis lupus dingo*], ou les chiens sauvages africains [*Lycan pictus*]), le nombre d'individus et la taille des territoires pourrait être liée positivement parce que les grands groupes ont besoin d'avoir un meilleur accès à la limitation de ressources (**P**) et ont généralement un avantage concurrentiel sur la concurrence territoriale (Grinnell et al., 1995, Mech et al., 1998). Alternativement, la recherche a montré que la taille des territoires n'augmente pas toujours avec la taille du groupe (Ballard et al., 1998; Creel 1995; MacDonald 1983), créant une incertitude sur la taille du groupe contribuant à la variation de la taille du territoire des animaux vivant en groupe.

Le loup gris (*Canis lupus*) vit en groupe, c'est une espèce territoriale d'intérêt pour la conservation. Les loups étaient listés comme en voie de disparition dans les montagnes Rocheuses du Nord des États-Unis (Northern Rockies) de 1973 à mai 2011 (Fish and Wildlife Service des États-Unis et al., 2010) et restent en danger dans d'autres parties de leur distribution globale. Parce que les loups sont fortement territoriaux, connaître les facteurs influençant la taille de leurs territoires dans le Nord des Rocheuses aideront à expliquer leur distribution actuelle, leurs prévisions de distributions futures, et prévoir les conflits avec les humains (Woodroffe et Ginsberg 2000), et concevoir des protocoles de surveillance (MacKenzie et al., 2006). Par conséquent, nous avons étudié comment la taille des territoires des meutes de loups dans le Montana ont été touchés par les facteurs écologiques que nous avons supposés pouvoir influencer le ratio

avantages/coûts de la territorialité. La ressource limitante (**P**) pour les loups est généralement considérée comme la présence d'ongulés sauvages (Fuller et al., 2003; Jedrzejewski et al. 2007; Oakleaf et al. 2006), de sorte que lorsque la disponibilité des ongulés augmente, la taille des territoires diminue (Fuller 1989; Fuller et al. 2003; Jedrzejewski et al. 2007). Les ongulés effectivement disponibles pour les loups dans les Rocheuses du Nord peut être représenté par la biomasse d'ongulés sauvages; nous avons émis l'hypothèse que lorsque la biomasse des ongulés sauvages augmente, la taille du territoire devrait diminuer (**H1** et **H2**, tableau 1). La disponibilité des ongulés peut également être représenté par des facteurs écologiques influençant indirectement à la fois la distribution et la vulnérabilité des ongulés (Garrott et al., 2009). Où les loups sont actuellement présent dans le Nord des Rocheuses, la répartition des ongulés est positivement associée à la couverture forestière (Oakleaf et al., 2006). La vulnérabilité des ongulés dans les Rocheuses du Nord peut être négativement associée au relief du terrain, car les loups sont des prédateurs qui ont besoin d'un terrain relativement plat pour courser leur proie; en outre, un terrain accidenté peut fortement influencer le distribution des ongulés, en particulier en hiver (White et Garrott 2005). Les loups choisissent les zones boisées (Jedrzejewski et al. 2008; Mladenoff et al. 1995; Oakleaf et al. 2006) avec peu de reliefs (c.-à-d., basses altitudes, Oakleaf et al. 2006; Paquet et al. 1996; Whittington et al. 2008). Par conséquent, nous avons émis l'hypothèse que l'augmentation du couvert forestier et la diminution du relief devraient entraîner une augmentation de disponibilité des ongulés, diminuant ainsi la taille du territoire (**H3** et **H4**; Tableau 1).

**TABLE 1.**—Ecosystem-level variables hypothesized to influence the territory sizes of wolf packs ( $n = 38$ ) in Montana, 2008–2009. Table includes hypothesized relationship between variables and territory size and mean ( $\pm SE$ ), minimum, and maximum values of variables.

Variable	Hypothesized relationship	$\bar{X}$	$SE$	$x_{min}$	$x_{max}$
Ungulate availability					
Deer biomass <sup>a</sup>	H <sub>1</sub> : –	0.03	0.002	0.01	0.05
Elk biomass <sup>a</sup>	H <sub>2</sub> : –	0.01	0.001	0.002	0.02
Forest cover	H <sub>3</sub> : –	0.69	0.031	0.19	0.90
Terrain ruggedness <sup>b</sup>	H <sub>4</sub> : +	0.006	0.001	0.001	0.012
Intraspecific competition <sup>c</sup>					
Pack size <sup>d</sup>	H <sub>5</sub> : –	0.01	0.001	0.002	0.04
	H <sub>6A</sub> : +	7.32	0.642	1.00	21.00
	H <sub>6B</sub> : –				
Human density <sup>e</sup>	H <sub>7</sub> : +	5.66	1.159	0.00	30.68
Number of lethal controls <sup>f</sup>	H <sub>8A</sub> : +	0.71	0.216	0.00	5.00
	H <sub>8B</sub> : –				

<sup>a</sup> Buck deer or bull elk harvested per km<sup>2</sup>/hunter days for deer or elk per km<sup>2</sup>.

<sup>b</sup> Sappington et al. 2007 index.

<sup>c</sup> Index of probability of intraspecific competition (# surrounding packs relative to size of territory).

<sup>d</sup> Minimum number of wolves documented by Montana Fish, Wildlife, and Parks in each pack.

<sup>e</sup> Risk of anthropogenic mortality due to proximity to humans (humans/km<sup>2</sup>).

<sup>f</sup> Anthropogenic mortality resulting from lethal controls (number of wolves lethally removed from pack due to livestock depredations).

Même en tant que principale ressource limitante, la disponibilité des proies est peu susceptible d'être le seul déterminant de la taille du territoire des loups. La taille des

territoires varie considérablement dans les zones où la disponibilité des ongulés est relativement similaire (Fuller 1989; Fuller et al. 2003), suggérant que d'autres facteurs, intrinsèques et extrinsèques aux populations de loups, pourrait affecter les relations avantages/coûts de la territorialité. Nous avons émis l'hypothèse que les facteurs intrinsèques pourraient inclure la concurrence intraspécifique et la taille de la meute. Nous avons utilisé le nombre de meutes environnantes/taille du territoire comme indice de probabilité de concurrence intraspécifique. Nous avons émis l'hypothèse que la taille du territoire et la concurrence intraspécifique pourrait être liée négativement, parce qu'une concurrence accrue devrait entraîner une augmentation des coûts de défense (-T- Mech et Boitani 2003), ce qui pourrait dans les territoires étant réduit à la taille minimale nécessaire pour la survie et la reproduction de la meute (c'est-à-dire, T réduit, H5-tableau 1). La taille de la meute et la taille du territoire pourraient être liées positivement si les meutes plus grandes ont de plus grandes exigences alimentaires et des capacités de combat plus importantes (Adams 2001, Messier 1985). Nous avons émis l'hypothèse que la demande pour avoir plus de proies (P) par de plus grosses meutes pourrait entraîner des territoires plus grands où les coûts de défense augmentant (T) seraient compensés par un plus grand nombre de défenseurs (c'est-à-dire, les membres de la meute, H6A, tableau 1). Alternativement, nous avons émis l'hypothèse que la taille de la meute et la taille du territoire pourrait être négativement liée si de grandes meutes ont de plus grands succès de chasse (c'est-à-dire, augmenter P à travers une plus grande masse de proies, d'avantage de probabilité de captures multiples et des distances de chasse plus courtes Creel et Creel 1995) que les petites meutes (H6B, tableau 1). Le facteur extrinsèque qui pourrait influencer la taille du territoire sont des humains. L'équation 1 peut être modifiée pour inclure les influences de l'homme:

$$E+T < aP + bP - cP$$

où **c** représente la proportion de ressource limitée non disponible à cause des humains (R. Powell, North Carolina State University, comm. pers.). La soustraction de **cP** est justifiable parce que la mortalité anthropique augmente avec la proximité des humains, en forçant les loups à éviter les zones avec de fortes densités humaines (Fuller 1989, Murray et al., 2010). Les ongulés dans ces zones évitées sont alors relativement indisponibles (c'est-à-dire qu'elles abaissent P). Pour que l'équation 2 soit vraie, l'augmentation des valeurs de **c** nécessiterait d'être compensée par des augmentations de P. Cela nécessite une augmentation de la taille du territoire, qui est finalement limitée par T. En conséquence, nous avons émis l'hypothèse que la taille du territoire et la densité humaine pourraient être lié positivement (H7, tableau 1). L'influence des actions de contrôle létales, forme directe de mortalité anthropique, sur la taille des territoires est inconnue. Le contrôle létal est conduit par les agences de gestion en réponse aux déprédations du bétail dans les Rocheuses du Nord (Smith et al., 2010). Les membres de la meute restant après les suppressions létales ne sont pas connus pour éviter

les zones où les déménagements ont eu lieu (M. Jimenez, Etats-Unis Service de la pêche et de la faune, pers. comm.).

En théorie, cependant, les contrôles létaux pourraient faire qu'une meute devienne plus vigilante (c'est-à-dire augmentant E), augmente les coûts de défense du territoire (T) en raison de la réduction des défenseurs, ou simplement être associées à des zones à faible densité de proies sauvages d'ongulés; chacun de ces scénarios nécessite des territoires relativement grands pour que l'équation 2 reste vraie. Nous avons donc émis l'hypothèse que la taille du territoire et les contrôles létaux pourraient être positivement liés (H8A, tableau 1). Alternativement, si la taille du territoire est positive avec la taille de la meute (H6A, tableau 1), les prélèvements létaux entraîneraient une diminution de la taille des territoires (H8B, tableau 1). Notre objectif était d'évaluer si la disponibilité des ongulés, la compétition intraspécifique, la taille de la meute, la densité humaine ou les actions de contrôle létales ont affecté la taille du territoire des meutes de loups vivant au Montana en 2008 et 2009. Nous avons utilisé des données de localisation des meutes contenant des loups équipés de colliers VHF et GPS. Nous avons ajusté la taille des territoires estimés des meutes contenant seulement des loups à collier VHF, en utilisant les données de localisation des meutes contenant simultanément des colliers VHF et GPS, fournissant un grand échantillon pour tester nos hypothèses.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Zone d'étude

Notre zone d'étude comprenait l'ouest du Montana (centre approximatif de la zone d'étude: 46°35'N, 112°02'W) où se trouvent la majorité des loups de l'Etat (Sime et al. 2010). Le Montana occidental se compose de grandes vallées entrecoupées de montagnes et une partie nord des Montagnes Rocheuses des États-Unis avec 80 sommets dépassant 3 385 m (Foresman 2001).

### Estimation des territoires des meutes de loups

Depuis 1995, le personnel du Fish and Wildlife Service des États-Unis et les services de la faune des parcs du Montana (MFWP) ont été déployés de manière rentable, pour poser des Colliers VHF sur les membres de meutes de loups (Fish and Wildlife Service des États-Unis et al. 2010). En 2008 et 2009, 67 meutes de loups dans le Montana  $\geq 1$  loup équipé de collier VHF (Sime et al., 2010). Les colliers GPS, cependant, sont mieux adaptés que les colliers VHF pour fournir des estimations des territoires, parce qu'ils permettent la collecte d'un plus grand nombre de localisations et par tous les temps (Ballard et al., 1998). Nous avons donc déployé des colliers GPS dans les meutes situées dans tout l'ouest du Montana au printemps, en été et en automne, de 2008 à 2009. Pour déterminer quelle meute porterait un collier GPS, nous avons exclu celles qui quittaient régulièrement la zone d'étude, puis nous avons sélectionné des meutes qui englobaient la gamme des facteurs écologiques pouvant influencer la taille du territoire des meutes (par exemple, la densité de proies et le couvert forestier).

Nous avons obtenu les estimations des limites et des tailles de territoire à l'aide des données de localisations des

colliers GPS. Certaines meutes avaient à la fois des membres porteurs de colliers GPS et VHF. Pour ces meutes, nous avons utilisé les estimations GPS pour évaluer si les territoires estimés à l'aide de la VHF étaient comparables et donc utiles pour les analyses, malgré le nombre de localisations par collier inférieures au nombre minimum accepté pour l'estimation précise des territoires (Ballard et al. 1998; Girard et al. 2002).

## RÉSULTATS

### Estimation des territoires des meutes de loups

Neuf loups et 5 loups étaient équipés de colliers GPS en 2008 et 2009, respectivement. Six loups à collier ont dispersés de la meute dans lesquelles ils étaient rattachés, 7 sont morts de causes anthropiques (par exemple, tir illégal, abattu légalement, ou frappé en voiture), et 6 colliers ont cessé de transmettre les coordonnées GPS avant <1 an. Néanmoins, les loups munis de colliers GPS de 9 meutes ont fourni 8 à 12 mois de données de localisation à l'intérieur d'un territoire établi. Le nombre de localisations annuelles pour ces 9 meutes variait de 793 à 2 872 avec une moyenne de 1 737 ( $SE = 234,7$ ), la taille des territoires ont varié de 206,1 à 1 651,9 km<sup>2</sup> avec une moyenne de 556,4 km<sup>2</sup> ( $SE = 145,43$ ).

Trente-six meutes de loups contenaient  $\geq 1$  loup à collier VHF ont été localisé  $\geq 10$  fois au cours de 2008-2009. Six de ces meutes contenaient à la fois des loups à collier VHF et GPS. Toutes les meutes avaient  $\geq 75\%$  de chevauchement entre leurs territoires entre 2008 et 2009; par conséquent, nous avons combiné les sites 2008 et 2009 pour l'estimation de la taille du territoire. Le nombre d'emplacements VHF pour ces 6 meutes variait de 10 à 27 avec une moyenne de 18 ( $SE = 3,0$ ), et la taille du territoire variait de 122,5 à 797,4 km<sup>2</sup> avec une moyenne de 445,3 km<sup>2</sup> ( $SE = 97,15$ ). Malgré le nombre de localisations beaucoup plus faible avec la télémétrie VHF, les tailles de territoire estimées en utilisant les emplacements VHF et GPS étaient généralement similaires ( $\beta_1 = 1,35$ ,  $SE = 0,47$ , IC 95% = 0,43-2,27, Figure 1). Par conséquent, nous avons estimé la taille des territoires pour les 30 meutes avec collier VHF. Pour ces meutes, le nombre de localisations VHF ont varié de 10 à 28 avec une moyenne de 17 ( $SE = 1,0$ ). La taille des territoires variait de 193,6 à 1 771,2 km<sup>2</sup> pour une moyenne de 583,4 km<sup>2</sup> ( $SE = 56,41$ ). L'estimation de tailles de territoires en utilisant les emplacements GPS et VHF était normalement distribuée. La superficie moyenne des territoires était de 599,8 km<sup>2</sup> ( $n = 38$ ;  $SE = 59,73$ ), et le nombre d'emplacements ne permettait pas de prévoir la taille du territoire ( $F_{1,36} = 0,19$ ,  $R^2 = 0,01$ ,  $P = 0,67$ ), indiquant que les estimations du territoire VHF n'étaient pas biaisées ( $\beta_1 = 20,03$ ,  $SE = 0,08$ , IC à 95% = 20,19-0,13).

### Analyses

Le succès des récoltes de wapitis et la couverture forestière corrélés ( $r_s = 0,65$ ,  $P < 0,05$ ,  $n = 38$ ); nous avons gardé la couverture forestière pour les analyses ultérieures, car il y avait une plus grande taille de l'effet univarié. Le top GLM ( $w_i = 0,30$ ), qui incluait le terrain avec relief, la concurrence intraspécifique, le nombre de contrôles létaux, et la densité humaine, était seulement 1,4 fois plus soutenu que le deuxième modèle classé, qui comprenait également la taille

de la meute (tableau 2). Le top GLM, cependant, était le seul modèle dans l'ensemble avec  $\Delta AIC \leq 4$  qui n'incluait aucune covariable avec un IC à 95% chevauchant 0,0 (tableau 2); donc, nous avons utilisé ce modèle comme notre top model et n'a pas modélisé la moyenne. Le GLM supérieur avait un bon ajustement du modèle ( $F_{4,33} = 17,11$ ,  $R^2 = 0,68$ ) et a montré que la taille du territoire a augmenté de 351,2 km<sup>2</sup> ( $SE = 14,48$ ) avec chaque augmentation de 1 unité de rugosité de terrain, et augmenté de 142,4 km<sup>2</sup> ( $SE = 30,10$ ) avec tous les contrôles létaux, a augmenté de 12,7 km<sup>2</sup> ( $SE = 5,18$ ) avec un loup supplémentaire / km<sup>2</sup>, et a diminué de 32,7 km<sup>2</sup> ( $SE = 4,63$ ) avec chaque meutes voisines par 1 000 km<sup>2</sup> de taille de territoire (Tableau 2). La densité humaine, les contrôles létaux et la concurrence intraspécifique étaient les covariables les plus importantes pour expliquer la variation de la taille des territoires des meutes de loups ( $\sum w_i = 1,0$ ), suivi de près par la robustesse du terrain ( $\sum w_i = 0,92$ ), puis la taille de la meute ( $\sum w_i = 0,47$ ), la couverture forestière ( $\sum w_i = 0,21$ ) et l'abondance des cerfs ( $\sum w_i = 0,19$ ).

Pour tous les modèles du modèle principal, les effets de la compétition intraspécifique, du couvert forestier et la taille de la meute était négative et les effets du relief du terrain, les contrôles létaux et la densité humaine étaient positifs (tableau 2). La directionnalité de ces paramètres était conforme à nos hypothèses et a pu soutenir une de nos 2 hypothèses pour la taille de la meute et les contrôles létaux (Tableau 1). L'effet de l'abondance des cerfs, cependant, n'était pas cohérent avec notre hypothèse (tableau 1) car elle a changé entre positif et négatif dans l'ensemble du modèle supérieur (tableau 2). La couverture forestière, la taille de la meute et l'abondance des cerfs ont tous eu de faibles effets sur la taille du territoire parce que les IC à 95% pour leurs coefficients respectifs se chevauchaient systématiquement 0,0 (tableau 2).

## DISCUSSION

Nous avons évalué les facteurs écologiques qui pourraient potentiellement expliquer la variation de la taille du territoire de 38 meutes de loups situées dans tout l'ouest du Montana. Nous avons trouvé que les tailles de territoire étaient associées non seulement à la concurrence intraspécifique (c'est-à-dire la densité des meutes) et la disponibilité des ressources (par exemple, les ongulés sauvages), mais aussi à des facteurs extrinsèques telles que les menaces de la survie des membres de la meute (par exemple, par la mortalité anthropique). Comme nous l'avons supposé, les tailles de territoire étaient positivement liées au relief du terrain. Nous avons supposé que le relief représentait des coûts énergétiques dépensés pour une meute pour trouver, poursuivre et tuer avec succès leurs proies. Si notre hypothèse était valide, alors nos résultats suggèrent que l'augmentation du relief (c'est-à-dire, le coût), a diminué la vulnérabilité des proies et donc la biomasse des proies disponibles (P). Cette diminution de la biomasse des proies disponibles, ressource limitante pour les populations de loups (Fuller et al., 2003; Messier, 1985; Al. 2006), alors des territoires plus vastes ont probablement fourni plus de proie pour compenser les coûts de capture des proies en terrain accidenté. La relation négative observée entre le couvert forestier et la taille du

territoire était également cohérente avec notre hypothèse. Ce qui suggère que lorsque la couverture forestière augmente, la biomasse représentée par les ongulés disponibles pour les loups (**P**) augmente aussi, leur permettant d'avoir des territoires plus petits en raison de la grande disponibilité des proies. L'évidence de la relation négative entre la couverture forestière et la taille du territoire était cependant relativement incertaine (IC à 95% pour le coefficient inclus 0, tableau 2); la faible relation peut exister parce que la majorité des loups est actuellement située dans la partie ouest de l'État, qui est très boisé. Si notre hypothèse est correcte, quand les loups commenceront à établir des meutes dans l'Est du Montana, où la couverture forestière est limitée, alors la couverture forestière pourrait devenir un déterminant de la taille des territoires plus important. Nous prédisons que les tailles de territoire dans l'Est du Montana devraient être plus grande que celles de l'Ouest du Montana.

Nous avons trouvé que la biomasse de cerfs, représentée par le succès des chasseurs (humains) dans la récolte de cerfs mâles, avait une ambiguë et faible relation avec la taille du territoire des meutes de loups (l'estimation de  $\beta$  était à la fois positifs et négatifs, IC à 95% pour les coefficients inclus 0; Tableau 2). Nous avons supposé que la récolte de cerfs communs représentait la biomasse de cerfs. Si cette hypothèse était valide, alors nos résultats suggèrent que la biomasse absolue de cerfs n'a pas été aussi importante que la biomasse de cerfs réellement disponible pour les loups, comme nous l'avons modélisé en utilisant le relief du terrain. Si la biomasse du cerf était élevée et relativement uniformément réparti à travers l'ouest du Montana, puis la variation de la vulnérabilité du cerf à la prédation à travers le paysage devrait avoir une plus forte relation avec la taille du territoire que la biomasse. A l'avenir, cependant, si la biomasse du cerf diminue avec l'augmentation de la densité de loups, il pourrait devenir un déterminant plus important de la taille du territoire comme trouvé dans d'autres études (Fuller et al., 2003; Jedrzejewski et al., 2007). Alternativement, si notre hypothèse n'était pas valide, alors il est possible que le succès de récolte par les humains était fonction de l'accès aux lieux occupés par les ongulés (par exemple, la proximité de densités humaine, distance par rapport aux routes, etc.), la météo ou la réglementation de la récolte au lieu des densités de cerfs. Nous n'avons pas analysé l'effet de la densité de wapitis sur la taille du territoire parce que le succès de récolte du mâle et le couvert forestier étaient corrélés ( $r = 0,65$ ). Cette corrélation fournit un certain soutien pour notre hypothèse, qu'il y avait une relation positive entre la couverture forestière et la biomasse de wapitis disponible pour les loups (Oakleaf et al., 2006); cette corrélation, cependant, peut simplement refléter que les chasseurs sont plus abondant dans les zones boisées de l'ouest du Montana.

Comme nous l'avons supposé, les tailles de territoires étaient négativement liées à la concurrence intraspécifique, représentée par le nombre de meutes environnantes par rapport à la taille du territoire. Nous supposons que la concurrence intraspécifique affectait la quantité d'énergie qu'une meute a dû dépenser directement ou indirectement pour défendre son territoire par rapport aux meutes voisines (-

T- Mech et Boitani 2003). Si cette hypothèse est valide, alors nos résultats suggèrent que si la concurrence intraspécifique a augmenté, alors les coûts de la territorialité ont également augmenté. Les tailles de territoires étaient négativement liées à la taille de la meute, mais les preuves à l'appui de cette relation était faible (IC 95% pour le coefficient inclus 0, tableau 2). Ce faible effet fournit un soutien minimal pour une relation entre la taille de groupe et la taille du territoire (Fuller 1989, Mech et al. 1998), ajoutant peu au débat pour savoir si la taille du territoire est positivement (Grinnell et al., 1995) ou négativement (Creel et Creel 1995) influencée par la taille du groupe.

Notre étude a été la première à démontrer une association fortement positive entre la densité humaine et les témoins létaux et la taille du territoire d'un grand carnivore. Les loups ont tendance à éviter les zones à forte densité humaine en raison du risque accru de la mortalité anthropique (Murray et al., 2010); donc, nous avons supposé que les ongulés dans ces zones étaient relativement indisponibles. Pour que l'équation 2 soit vraie, les territoires avec de fortes densités humaines devraient être plus grands en taille pour compenser la perte de disponibilité des ongulés. L'impact des contrôles létaux sur les meutes de loups est moins bien compris et, contrairement à la densité humaine, les contrôles létaux n'entraînent pas l'évitement de certaines zones pour les autres membres de la meute (M. Jimenez, Etats-Unis Service de la faune, pers. comm.). Nous avons émis l'hypothèse que les contrôles létaux pourraient rendre une meute plus vigilante (c.-à-d. augmenter **E**), augmenter les coûts de défense du territoire (**T**) en raison de la réduction du nombre de défenseurs, ou simplement être associée à des zones avec de faibles densités de proies (ongulés sauvages) (c.-à-d. **P**), aboutissant dans chaque cas à des territoires relativement étendus. Alternativement, nous avons émis l'hypothèse que si la taille du territoire est positivement liée à la taille de la meute, les prélèvements létaux pourraient entraîner de petits territoires. Notre analyse a montré une forte relation positive entre les contrôles létaux et la taille du territoire; nous pouvons donc rejeter l'hypothèse **H8B**. Bien que nous ayons proposé quelques explications sur le lien positif entre la taille du territoire et les retraits létaux, le mécanisme derrière cette relation reste floue. D'une part, la relation peut être corrélative, où les contrôles létaux se produisent dans des endroits de faibles densités d'ongulés sauvages; ainsi, la densité des proies, et non pas les contrôles létaux, pourraient conduire la taille des territoires. Cependant, nos tests de colinéarité parmi nos variables explicatives n'ont pas détecté de corrélation négative entre la densité des proies et les suppressions létales qui seraient attendues si cette relation était vraie. Alternativement, les prélèvements létaux pourraient affecter directement les loups (c'est-à-dire en augmentant **E** ou **T**), par d'autres moyens, peut-être en dehors du cadre coûts/avantages utilisé, que nous n'avons pas considéré (par exemple, en changeant la dynamique sociale au sein des meutes par l'élimination des individus reproducteurs ou d'autres membres expérimentés de la meute).