

Marquage territorial des meutes de loups dans la forêt vierge de Bialowieza (Pologne)

WOLF PACK TERRITORY MARKING IN THE BIAŁOWIEŻA PRIMEVAL FOREST (POLAND)

by

**K. ZUB^{1,2)}, J. THEUERKAUF^{1,3,4)}, W. JĘDRZEJEWSKI¹⁾, B. JĘDRZEJEWSKA¹⁾,
K. SCHMIDT¹⁾ and R. KOWALCZYK^{1,5)}**

¹⁾ Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, 17-230 Białowieża, Poland;

³⁾ Wildlife Biology and Management Unit, Department of Ecosystem and Landscape Management, Munich University of Technical Sciences, 85354 Freising, Germany;

⁴⁾ Current address: International Centre of Ecology, Polish Academy of Sciences, ul. Bełzka 24, 38-700 Ustrzyki Dolne, Poland)

Behaviour 140, 635-648

Résumé

Nous avons analysé les données sur le marquage du territoire par l'urine, les excréments et le grattage du sol par des loups (*Canis lupus*) appartenant à quatre meutes dans la forêt vierge de Bialowieza, en Pologne. Les objectifs étaient de déterminer : (1) la variation saisonnière des taux de marquage, (2) la signification des différents types de marquage dans la démarcation du territoire, et (3) la relation entre la distribution spatiale du marquage des loups et leur utilisation du territoire. Le radiopistage continu et le suivi ultérieur dans la neige des loups munis de colliers ont été les principales méthodes utilisées. Les taux de dépôt des excréments ont montré peu de variation dans le temps et l'espace, alors que les taux de marquage par l'urine et les griffes au sol ont montré une grande variation saisonnière et spatiale. Les taux de marquage urinaire et de grattage au sol étaient les plus élevés pendant la saison froide (octobre-mars) et atteignaient leur maximum pendant la saison des amours, en janvier et février. L'intensité du marquage n'augmentait pas avec le nombre de loups dans une meute, et les taux de marquage par individu étaient les plus élevés chez les loups se déplaçant seuls ou en couple. Les taux de marquage moyens par km de piste étaient faibles dans les zones centrales des territoires, et augmentaient lorsque les loups s'approchaient des limites. Cependant, les densités de marquage (nombre de marques par km²) augmentaient au centre du territoire (en raison de l'utilisation intense de la zone centrale par la meute), et dans les zones périphériques, qui délimitent d'autres territoires (en raison de l'activité de marquage accrue des loups lorsqu'ils se déplacent le long de la limite du territoire). Nos résultats ne confirment pas le modèle du « bol olfactif » du marquage du territoire des loups, car les marques ne sont pas distribuées de manière égale le long des limites du territoire. Au contraire, les marques étaient concentrées dans des « points chauds » plus vulnérables à la pénétration d'intrus (limite du territoire) ou plus précieux pour les propriétaires (voisinage des tanières de reproduction).

INTRODUCTION

Le **marquage olfactif** est un aspect important de la communication olfactive chez les mammifères. Ce comportement est probablement né d'une réaction à un environnement ou à des situations non familières, mais il a acquis de nombreuses fonctions sociales au cours de l'évolution (Kleiman, 1966). Les loups *Canis lupus* marquent leur territoire pour affirmer leur dominance, dans le cadre

d'une relation de couple, pour atteindre une synchronisation reproductive, pour l'orientation spatiale et le maintien du territoire, et pour marquer les caches de nourriture vides (Peters & Mech, 1975 ; Rothman & Mech, 1979 ; Harrington, 1981 ; Asa et al., 1984 ; Paquet & Fuller, 1990 ; Paquet, 1991 ; Vila et al., 1994). Le marquage olfactif chez les loups et autres canidés implique l'urination, la défécation et les sécrétions des glandes anales dirigées vers des objets spécifiques, généralement bien visibles. Le grattage du sol est une forme de marquage qui, en plus de l'information olfactive, implique un signe visible. Les animaux qui marquent adoptent souvent des postures particulières qui transmettent des messages visuels aux autres individus. Sans information sur la posture adoptée par l'animal, il est difficile de déterminer si la miction et la défécation ont des caractères comportementaux ou éliminatoires (Bekoff, 1979 ; Paquet & Fuller, 1990). **De plus, les taux de marquage urinaire sont contrôlés par les hormones et varient donc selon les saisons** (Asa et al., 1990). Les taux de marquage sont également influencés par la présence de divers stimuli tels que les marques précédentes, les marques d'autres congénères, les points de repère visibles et les nouveaux objets ou odeurs, ainsi que par un terrain propice au grattage (Kleiman, 1966 ; Peters & Mech, 1975).

Chez de nombreuses espèces de mammifères, le marquage est lié à la défense du territoire (Macdonald, 1980 ; Gosling, 1982 ; Hutchings et al., 2001). Comme l'établissement et le maintien des marques impliquent un coût, les animaux ne sont pas en mesure de marquer l'ensemble du territoire. Au lieu de cela, un nombre limité de marques doit être placé de manière à maximiser les chances d'être détecté par les congénères (Gosling & Roberts, 2001*a*). Le schéma de distribution des marques au sein des territoires varie en fonction des contraintes économiques et a été bien décrit pour de nombreuses espèces de mammifères (revue : Gosling & Roberts, 2001*b*). Chez les loups, la fonction principale du marquage est le maintien du territoire (Peters & Mech, 1975 ; Paquet & Fuller, 1990 ; Paquet, 1991), et différents schémas de distribution des sites de marquage ont été suggérés pour cette espèce. Peters & Mech (1975) ont proposé un modèle de « bol olfactif », où les marques sont plus nombreuses le long des périphéries qu'au centre du territoire. Bowen & Cowan (1980) ont suggéré un modèle similaire pour les coyotes *Canis latrans* mais les études de Barrette & Messier (1980) n'ont pas apporté de soutien. De même, Paquet & Fuller (1990) ont remis en question la pertinence d'un tel modèle pour les loups, car ils n'ont pas trouvé de différences dans la fréquence des marques entre les périphéries et les centres des territoires des loups dans le parc national du Mont-Riding, aux Etats-Unis.

Dans cet article, nous rapportons les résultats d'une étude de radio-pistage et de suivi de la neige sur les loups, menée dans une grande forêt de l'Est de la Pologne (voir Okarma et al., 1998 ; Jedrzejewski et al., 2001, pour plus de détails). Nous présentons des données sur le marquage des loups, et les mettons en relation avec les domaines vitaux connus et d'autres informations sur l'écologie des loups dans la zone d'étude. Les principaux objectifs de l'étude étaient de : (1) déterminer les facteurs qui affectent les taux de marquage en différentes saisons, (2) estimer l'importance des différents types de marquage pour la démarcation du territoire, et (3) détecter toute relation entre la distribution spatiale du marquage des loups et l'intensité de l'utilisation du territoire.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

La forêt primaire de Bialowieza (BPF, 52°30'-53°N, 23°30'-24°15'E) couvre 1450 km² et est située à la frontière entre la Pologne et la Biélorussie. C'est la forêt de cette taille, la mieux préservée d'Europe tempérée. L'étude a été menée dans la partie Polonaise du FBP (595 km²), qui se compose de peuplements gérés (récoltés et replantés) et d'une partie protégée (le parc national de Bialowieza, couvrant 100 km²).

...

METHODES GENERALES

En 1996-1999, nous avons radiopisté 11 loups appartenant à 4 meutes, désignées dans le texte comme le parc national de Bialowieza (BNP), Ladzka, Lesna I et Lesna II, formées de 2 à 7 individus selon les années. La meute Lesna II a été fondée en 1997/98 par un couple de loups, qui a quitté la meute Lesna I ; leurs aires de répartition se sont largement chevauchées au cours de l'année suivante (voir Jedrzejewski et al., 2001, 2002, pour plus de détails). Les meutes radiopistées étaient voisines d'autres groupes de loups, à l'exception des lisières nord-ouest de la forêt de Bialowieza. Les radiolocalisations ont été effectuées à des intervalles de 15 minutes, généralement au cours de sessions de radiopistage continu qui ont duré de 2 à 9 jours et ont été menées par une équipe d'observateurs travaillant par roulement de 8 heures. La distance moyenne entre l'observateur et les loups était de 940 m, et la présence d'un observateur n'avait aucun effet sur l'activité ou les mouvements du loup suivi (Theuerkauf & Jedrzejewski, 2002). Pendant le radiopistage, lors du suivi des routes forestières, ainsi que lors de tout travail en forêt ancienne, nous avons cartographié toutes les marques olfactives visibles, et enregistré le type de marquage (urine, crottes, griffures), le nombre de marques, la localisation du marquage (route, carrefour, forêt) et, lorsque cela était possible, le nombre estimé de loups. Pendant les périodes d'enneigement (novembre-avril), nous avons suivi les loups porteurs de colliers émetteurs dans la neige et enregistré toutes les marques visibles dans la neige. Le nombre d'animaux suivis, l'habitat, le type et le lieu de marquage, le nombre de marques, parfois aussi la cible du marquage (tronc, rondin, poteau en bois ou en béton, côté de la route, etc.) ont été notés. La longueur de la piste du loup a été mesurée au pas ou par GPS. Nous n'avons pas essayé de faire la distinction entre la miction à pattes levées (RLU) et la miction accroupie (SQU). Dans de nombreux cas, cependant, les marques d'urine étaient accompagnées de griffures, ce qui indique un caractère comportemental plutôt qu'éliminatoire de la miction.

Nous avons obtenu 34 181 radio-localisations de loups (241 en 1996, 11 543 en 1997, 15 907 en 1998 et 6 490 en 1999). Pour la meute BNP, nous avons recueilli 10 820 localisations, pour la Ladzka 10 967, pour la meute Lesna I 7 569, et pour la meute Lesna II 4 825 localisations. Nous avons enregistré 418 marques (285 griffures, 95 urines et 38 crottes) lors des radiopistages et autres travaux des anciens en forêt. En 1996-1999, nous avons suivi les loups dans la neige à 109 occasions (10 pendant la saison hivernale de 1996/97, 52 en 1997/98, 44 en 1998/99 et 3 en décembre 1999), ce qui représente 475 km de pistes de loups. La distance moyenne du pistage continu dans la neige était de 4,35 km (SD 2,83). Pendant toutes les sessions de pistage dans la neige, nous avons enregistré 1035 marques de loups (413 griffures, 521 marques d'urine et 101 excréments). Ces données ont été utilisées pour estimer le nombre moyen de marques par 1 km de piste.

Toutes les radio-localisations et toutes les marques ont été analysées avec le programme Tracker (Radio Locations Systems). La distribution spatiale des marques a été analysée en utilisant la méthode Kernel. Les territoires ont été exprimés sous forme de polygones convexes minimaux avec 100% des localisations (MCP 100%) et MCP comprenant 75, 50, et 25% des localisations. Les 4 zones résultantes (chacune comprenant 25% des localisations) au sein du MCP 100% ont été numérotées de 1 (zone centrale) à 4 (zone la plus externe). Dans chaque zone, nous avons analysé la densité de marquage (exprimée en nombre de marques par 1 km²), ainsi que les taux de marquage (nombre de marques par rapport au temps passé par les loups dans chaque zone). Nous avons en outre divisé tous les échantillons de suivi dans la neige en deux groupes : le premier comprenant les itinéraires dans la partie principale du territoire (MCP 90%) et le second, comprenant les itinéraires le long de l'itinéraire de l'animal (au-delà du MCP 90%). Nous avons analysé les taux de marquage dans ces deux zones, exprimés en nombre de marques pour 1 km de piste de loup. Les échantillons de traces de neige qui traversaient les deux zones ont été exclus de l'analyse. La relation entre la taille de la meute de loups et les taux de marquage enregistrés lors du suivi de la neige a été analysée à l'aide de deux mesures : le nombre moyen de marques par meute et par individu.

RESULTATS

Les taux de marquage des loups étaient élevés pendant la saison froide, et ont atteint un pic pendant la saison des amours, en janvier-février (Fig. 1). Le nombre de griffures a augmenté progressivement à partir d'octobre, a atteint un pic en janvier (1,9 griffures/km de piste de loup) et a diminué rapidement en février et mars. Entre avril et septembre, l'intensité des griffures au sol, exprimée en nombre de griffures pour 1 000 radio-localisations, était faible et plutôt stable. Le marquage urinaire a suivi un schéma saisonnier similaire, le nombre de marques pour 1 km de piste de loup étant le plus élevé en février (3,0 marques/km) (Fig. 1). Le nombre de crottes (moyenne \pm SE) trouvées pendant le pistage de la neige n'a pas montré de variation distincte de novembre à avril ($0,30 \pm 0,06$ crottes/km, $N = 109$).

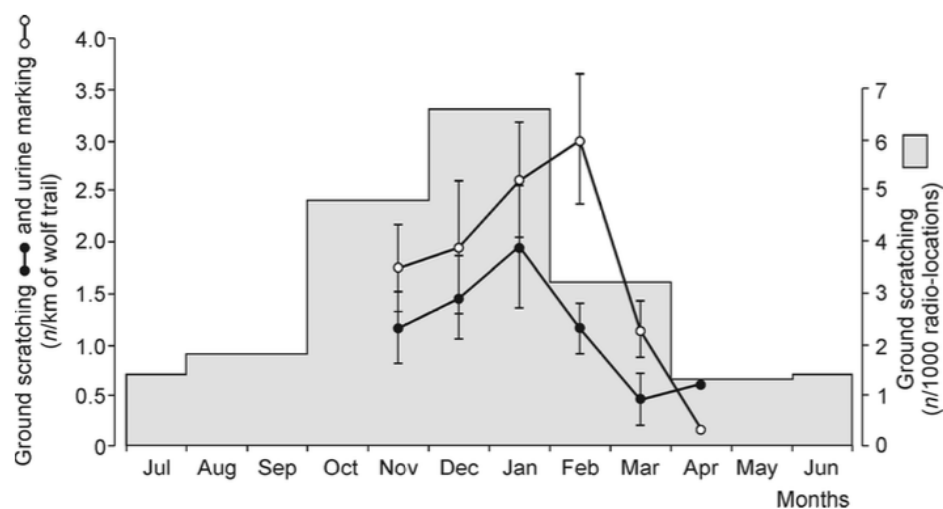


Fig. 1. Variation saisonnière des taux de marquage des loups *Canis lupus* porteurs de colliers radio dans la forêt primaire de Bialowieza (E Pologne). Les données ont été collectées lors du radio-pistage de 4 meutes en 1996-1999 ($N = 1453$ enregistrements de marquage couvrant l'année entière) et par le suivi des loups dans la neige (1996-1999, novembre-avril, 475 km au total). Ces dernières données sont présentées sous forme de valeurs moyennes \pm SE. Le marquage au sol est présenté en nombre pour 1000 radio-localisations (année entière) et en nombre pour 1 km de piste de loup (saison froide). Le marquage par l'urine est exprimé uniquement en nombre/1 km de piste de loup (saison froide)

Les taux de marquage par meute ne dépendaient pas du nombre de loups dans une meute (test de Kruskal-Wallis, $N = 102$, $H = 5,65$, $p = 0,2$) (Fig. 2). Cependant, le nombre par individu des trois types de marques était significativement plus élevé chez un loup seul et/ou des paires voyageant ensemble que dans des meutes de 3-5 loups (test de Kruskal-Wallis, $N = 102$, $H = 12,7$, $p = 0,01$) (Fig. 2).

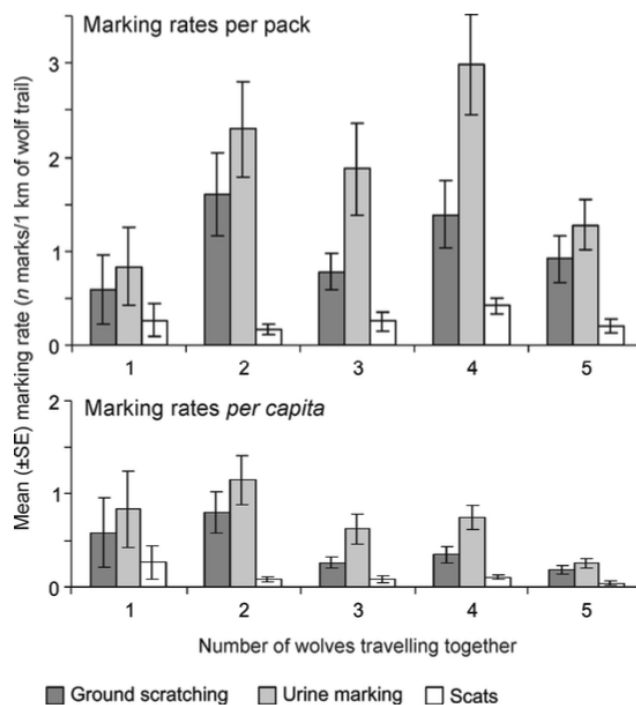


Fig. 2. Taux de marquage (moyenne \pm SE) calculés par meute de loups et par individu. Données recueillies par le suivi de la neige, les longueurs totales des pistes des loups varient de 24 km pour un seul loup à 176 km pour une meute de 4 loups

Nous avons analysé la répartition des marques dans les quatre zones du territoire des meutes, chacune comprenant 25% des localisations, depuis la zone centrale jusqu'à la ceinture périphérique la plus éloignée. La superficie moyenne (\pm SE) des zones centrales était de $7,5 \pm 3,7$ km² (3% du domaine vital), les deuxièmes zones $26,0 \pm 5,9$ km² (11%), les troisièmes $60,7 \pm 10,9$ km² (26%), et les quatrièmes zones périphériques $144,0 \pm 18,8$ km² (60%). Le nombre de marques augmente généralement des parties intérieures des territoires vers les bords (Fig. 3). Cependant, la densité des marques (nombre de marques par km²) a soit diminué vers les périphéries (crottes), soit n'a pas différé entre les quatre zones (grattage, marquage urinaire) (Fig. 3). La densité des marques d'urine était la plus élevée dans la deuxième zone ($0,87 \pm 0,26$ marques/km²) et la densité des griffures était similaire dans la première et la deuxième zone ($0,56 \pm 0,3$ et $0,58 \pm 0,28$ griffures/km²). La densité de crottes était 8 fois plus élevée ($1,46 \pm 0,86$ crottes/km²) dans la première zone que dans les autres zones. La densité totale de marquage était la plus élevée dans la zone centrale ($2,45 \pm 0,82$ marques/km²), et diminuait progressivement vers les bords. En comparant la superficie de chaque zone, la densité des marques était plus élevée que prévu dans les zones 1-3 et plus faible que prévu dans la zone 4 (test G , $G = 55,80$, $df = 3$, $p < 0,0001$). Cette différence était statistiquement significative pour chacun des trois types de marques (G de 11,4 à 49,8, $p < 0,01$).

Bien que la proportion de temps que les loups passaient dans chaque zone était la même (25%), le taux de marquage relatif par rapport à l'unité de temps était plus faible que prévu dans les parties

intérieures du domaine vital, et **plus élevé en périphérie** ($G = 34,5$, $df = 3$, $p < 0,0001$ pour les marques d'urine ; $G = 42,4$, $p < 0,0001$ pour les griffures), à l'exception des excréments, qui étaient distribués de manière égale dans toutes les zones ($G = 4,4$, $p = 0,8$) (Fig. 3). **Par conséquent, les loups déposaient des marques d'urine et grattaient plus fréquemment, lorsqu'ils visitaient les zones périphériques des territoires.**

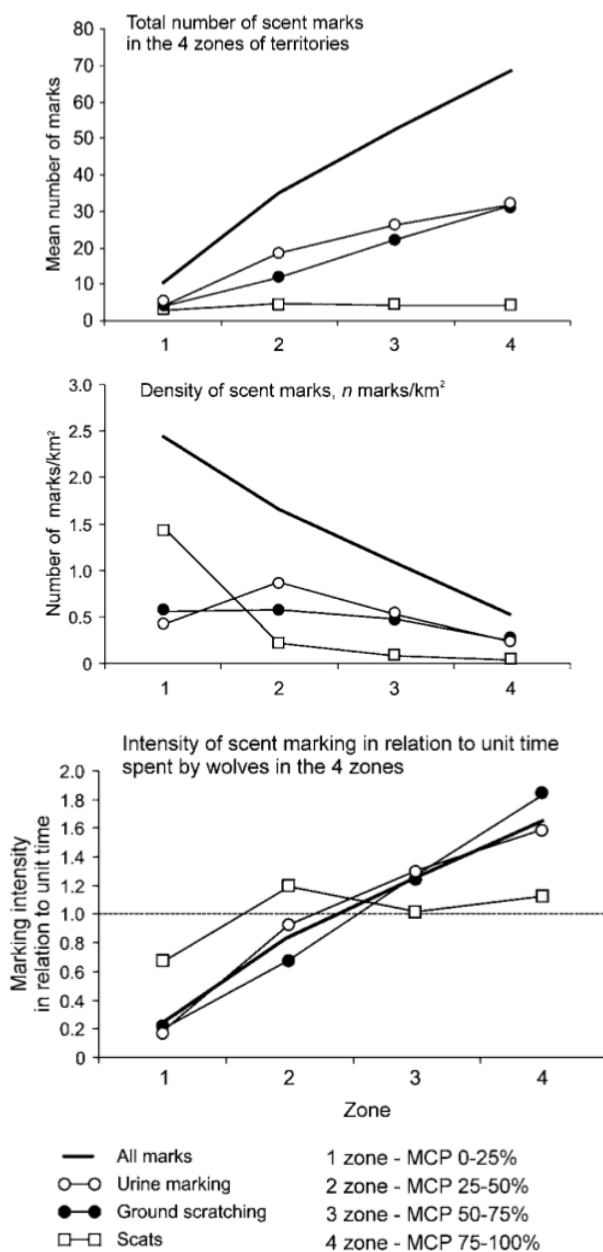


Fig. 3. Nombre de marques olfactives dans quatre zones de territoires de loups (valeurs moyennes pour toutes les meutes). Chaque zone comprend 25% des radio-localisations. Le panneau supérieur présente le nombre moyen de marques dans les quatre zones. Le panneau du milieu montre la densité des marques olfactives dans chaque zone. Le panneau inférieur présente l'intensité du marquage olfactif par rapport au temps passé par les loups dans les zones (taux de marquage de 1 = proportionnel à 25% du temps passé par les loups dans chaque zone)

La longueur moyenne (\pm SE) des suivis dans la neige effectuée dans les parties principales des territoires, comprenant 90% des radio-localisations ($3,95 \pm 0,33$ km, $N = 57$ sections, longueur totale 224,9 km) était comparable à celle des zones périphériques ($4,15 \pm 0,49$ km, $N = 24$, longueur totale 99,5 km). Les taux de marquage à l'urine et de grattage étaient plus élevés dans les périphéries que dans les parties principales, bien que la différence ne soit pas statistiquement significative

(Tableau 1). Le nombre de crottes déposées par 1 km de piste était similaire dans les deux zones (Tableau 1). En se basant sur les données de sessions de radiopistage continues (suivies d'un suivi dans la neige), nous avons pu enregistrer directement le changement de comportement des loups lorsqu'ils se déplacent de la partie principale de leur territoire vers sa limite. Pour 6 sessions de radiopistage (d'une durée de 3 à 8 jours), nous avons calculé les valeurs moyennes de marquage les jours où les loups étaient proches de la limite du territoire ainsi que les jours précédant et suivant ces périodes (Tableau 1). Dans tous les cas, les zones périphériques pénétrées par les loups jouxtaient les territoires d'autres meutes. Les taux de grattage du sol et de marquage urinaire ont augmenté de manière significative (test U de Mann-Whitney, $U = 141$ et 103 , respectivement, $p < 0,001$). Le nombre de crottes laissées par 1 km de piste n'a pas changé ($U = 309$, $p = 0,8$). Lorsque les loups se sont approchés de la limite du territoire, leur taux de marquage (toutes les marques additionnées) a été multiplié par 3,5 (Tableau 1).

TABLEAU 1. Taux de marquage

Part of territory	Ground scratching	Urine marks	Scats	Sum of all marks
Snow tracking — pooled data				
MCP 90%	0.92 (± 0.18)	1.58 (± 0.19)	0.27 (± 0.06)	2.74 (± 0.34)
Peripheries	1.31 (± 0.49)	2.04 (± 0.58)	0.28 (± 0.08)	3.63 (± 1.07)
Continuous radio-tracking sessions and snow tracking				
MCP 90%	0.33 (± 0.08)	1.27 (± 0.22)	0.39 (± 0.08)	1.61 (± 0.23)
Peripheries	1.80 (± 0.37)	4.09 (± 0.87)	0.35 (± 0.12)	5.89 (± 0.97)

Les zones comprenant 75% des emplacements de marques (tracées à l'aide de la méthode Kernel) ont été comparées à la distribution des radiolocalisations et des chevauchements des domaines vitaux des 4 meutes de loups (Fig. 4). Les densités de marques étaient les plus élevées au centre des territoires des loups, ainsi que dans certaines zones où les territoires voisins se chevauchaient. Cette dernière situation était particulièrement manifeste dans les meutes Ladzka et BNP, qui se chevauchaient davantage que les autres meutes. De plus, la zone frontalière de ces deux meutes était située dans une forêt contiguë sans caractéristiques de terrain manifestes. On a enregistré nettement moins de marquage territorial entre les meutes Ladzka et Lesna, et entre les meutes BNP et Lesna. Dans les deux cas, les zones frontalières entre les meutes comprenaient des barrières spatiales visibles évitées par les loups : une route bitumée de 20 km avec un trafic assez important, une voie ferrée parallèle (non active depuis le début des années 1900) et la grande clairière avec le village de Bialowieza (Fig. 4).

La plupart des marquages effectués par les deux meutes Lesna I et Lesna II issues d'une meute maternelle et étroitement liées génétiquement (W. Jedrzejewski et collaborateurs, données non publiées) se sont concentrés dans les zones centrales de leurs territoires, qui se chevauchaient largement. Les meutes BNP, Lesna I et II étaient voisines d'autres meutes de loups dans la partie Biélorusse de la FBP, mais la frontière de l'État Polonais-Biélorusse a été une large ceinture de sol défriché et labouré et une haute clôture de fils barbelés. Nous n'avons enregistré le franchissement de la frontière par nos loups qu'à quelques endroits.

Les loups utilisant souvent les routes pour se déplacer, la distance moyenne (\pm SE) des traces de neige sur les routes ($4,98 \pm 0,44$ km ; distance totale des traces de neige 220,7 km) était plus longue que dans la forêt ($3,02 \pm 0,34$ km, total 84,7 km). Le type d'itinéraire a influencé la proportion de

marques laissées par les loups lors de leurs déplacements (Tableau 2). Les loups ont griffé plus souvent sur les routes que dans la forêt ($U = 336, p = 0,001$). En revanche, ils ont laissé plus de crottes en forêt ($U = 459, p = 0,07$). Lors de leurs déplacements sur les routes forestières, les loups ont laissé une plus grande proportion de marques de toutes sortes aux carrefours (62% des griffures au sol, 57% des marques d'urine et 56% des excréments enregistrés sur les routes).

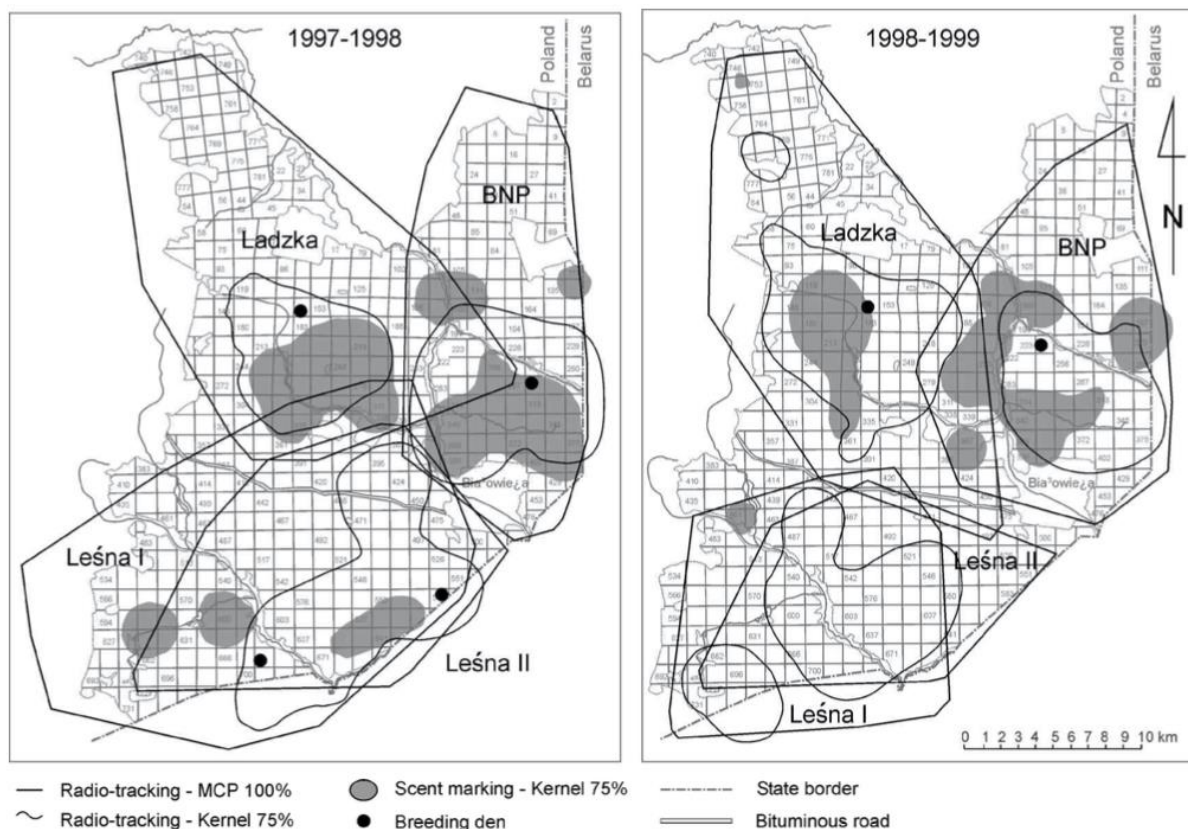


Fig. 4. Zones à forte densité de marques (marquage urinaire et grattage du sol) dans les territoires des loups. Territoires : MCP 100% et Kernel 75% basés sur les radio-localisations obtenues du 1^{er} novembre 1997 au 31 octobre 1998 et du 1^{er} novembre 1998 au 31 octobre 1999. Marques : Kernel 75% tracé à partir des données recueillies pendant les saisons froides (1^{er} nov. - 30 avr., enregistrements regroupés pour toutes les meutes)

TABLEAU 2. Intensité du marquage par les loups dans la FBP en fonction du type d'itinéraire de déplacement

Travel route	Ground scratching	Urine marks	Scats	Sum of all marks
Forest	0.60 (± 0.23)	2.54 (± 0.61)	0.40 (± 0.10)	3.54 (± 0.73)
Roads and paths	1.43 (± 0.24)	2.08 (± 0.33)	0.15 (± 0.04)	3.65 (± 0.53)

Tous les types de marques olfactives sont présentés en nombre d'indice pour 1 km de piste du loup (\pm SE)

DISCUSSION

Les taux de marquage des loups vivant dans la FBP étaient similaires à ceux rapportés en Amérique du Nord (Peters & Mech, 1975 ; Paquet & Fuller, 1990). Cependant, les taux de grattage au sol étaient beaucoup plus élevés dans notre étude. La taille et la structure des meutes de loups étaient similaires dans la FBP et dans les études nord-Américaines, donc la composante visuelle de ce comportement, soulignée par Bekoff (1979), ne peut expliquer à elle seule la différence. L'une des fonctions du grattage est de laisser un signal durable, ce qui nécessite une surface solide pour assurer la durabilité des marques. La nature de la surface peut également stimuler les loups à gratter. Les observations de Barrette & Messier (1980) qui rapportent une influence positive de la présence de neige durcie sur la fréquence de grattage des coyotes soutiennent cette hypothèse. Le FBP, avec

son réseau dense de routes forestières, offre de bonnes conditions pour des marquages durables. Cependant, nous ne sommes pas en mesure d'expliquer pourquoi les loups habitant la FBP ont laissé plus de griffures par rapport aux loups nord-Américains.

A l'exception des excréments, les taux de marquage ne dépendaient pas de la taille des meutes de loups. Ceci contraste avec les études sur le marquage des loups en Amérique du Nord (Peters & Mech, 1975 ; Paquet, 1991), dans lesquelles le nombre de marques et le nombre de loups étaient fortement corrélés. Dans notre étude, le nombre par individu était le plus élevé pour les loups seuls et les paires. Le nombre d'urines par individu, rapporté par Peters & Mech (1975), était également le plus élevé chez les paires de loups voyageant ensemble (les marques faites par les loups seuls n'ont pas été enregistrées). Les recherches sur les loups sauvages (Peters & Mech, 1975) et les observations de loups captifs (Woolpy, 1968) suggèrent que les griffures et les urinations à pattes levées sont principalement associées aux loups dominants.

Nos observations sur la distribution spatiale des indices ne sont pas cohérentes avec le modèle du « bol olfactif » proposé par Peters & Mech (1975), dans lequel la densité des marques était la plus élevée et également distribuée le long des bords du territoire. Dans notre étude, la plus forte densité de marques a été observée au centre et à certains endroits le long des bords des territoires des loups. Le modèle présenté par Peters & Mech (1975) était basé principalement sur des observations de deux meutes, entourées d'autres territoires. Nos investigations indiquent que les loups minimisent les coûts de marquage olfactif en plaçant des marques uniquement le long des frontières partagées avec d'autres meutes (Fig. 4). Nos résultats soutiennent l'idée introduite par Gosling & Roberts (2001a) que les animaux marquent les parties les plus précieuses de leur territoire. Nous supposons que le marquage est associé à un compromis énergétique, de sorte que les loups ne peuvent généralement pas marquer l'ensemble de leur territoire. Les loups réduisent les coûts de marquage en se déplaçant sur des pistes et des routes traditionnelles et en concentrant leurs indices sur les limites du territoire et aux carrefours routiers. Nous suggérons que les taux de marquage varient en fonction du risque de pénétration par d'autres meutes, car dans notre zone d'étude, les loups ne marquaient intensivement que les limites des domaines vitaux voisins d'une autre meute. Les loups peuvent également être incités à marquer plus intensément les frontières en raison des marquages effectués par d'autres meutes. Un schéma similaire de distribution des marques a été observé chez certains ongulés mâles, qui marquaient plus souvent les frontières partagées avec des congénères (Roberts & Lowen, 1997 ; Brashares & Arcese, 1999).

L'influence du type d'itinéraire sur la proportion des différents types d'indice de présence des loups était différente des résultats rapportés par Peters & Mech (1975). Dans leur étude, les loups ont laissé plus de marques d'urine sur les routes que dans la forêt, mais les densités de crottes et de griffures étaient similaires dans les deux habitats. Nous n'avons pas constaté de différences entre les taux de dépôt d'urine le long des routes et dans la forêt. Le taux d'urination légèrement plus élevé dans la forêt peut s'expliquer par la plus grande disponibilité de cibles (arbres). Comme discuté ci-dessus, les taux de grattage peuvent dépendre de la nature de la surface, ce qui expliquerait les taux de grattage plus élevés sur les routes forestières. Nos résultats confirment les observations de Peters & Mech (1975) qui ont constaté qu'une grande partie des panneaux laissés le long des routes étaient placés aux carrefours. On peut supposer que les croisements de routes offrent non seulement de meilleures conditions pour les marquages, mais augmentent également leurs chances d'être découverts par les conspécifiques.

Lorsqu'ils se déplacent dans leur domaine vital, les loups doivent prendre des décisions stratégiques sur les endroits à marquer afin de trouver un compromis optimal entre l'effet et le coût. Par conséquent, un modèle expliquant les schémas de marquage doit prendre en compte les contraintes économiques. Dans notre étude, les taux de marquage par unité de temps que les loups passent dans une partie donnée de leur domaine vital augmentent vers les limites du domaine vital. Le modèle du « bol olfactif » (Peters & Mech, 1975) propose que le marquage dissuade les intrus potentiels et que, par conséquent, les loups doivent délibérément marquer le long des frontières du territoire. Au lieu de cela, nous proposons un modèle de « points chauds » soulignant le rôle informatif du marquage du territoire. Selon notre modèle, les loups augmentent le taux de marquage sur leurs pistes habituelles dans les parties du territoire qui ont le plus de valeur pour eux ou qui sont les plus vulnérables aux intrus. Une telle répartition spatiale des marques réduit les coûts associés au marquage mais permet aux intrus d'identifier les résidents et d'éviter les rencontres antagonistes (comp. Gosling, 1982 ; Gosling & Roberts, 2001 *b*). Dans notre zone d'étude, les zones les plus précieuses pour les propriétaires de territoires étaient les environs des tanières, alors que les zones les plus vulnérables pour les intrus étaient les bords des territoires voisins d'autres meutes de loups.