

## Marquage territorial à l'odeur et pro-œstrus dans une population sauvage de loups gris (*Canis lupus*) en recolonisation dans le centre du Wisconsin

### The Canadian Field-Naturalist

#### Territorial scent-marking and proestrus in a recolonizing wild Gray Wolf (*Canis lupus*) population in central Wisconsin

RICHARD P. THIEL<sup>1,\*</sup> and PHILIP D. DEWITT<sup>2</sup>

<sup>1</sup>7167 Deuce Road, Tomah, Wisconsin 54660 USA

<sup>2</sup>Science and Research Branch, Ministry of Natural Resources and Forestry, Peterborough, Ontario K9J 3C7 Canada

\*Corresponding author: old2toes@gmail.com

Thiel, R.P., and P.D. DeWitt. 2022. Territorial scent-marking and proestrus in a recolonizing wild Gray Wolf (*Canis lupus*) population in central Wisconsin. Canadian Field-Naturalist 136(3): 254–261. <https://doi.org/10.22621/cfn.v136i3.2907>

#### Résumé

Le loup gris (*Canis lupus*) utilise le marquage olfactif pour communiquer son statut reproducteur, sa dominance et ses limites territoriales. Malgré son importance pour la reproduction et la dynamique de la meute, les informations sur le marquage olfactif et le pro-œstrus dans les populations de loups sauvages sont limitées à une poignée d'endroits. Nous avons estimé le **taux de marquage territorial** par l'odeur et la probabilité de pro-œstrus dans une population de loups gris en cours de recolonisation, à proximité de l'aire de répartition méridionale de l'espèce, dans l'est de l'Amérique du Nord. Une analyse de 221 meutes de données de suivi montre que l'ajout progressif d'une meute de loups augmente les taux de marquage de 3,4%, alors que l'augmentation du nombre de loups dans une meute diminue les taux de marquage de 12,1%. Les taux de marquage olfactif ont ensuite augmenté de 1,9 fois/km pendant la recolonisation à 3,0 fois/km une fois la population saturée. Nous avons observé des preuves de pro-œstrus du 19 décembre au 14 mars, la probabilité la plus élevée de pro-œstrus se situant autour du 6 février, après un pic de marquage autour du 26 janvier. Des observations répétées d'urines sanglantes au sein de meutes individuelles suggèrent que le pro-œstrus dure en moyenne 27,9 jours. Notre étude révèle le rôle de la croissance de la population sur les comportements territoriaux et fournit une base pour les études explorant le rôle de la variation géographique et temporelle sur les comportements territoriaux et reproductifs chez les loups.

#### INTRODUCTION

La communication est reconnue depuis longtemps comme un processus important dans le développement et le maintien des liens sociaux et la transmission du statut de reproduction. Le loup gris (*Canis lupus*) utilise le marquage olfactif pour faciliter la formation de couples, synchroniser la parade nuptiale et l'accouplement, identifier les reproducteurs et les dominants, et maintenir les limites spatiales entre des meutes territoriales voisines (Mech et Peters 1977 ; Rothman et Mech 1979 ; Harrington et Asa 2003 ; Mech et Boitani 2003). Chez les couples reproducteurs, les mâles urinent généralement les pattes levées (RLU) et les femelles les pattes fléchies (FLU), bien que ces animaux utilisent également les postures d'urination debout (STU) et accroupie (SQU) (Asa et al. 1985). La progéniture immature et

les mâles et femelles sous-dominants urinent normalement en position debout et accroupie, respectivement (Peters et Mech 1975 ; Mech et Peters 1977 ; Rothman et Mech 1979 ; Asa et al. 1985, 1990). Les marques olfactives des subordonnés et de la progéniture sont interprétées comme étant généralement éliminatoires, alors que les marques olfactives du couple reproducteur (RLUs, FLUs) sont associées à la défense territoriale (ci-après, marques olfactives territoriales ; Peters et Mech 1975 ; Mech et Peters 1977 ; Rothman et Mech 1979 ; Mech et Boitani 2003 ; Packard 2003 ; Mech et McIntyre 2022).

Le **proœstrus** chez les loups femelles matures est associé à des pertes vaginales sanglantes et l'urine sanglante peut être utilisée pour identifier si une femelle est en pro-œstrus (Seal et al. 1979 ; Asa et al. 1985, 1990 ; Asa 1995 ; Packard 2003). Le pro-œstrus durerait de 14 à 45 jours avec un début et une durée variable selon les individus (Young et Goldman 1944 ; Seal et al. 1987 ; Asa et al. 1990). Chez les loups en captivité, la décharge sanguine dure entre  $15,7 \pm 4,2$  SD et  $27 \pm 6,5$  SD jours (Young et Goldman 1944 ; Seal et al. 1979, 1987 ; Asa et al. 1990 ; Esquivel et al. 1993 comme cité dans Alonso-Spilsbury et al. 2006), le pro-œstrus s'étendant de décembre à mars (Asa et al. 1990). Schmidt et al. (2008) ont rapporté des preuves de pro-œstrus chez les loups gris sauvages de mi-janvier à mi-mars, avec un pic en février.

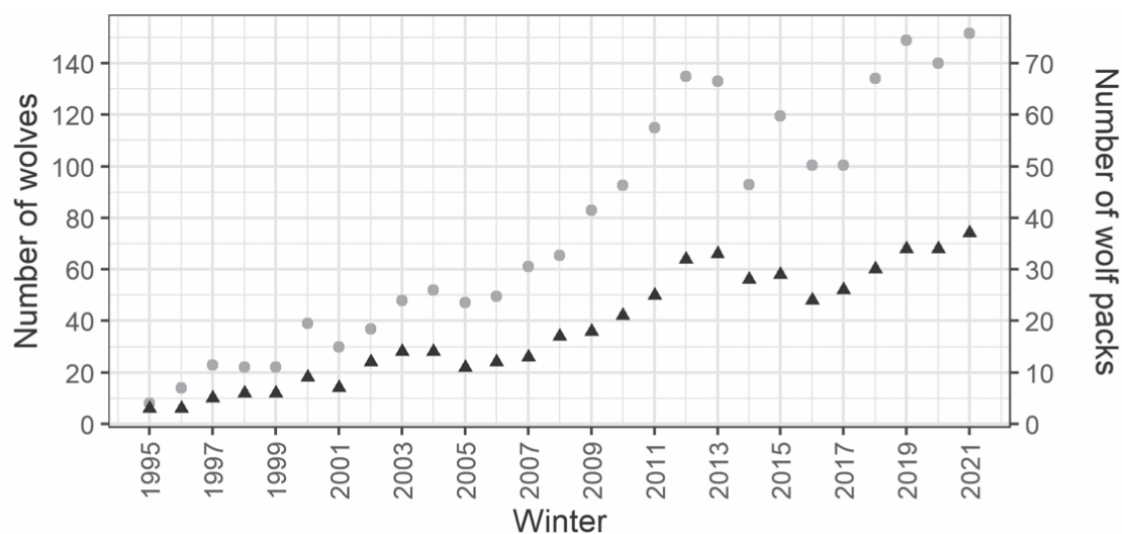
Les informations sur le comportement de marquage olfactif et le pro-œstrus chez les loups sauvages sont limitées à une poignée d'endroits (Peters et Mech 1975 ; Rothman et Mech 1979 ; Zub et al. 2003 ; Schmidt et al. 2008). Des études antérieures ont évalué la variation spatiale des comportements territoriaux et reproductifs dans des populations saturées ; l'étude du marquage olfactif territorial dans une population en voie de recolonisation offre une opportunité unique d'évaluer comment la croissance de la population influence ces mêmes comportements.

Nous avons étudié le marquage olfactif et le pro-œstrus pendant 20 ans dans une population sauvage de loups gris en voie de recolonisation, près de la limite la plus méridionale de l'aire de répartition dans l'est de l'Amérique du Nord. **Nous documentons le type et l'étendue saisonnière des marques olfactives et des urines sanglantes, et nous estimons l'effet de la taille de la population, de la taille de la meute et du jour de l'année sur les comportements territoriaux de marquage olfactif et la probabilité du pro-œstrus des loups dans la région de la forêt centrale (CFR) du centre-ouest du Wisconsin, aux États-Unis.** Notre étude révèle de nouvelles perspectives sur la relation entre la **croissance** de la population de canidés et la **territorialité**, et fournit une base pour de futures recherches évaluant la variation géographique et temporelle des comportements territoriaux et reproductifs chez les loups.

## METHODES

La zone d'étude de 7155 km<sup>2</sup> est située sur un lit de lac glaciaire centré sur 44,3733°N, 90,4974°W. Cette région se compose de sols sableux qui abritent de nombreux marais et tourbières étendus ainsi que des forêts de chênes (*Quercus* spp.), de pins (*Pinus* spp.) et de trembles (*Populus* spp.). Les loups ont disparu de la région après la colonisation Européenne et ont commencé à recoloniser au début des années 1990 (Thiel 1993). La population de loups est initialement passée de huit loups dans trois meutes en 1995 à 135 loups dans 32 meutes en 2012, avant de se stabiliser à environ 100-150 loups dans 26-36 meutes (Figure 1).

La densité routière moyenne dans la RFC est de 1,29 km/km<sup>2</sup>, cependant, les meutes de loups ont établi des territoires avec une densité routière moyenne comprise entre 0,84 et 1,00 km/km<sup>2</sup> (Thiel et al. 2009 ; Simpson 2019). Pour une description plus détaillée de la zone d'étude, voir Thiel et al. (2009) et Simpson (2019).



**Figure 1.** Le nombre de loups gris (*Canis lupus*) dans la région de la forêt centrale, Wisconsin, USA, d'après les données du Wisconsin Department of Natural Resources. Le nombre de meutes est représenté par des triangles noirs et le nombre de loups par des points gris

### Collecte de données

Des enquêtes hivernales sur les traces ont été menées par des employés formés et des citoyens bénévoles après les chutes de neige entre les hivers 1994-1995 et 2017-2018 (Thiel et al. 2009 ; Wydeven et al. 2009 ; Thiel 2018). Chaque hiver, les pisteurs ont cherché des signes de loup le long des routes et des sentiers labourés en conduisant lentement dans des blocs d'enquête désignés. Les données recueillies comprenaient la date, la distance parcourue, l'identité de la meute de loups, le nombre de loups comptés et la longueur des pistes suivies par les loups, ainsi que le nombre et les types de marques olfactives rencontrées (Wydeven et al. 2009). Les marques olfactives ont été identifiées en inspectant la position des traces de loups par rapport à l'urine. Par exemple, l'urine est projetée latéralement à la direction du déplacement avec une patte arrière levée pendant la RLU et projetée vers le bas avec une patte arrière légèrement levée pendant la FLU. Aucune patte arrière n'est levée pendant le SQU ou le STU, cependant, les pattes arrière sont écartées beaucoup plus que le corps pendant le premier mais pas le dernier (Asa et al. 1985). La présence de sang dans l'urine, preuve d'une femelle sexuellement mature en pro-œstrus (Peters et Mech 1975 ; Rothman et Mech 1979 ; Harrington et Asa 2003 ; Schmidt et al. 2008 ; Wydeven et al. 2009), a également été enregistrée.

Nous avons résumé 20 ans de données d'enquête sur les traces hivernales fournies par R.P.T. et trois personnes qui ont coordonné les volontaires au nom du Wisconsin Department of Natural Resources. Ces données s'étendent de novembre 1996 à février 1999, et de janvier 2002 à mars 2018. La collecte de données au début de l'hiver a diminué au fur et à mesure que l'étude progressait, nous avons donc limité notre étude aux données recueillies après le 14 décembre. Pour comparer nos enquêtes aux études précédentes, nous avons considéré les RLU, les urines à double patte levée (RLU2), les RLU avec rayures et les RLU2 avec rayures

comme des marques olfactives territoriales. Les études des pistes hivernales du Wisconsin rapportent les FLUs comme des RLU parce que les deux marques olfactives sont difficiles à distinguer dans certaines conditions, ainsi nos analyses incluent les marques olfactives territoriales des deux sexes. L'urine sanglante peut se trouver soit dans les marques olfactives territoriales, soit dans les SQU éliminatoires, nous avons donc considéré les deux comme des preuves du pro-œstrus. Chaque rencontre d'un segment de piste de loup contigu a été définie comme un événement au cours duquel le nombre de marques olfactives a été enregistré par type. Nous avons attribué une distance de suivi de 0,16 km aux événements où les loups ne faisaient que traverser une route.

## Analyses statistiques...

## RESULTATS

Soixante-treize volontaires ont parcouru 26 213 km au cours de la période de 20 ans, ce qui a permis de recueillir 221 données de meutes. Un total de 1301 marques olfactives territoriales ont été enregistrées le long de 642 km de pistes de loups et ont accumulé 562 événements d'échantillonnage (Tableau 1). Les taux de marquage hivernal naïf étaient en moyenne de 2,3 marques/km (fourchette de 0 à 20). En raison des protocoles de suivi, toutes les pistes de loups étaient associées à au moins une route et les segments de pistes plus longs traversaient souvent plusieurs routes.

**Tableau 1.** Marques olfactives territoriales et urinations accroupies par type le long de 642 km de pistes de loups gris (*Canis lupus*) dans la région de la forêt centrale, Wisconsin, USA

	RLU	RLU <sup>2</sup>	RLU with Scratch	RLU <sup>2</sup> with Scratch	SQU	Total
No blood	663	419	97	42	80	1301
Blood	49	30	1	3	7	90
Total	712	449	98	45	87	1391

Note : RLU = urination jambes levées et jambes fléchies, RLU<sup>2</sup> = double urination jambes levées et jambes fléchies, SQU = urination accroupie

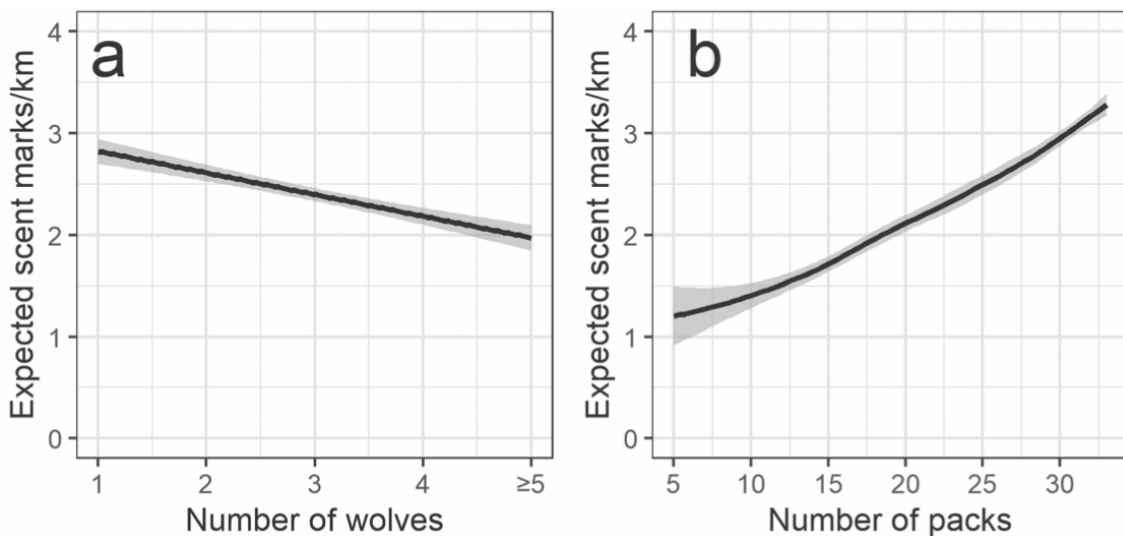
En **hiver**, le nombre moyen de marques olfactives territoriales/km était lié au nombre de loups dans une meute, au nombre de meutes dans la RFC et au jour de l'année (Tableau 2). Le modèle le plus parcimonieux indique que les loups devaient marquer en moyenne 2,4 fois/km (fourchette 0,9-4,6). L'ajout progressif d'un loup réduit les marques olfactives territoriales/km de 12,1% ( $P < 0,01$  ; Figure 2a) et l'ajout progressif d'une meute de loups augmente les marques olfactives/km de 3,4% ( $P < 0,01$  ; Figure 2b ; Tableau 3). Nous avons exploré différentes ondes sinusoïdales et constaté que le taux moyen de marques olfactives territoriales dans le modèle le plus parcimonieux atteignait un pic autour du 26 janvier.

Les volontaires ont enregistré 90 urines sanglantes au cours de 66 événements d'échantillonnage (Tableau 1) entre le 19 décembre et le 14 mars (Figure 3). Des observations répétées d'urines sanglantes au cours d'un même hiver ont été observées dans six groupes sur sept hivers. La durée du début à la fin était en moyenne de  $27,9 \pm 18,9$  jours SD ( $n = 7$  ; plage de 8 à 58 jours). Nos données indiquent que le pro-œstrus a atteint son pic autour du 6 février (Figure 4) et n'était pas lié au nombre de meutes (Tableaux 2 et 3). Nous avons observé sept SQU avec des signes de pro-œstrus (Tableau 1). Le rapport entre les SQU et les marques olfactives territoriales était similaire lorsque le pro-œstrus était évident (8,4%) et

lorsqu'il ne l'était pas (6,4%). Rien n'indique que le taux de SQU/km augmente avec la taille de la meute ( $P = 0,272$ ).

**Tableau 2.** Sélection de modèles pour les taux de marquage olfactif territorial (TSM) et le pro-œstrus chez le loup gris (*Canis lupus*), dans la région de la forêt centrale, Wisconsin, USA. Les covariables incluent le nombre de loups dans un événement (loup), le nombre de meutes dans la zone d'étude (meutes), et le nombre de jours depuis le 1er décembre (jours). Le marquage territorial à l'odeur a été modélisé comme un processus de Poisson, tandis que le pro-œstrus a été modélisé comme un processus binomial. Le nombre de variables ( $K$ ), l'AIC, la différence entre les valeurs AIC ( $\Delta AICc$ ) et les poids AIC ( $w$ ) sont fournis pour chaque modèle

Model	Covariates	$K$	AIC	$\Delta AIC$	$w$
TSM	wolf + packs + sine(day)	5	2513.8	0.0	0.94
	wolf + packs	4	2519.2	5.4	0.06
	packs + sine(day)	4	2533.2	19.4	0.00
	packs	3	2535.6	21.8	0.00
	wolf + sine(day)	4	2569.3	55.5	0.00
	wolf	3	2580.5	66.7	0.00
	sine(day)	3	2584.0	70.2	0.00
	null	2	2592.0	78.2	0.00
Proestrus	day + day <sup>2</sup>	5	666.5	0.0	0.81
	sine(day)	4	670.0	3.5	0.14
	null	3	672.9	6.4	0.03
	packs	4	674.3	7.8	0.02



**Figure 2.** Le taux moyen de marques olfactives territoriales/km par le loup gris (*Canis lupus*) de décembre à mars en fonction a. de la taille de la meute et b. du nombre de meutes dans la zone d'étude. La moyenne estimée et l'IC à 95% sont représentés respectivement par une ligne noire et un ombrage gris

## DISCUSSION

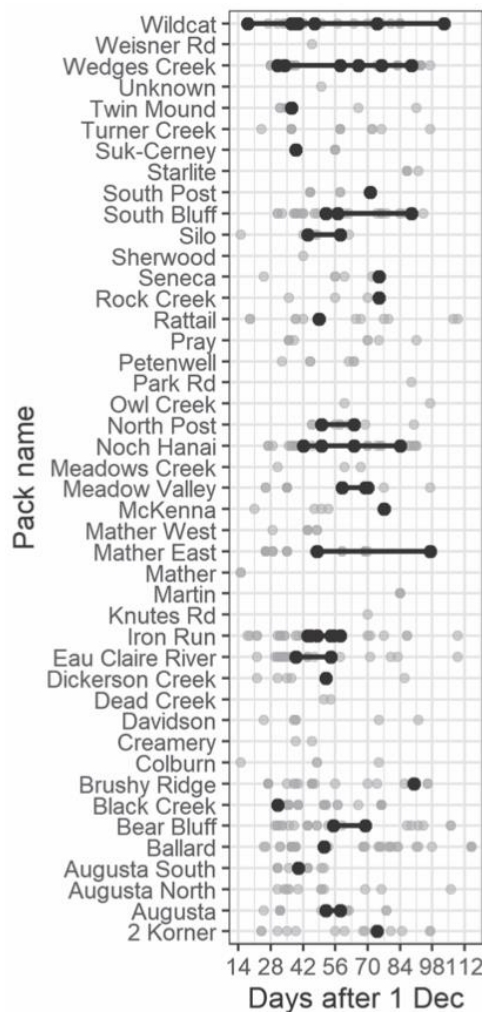
Les marques olfactives territoriales ont atteint leur maximum au cours de la troisième semaine de janvier, ce qui est plus tôt que ce qui a été rapporté par Zub et al. (2003) et par Peters et Mech (1975) qui ont signalé des pics à la fin février à des latitudes d'environ 8° et 3° plus au nord que notre zone d'étude, respectivement. Le nombre de marques olfactives territoriales a augmenté pendant la recolonisation, avec un taux moyen attendu de 1,9 marque/km (plage de 0,9-3,6) pendant la phase de recolonisation et de 3,0 marques/km (plage de 1,3-4,6) une fois saturée. Ces taux sont similaires à ceux enregistrés au milieu de l'hiver en Pologne (1,2-3,0 marques/km ; Zub et al. 2003 ; Bojarska et al. 2020), au Minnesota (1,7-3,4 marques/km ; Peters et Mech 1975) et au Manitoba (1,2-1,7 marques/km ; Paquet



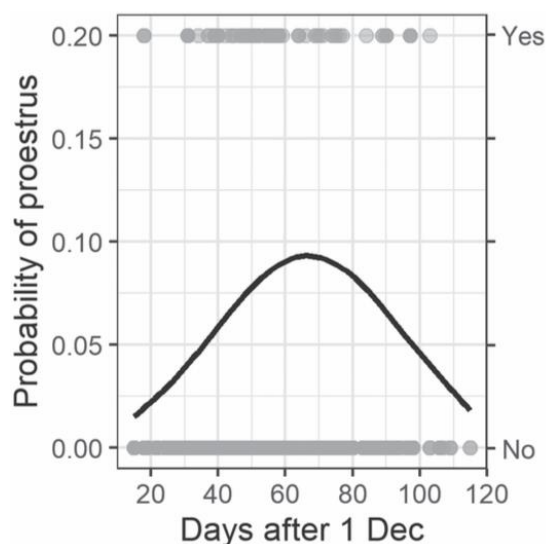
1991). Les taux de marquage olfactif sont souvent plus élevés le long des routes (Rothman et Mech 1978 ; Stepniaik et al. 2020) mais les volontaires n'ont pas collecté d'informations spatiales détaillées reliant les pistes de loups aux routes, nous n'avons donc pas pu évaluer de manière fiable le rôle des routes sur le comportement territorial.

**Tableau 3.** Modèles à effets mixtes les plus soutenus reliant les taux de marquage olfactif territorial (TSM) au nombre de loups gris (*Canis lupus*) dans un événement de suivi (loup), au nombre de meutes dans la zone d'étude (meutes), et reliant la probabilité de pro-œstrus au nombre de jours depuis le 1er décembre (jours). La variance estimée ( $\sigma$ ) associée à l'interception aléatoire est indiquée pour chaque modèle

Model	Parameter	Estimate	SE	z value	P (> z )
TSM	Intercept	0.3725	0.1460	2.5507	0.011
	wolf	-0.1138	0.0247	-4.6104	< 0.001
	packs	0.0333	0.0044	7.6401	0.008
	sine(day)	0.0858	0.0321	2.6718	< 0.001
	$\sigma$	0.0694			
	Proestrus	Intercept	-2.7339	0.1163	-23.5154
scale(day)		8.8446	4.4992	1.9658	0.049
scale(day) <sup>2</sup>		-12.1534	4.9185	-2.4710	0.014
$\sigma$		< 0.001			



**Figure 3.** L'occurrence du pro-œstrus dans les marquages olfactifs territoriaux du loup gris (*Canis lupus*) du 14 décembre au 26 mars par meute de loups. Les points noirs sont des marques olfactives avec des preuves de pro-œstrus, les lignes noires sont la première et la dernière date où le pro-œstrus a été observé dans la même meute, et les points gris représentent l'effort d'échantillonnage



**Figure 4.** La probabilité moyenne de pro-œstrus chez le loup gris (*Canis lupus*) du 14 décembre au 26 mars. La moyenne estimée est représentée par une ligne noire et les observations brutes indiquent si les marques olfactives individuelles contenaient du sang

Nous avons constaté que les loups augmentaient le marquage olfactif en réponse à la croissance de la population, indépendamment de la taille de la meute. Des études précédentes indiquent que les loups augmentent le marquage dans les zones de conflits potentiels (Peters et Mech 1975 ; Zub et al. 2003). Le marquage olfactif du territoire et d'autres indices olfactifs pourraient transmettre des informations sur la taille des meutes de loups occupant des territoires ou sur leur volonté de défendre un territoire. Il s'agit d'une information importante pour le maintien d'espaces compétitifs, car un nombre supérieur de meutes, ainsi que la présence de mâles et d'individus plus âgés, dirigés par des individus dominants, influencent souvent l'issue des rencontres agressives au sein d'une meute (Cassidy et al. 2015, 2017). Notre étude montre que les meutes de loups vivant dans des paysages saturés investissent plus d'énergie pour défendre leurs territoires, alors que celles qui vivent dans des paysages non saturés peuvent réallouer cette énergie à d'autres activités. Nous supposons que les taux plus élevés observés chez les couples nouvellement formés dans une population de loups saturée proviennent de leur besoin de s'affirmer, car la plupart des couples dans de telles situations doivent usurper de l'espace dans les zones interstitielles entre les territoires de meute existants (Rothman et Mech 1979). Des recherches supplémentaires seraient nécessaires pour évaluer la relation entre la disponibilité des ressources, la formation des meutes, leur taille et le marquage olfactif.

Nos résultats sont cohérents avec les études montrant que les taux de marquage diminuent initialement avec l'augmentation de la taille de la meute (Peters et Mech 1975 ; Zub et al. 2003) et augmentent ensuite lorsque la taille de la meute dépasse cinq individus (Peters et Mech 1975 ; Paquet 1991). Nous pensons que le déclin initial est dû au fait que les petites meutes doivent marquer leur territoire de manière assertive pour usurper ou maintenir l'espace tout en évitant les confrontations physiques, tandis que l'augmentation ultérieure peut être liée à la composition de la meute. Le marquage territorial est associé aux individus dominants (98% ; Peterson et al. 2002) et les petites meutes sont souvent composées de seulement deux adultes reproducteurs et de leurs petits. Étant donné que la RLU apparaît pour la première fois à la puberté, qui survient généralement à l'âge de 22 mois (Ranson et Beach 1985 ; Asa et Valdespino 1998), les grandes meutes peuvent tout simplement compter

plus d'adultes physiologiquement et comportementalement équipés pour marquer leur territoire que les petites meutes.

La saison des urines sanglantes observée (19 décembre au 14 mars) se compare favorablement à celles rapportées au Minnesota (4 janvier au 24 février ; Rothman et Mech 1978) et en Pologne (12 janvier au 22 mars ; Schmidt et al. 2008). **Le pro-œstrus de plusieurs meutes de loups du centre du Wisconsin a duré en moyenne 27,9 jours et a atteint son pic début février, ce qui est cohérent avec les observations faites chez les loups captifs et sauvages** (Seal et al. 1979, 1987 ; Asa et al. 1990 ; Esquivel et al. 1993, cités par Alonso-Spilsbury et al. 2006). Cependant, les mécanismes à l'origine de la variabilité entre les individus, les meutes voisines et les populations restent insaisissables. La phénologie reproductive des loups est positivement corrélée avec des latitudes plus basses, des altitudes plus basses, des étés plus chauds et des hivers plus chauds (Mech 2002 ; Joly et al. 2018 ; Mahoney et al. 2020), qui sont souvent associés à une productivité primaire et secondaire accrue. Il existe un soutien variable pour les gradients latitudinaux dans la reproduction des ongulés à travers les espèces et les échelles (Sigouin et al. 1997 ; Stoner et al. 2016 ; Neumann et al. 2020), indiquant que la variation géographique de la reproduction des loups n'est pas fortement liée à la parturition des ongulés. Les loups de l'ouest de l'Amérique du Nord ont retardé la mise au terrier après des années de productivité primaire élevée et de fortes précipitations automnales et hivernales, mais n'ont pas ajusté les dates de mise au terrier sur une période de 18 ans lorsque le début de la saison de croissance a avancé de 14,2 jours (Mahoney et al. 2020). **Le fait que les loups ne parviennent pas à synchroniser la reproduction avec le début du printemps suggère que le comportement de reproduction est hautement conservé et que d'autres processus ou indices stimulent le pro-œstrus chez les loups femelles (par exemple, la photopériode ou la condition physique hivernale).** Nous supposons que la phénologie de la reproduction varie en fonction des schémas à long terme de la disponibilité des ressources et suggérons que la mise en relation des mesures géographiques et interannuelles de la disponibilité des proies et de l'état corporel avec le pro-œstrus, la reproduction, la mise au terrier et le succès de la reproduction peut faire la lumière sur les mécanismes de reproduction chez les canidés.