

Espacement des meutes de loups : le hurlement comme mécanisme d'espacement indépendant du territoire dans une population territoriale

Behav Ecol Sociobiol (1983) 12:161–168

**Behavioral Ecology
and Sociobiology**
© Springer-Verlag 1983

Wolf Pack Spacing: Howling as a Territory-Independent Spacing Mechanism in a Territorial Population

Fred H. Harrington^{1*} and L. David Mech^{2**}

¹ Division of Biological Sciences, State University of New York, Stony Brook, New York 11794, USA

² US Fish and Wildlife Service, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland 20708, USA

Received August 20, 1982 / Accepted November 27, 1982

Résumé

Le hurlement est l'un des principaux moyens d'espacer les populations de loups. La relation entre les réponses d'une meute aux hurlements (réponses, mouvements) et sa localisation dans son domaine vital a été étudiée en utilisant des hurlements simulés par l'homme dans une population territoriale du nord-est du Minnesota. Les résultats indiquent que les réponses sont **indépendantes** de l'emplacement de la meute, ou de l'emplacement de la meute et de la simulation de hurlement par rapport au centre du territoire. Ces résultats indiquent que le hurlement est un mécanisme d'espacement **indépendant** du territoire, qui entraîne l'utilisation de territoires exclusifs lorsqu'il est couplé à un attachement fort au site tout au long de l'année, mais avec des **zones tampons flottantes**, exclusives, autour des meutes migratrices.

INTRODUCTION

La **territorialité** est un phénomène très répandu qui permet un accès facile à des ressources cruciales, économiquement défendues (Brown 1964), qui varient d'une espèce à l'autre (Hinde 1956). L'exclusivité peut résulter d'un déplacement actif des intrus ou d'un évitement passif des voisins. Certaines espèces se manifestent dans les parties centrales de leur territoire, alors que d'autres concentrent leurs défenses à la périphérie (Marler 1972). Les comportements territoriaux d'autres espèces sont indépendants du site ou de l'emplacement et l'utilisation exclusive de zones est obtenue par des facteurs supplémentaires, tels qu'un fort attachement au site (Waser 1975, 1977). Par conséquent, l'étude de l'espacement devrait inclure une analyse des mécanismes et des stratégies territoriales (Waser 1975 ; Waser et Wiley 1979).

Les meutes de loups (*Canis lupus*) du nord du Minnesota sont territoriales (Mech 1973 ; Van Ballenberg et al. 1975 ; Fritts et Mech 1981). Chaque meute occupe un territoire de 125 à 555 km² qui est souvent relativement stable d'une année sur l'autre (Mech 1977a). Les territoires se chevauchent d'environ 1 km aux frontières, qui sont partagées avec des loups solitaires **nomades** (Fritts et Mech 1981). Le centre restant est maintenu à l'écart des autres meutes

ou des loups solitaires ; les **intrusions** y sont rares, sauf en période de pénurie alimentaire (Mech 1977a, 1977b). Les loups utilisent le centre de leur territoire de façon disproportionnée par rapport à sa taille, ce qui suggère qu'ils ont tendance à éviter les **périphéries** (Mech 1977a, 1977c).

Les loups maintiennent cet **espacement** apparemment par le marquage olfactif (Peters et Mech 1975) et le hurlement (Harrington et Mech 1979) ; les rencontres directes entre meutes sont généralement rares (Harrington et Mech 1979) et conduisent souvent à des mortalités (Mech 1977b). Deux fois plus de marques olfactives sont faites dans les chevauchements périphériques (**zones tampons**) que dans les centres du territoire (Peters et Mech 1975). La présente étude examine si le hurlement dépend également de la localisation.

MATERIEL ET METHODES

Nos données ont été recueillies auprès de deux meutes de loups dans la Superior National Forest au nord-est du Minnesota (latitude 48°N, longitude 92°W) d'avril 1972 à avril 1974. Certains aspects des données ont été discutés précédemment dans une étude des influences sociales et écologiques sur le hurlement entre meutes (Harrington et Mech 1979). La présente étude examine la possibilité de l'influence de la **localisation** dans le territoire sur le hurlement entre meutes.

Comme les interactions vocales réelles entre les meutes sont rarement entendues, nous avons utilisé des **hurlements humains** pour simuler l'intrusion d'un loup à l'intérieur des territoires des meutes. Des études précédentes avaient montré que les loups réagissaient plus facilement à des simulations humaines **en direct** qu'à des enregistrements de simulations humaines ou de véritables hurlements de loups (Pimlott 1960 ; Joslin 1967 ; Theberge et Falls 1967 ; Voigt 1973) et que les loups réagissaient aux hurlements humains de la même façon qu'aux hurlements de loups d'autres meutes (Joslin 1967 ; Harrington et Mech 1979). Les hurlements réels des loups varient considérablement en termes de fréquence fondamentale, de direction et de taux de modulation de fréquence, de structure harmonique et de durée (Theberge et Falls 1967 ; Harrington 1975). Les simulations humaines se situent bien dans la gamme de variation notée pour les hurlements de loups adultes, en tenant compte des quatre facteurs mentionnés ci-dessus (Harrington et Mech 1979). On ne sait pas si et comment la structure, la hauteur ou l'accent harmonique d'un hurlement portent des informations spécifiques pertinentes pour les interactions entre les meutes, afin d'éviter des complications dues à des informations inconnues dans nos hurlements simulés, nous avons gardé leur variation aussi faible que possible d'un hurlement à l'autre. Les mesures quantitatives détaillées et les sonagrammes des simulations humaines et des hurlements réels de loups sont présentés dans Harrington et Mech (1979).

Des loups munis de colliers émetteurs (Mech 1974, 1980) ont été suivis par véhicule jusqu'à une distance de 200 à 1000 m. Nous sommes restés avec le véhicule pour minimiser le temps passé près des loups et la possibilité de les déranger. Cependant, les deux meutes étaient fréquemment exposées à la présence humaine (y compris plusieurs établissements permanents) et à l'activité (loisirs et exploitation forestière) à l'intérieur de leur territoire et semblaient les ignorer sur les distances utilisées dans cette étude. La distance avec les loups a été estimée par l'intensité des signaux radio et des réponses aux hurlements, ou par le suivi

des loups dans la neige le jour suivant. Après avoir localisé les loups, nous avons d'abord contrôlé les signaux radio pendant plusieurs minutes pour déterminer si les animaux se déplaçaient. La plupart du temps (97%), ils ne se déplaçaient pas. Pendant ces sessions, les loups n'ont jamais commencé à se déplacer à moins que nous n'ayons hurlé.

Une fois que nous étions sûrs que les animaux étaient immobiles, nous commençons une série de 3 à 5 hurlements d'intrus simulés. Si aucune réponse n'était obtenue dans les 90 secondes, nous commençons une deuxième série (essai). Si aucune réponse n'était obtenue après trois ou quatre essais, nous abandonnions la session, **puisque la plupart des réponses (95%) étaient reçues dans les trois premiers essais** (Harrington et Mech 1982*a*). Lorsque des réponses étaient obtenues, nous essayions d'obtenir une deuxième réponse 15 à 20 minutes plus tard. Si nous recevions une deuxième réponse, ou si plusieurs essais supplémentaires échouaient, nous abandonnions généralement les tests. La procédure exacte suivie chaque soir n'était que partiellement sous notre contrôle, étant dictée par des événements survenant une fois la session commencée. Si les signaux radio des loups devenaient variables après notre essai, indiquant un mouvement quelconque, nous interrompions la présentation des essais mais continuions à surveiller les signaux radio pour déterminer la direction du mouvement des loups. De tels événements ont affecté 26% des sessions. Des facteurs météorologiques (augmentation du vent, pluie, etc.), l'interférence d'humains parfois hostiles, le bruit d'avions ou de véhicules terrestres, et la défaillance occasionnelle de l'équipement nous ont obligés à interrompre des essais supplémentaires au cours d'autres sessions. Globalement, nous avons présenté $3,2 \pm 1,3$ ($n = 178$) essais au cours des sessions sans réponses et $4,6 \pm 2,9$ ($n = 64$) essais au cours des sessions avec des réponses.

Deux types de réponses aux hurlements d'intrus simulés ont été enregistrés : le taux de réponse vocale et le déplacement des loups par rapport à leur position initiale. Le taux de réponse a été mesuré de deux manières : le pourcentage de sessions au cours desquelles au moins une réponse a été obtenue (RR/S) et le pourcentage d'essais auxquels il a été répondu au cours des seules sessions avec au moins une réponse (RR/T). Le RR/S indique la probabilité que les loups fassent de la publicité à un intrus. Le RR/T indique leur tendance à poursuivre une interaction vocale avec un intrus et peut suggérer leur niveau général d'excitation pendant la session.

Les signaux radio ont été contrôlés tout au long de la session pour détecter les mouvements, qui ont été facilement déterminés par les signaux variables, et la direction a été déterminée par les changements dans l'intensité et la direction des signaux. Bien que les retraites, les approches et les non-déplacements aient été enregistrés, les approches étaient rares ($> 2\%$ de toutes les sessions) et n'impliquaient généralement qu'un seul animal (Harrington et Mech 1979). Par conséquent, nous avons combiné les sessions d'approche avec les sessions où les loups sont restés à leur emplacement d'origine.

Les effets de la localisation sur le territoire sur le taux de réponse et le mouvement ont été évalués de deux manières. Nous avons déterminé l'effet de la localisation absolue à l'intérieur du territoire de la manière suivante. Les limites du territoire de chaque meute ont été cartographiées à l'aide des radio-localisations et des itinéraires connus (Fig. 1). A partir de chaque frontière, des zones concentriques d'un kilomètre de large ont été tracées autour du centre du territoire. Ce centre ne correspond pas nécessairement au centre biologique et

comportemental du domaine vital, mais plusieurs éléments indiquent qu'ils sont importants pour les meutes. Trois des quatorze et six des dix sites de rendez-vous, foyers importants de l'activité des meutes entre avril et septembre (Murie 1944 ; Joslin 1967), y étaient situés (Fig. 1). En outre, la densité des localisations radio était plus élevée dans le centre tout au long de l'année (Tableau 1).

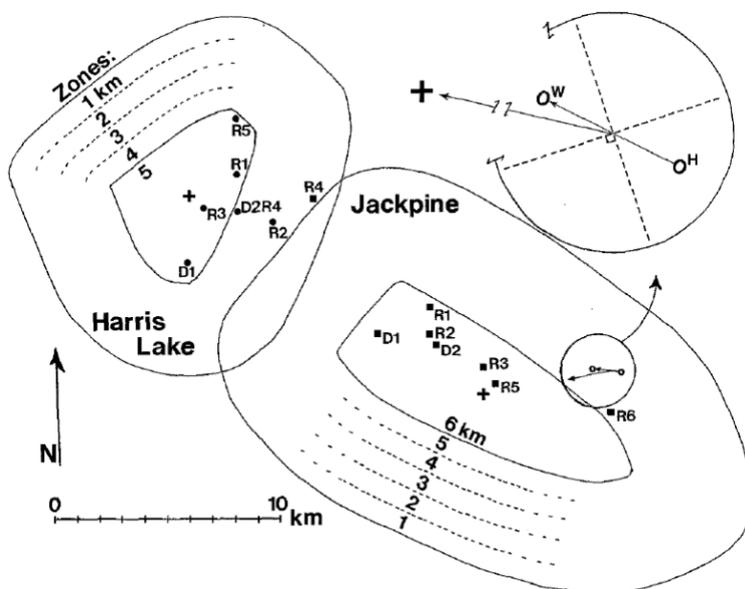


Fig. 1. Domaines vitaux des meutes de loups du lac Harris (HLP) et de Jackpine (JPP). Les zones de classification des emplacements absolus étaient larges de 1 membre (6 pour la JPP et 5 pour la HLP). (Seules des parties des zones sont représentées pour chaque meute). La méthode de détermination de la localisation relative est illustrée pour la JPP (voir encart). Une paire de lignes perpendiculaires se croisent au point médian d'une ligne reliant notre position à celle des loups, formant quatre quarts avec les loups et nous situés le long de la médiane des quarts opposés. Si le centre du territoire se trouvait dans le quartier contenant les loups, la session était classée comme étant centrée sur les loups (comme illustré ici). Si le centre du territoire se trouve dans le quartier où se trouvent les loups, la session est classée comme étant la périphérie des loups. Si le centre se trouvait dans l'un ou l'autre des deux quarts restants, la session était classée comme parallèle. + = home range center ; D den ; R rendez-vous site ; les meutes sont identifiées par des carrés (JPP) et des cercles (HLP)

Tableau 1. Distribution des emplacements radio à l'intérieur des territoires des meutes de loups. Les zones sont indiquées sur la Figure 1. JPP meute Jackpine ; HLP meute du Harris Lake

Period and pack	Locations per km ² in concentric zones ^a					
	Periphery				Center	
	1 km	2 km	3 km	4 km	5 km	6 km
Summer (April–September)						
JPP (208 locations)	0.3 ^b	0.2	0.3	0.6	0.8	2.2
HLP (62 locations)	0.1	0.2	0.2	0.9	0.7	—
Winter (October–March)						
JPP (346 locations)	1.0	0.8	1.0	1.4	1.4	1.5
HLP (261 locations)	1.1	1.3	1.6	2.2	1.7	—

^a Superficie (km²) contenue dans chaque zone, de la périphérie au centre : JPP = 64, 58, 52, 44, 37, 50 ; HLP = 44, 39, 33, 25, 31

^b Nombre d'emplacements radio par km²

Les taux de réponse et les schémas de déplacement ont été déterminés pour chacune des zones de 1 km de large. Des analyses de variance à classification unique de Kruskal-Wallis ont été utilisées pour tester les différences entre les zones, et des tests U de Mann-Whitney ont été utilisés pour comparer la zone périphérique avec les données combinées des autres

zones centrales. Dans ces tests statistiques, comme dans tous les autres, le niveau de probabilité de 0,05 a été utilisé.

L'effet de la position relative à l'intérieur du territoire a été déterminé en utilisant la relation entre notre position et celle des loups par rapport au centre du territoire (voir Fig. 1). Trois conditions étaient possibles : les loups résidents au centre (le contexte habituel de l'interaction vocale entre les meutes en liberté), les loups à la périphérie (la situation « atypique »), et les loups et les intrus à peu près équidistants du centre (la condition parallèle). Nous avons rendu les critères des deux premières conditions, assez stricts, pour nous assurer que nous n'occulterions aucune différence parce que nous supposons un « centre » différent de celui des loups. Des tests U de Mann-Whitney ont été utilisés pour comparer les différences entre les conditions loup-centre et loup-périphérie.

Nous avons également déterminé la relation entre l'utilisation d'une zone par les loups et nos mesures de réponse en construisant des « champs d'activité » (Wiley 1973 ; Waser et Wiley 1979) pour chaque meute. Le nombre de localisations radio obtenues pendant le radio-tracking aérien a été enregistré pour chaque quadrat de 2,5 km et de 10 km dans chaque territoire. Dans la meute du lac Harris (HLP), nous avons utilisé les données de la femelle reproductrice pour déterminer le champ d'activité de la meute. Dans la meute de Jackpine (JPP), aucun animal reproducteur n'a été enregistré, nous avons donc combiné les emplacements d'un mâle subordonné (septembre 1972 - août 1973), d'un mâle et d'une femelle nés en 1972 (septembre 1972 - janvier et mars 1974, respectivement) et de deux mâles nés en 1973 (septembre 1973 - janvier 1974).

Nous avons essayé de corrélérer le nombre de localisations par quadrat de 2,5 km² et par quadrat de 10 km² avec les taux de réponse et les schémas de déplacement, en utilisant les coefficients de corrélation de rang de Spearman.

D'avril à septembre, les meutes établissent des sites d'habitation (tanières et sites de rendez-vous) où les petits restent tandis que les adultes vont chercher leur nourriture ailleurs (Murie 1944 ; Joslin 1967 ; Harrington et Mech 1979, 1982*a*). A d'autres moments, la meute se déplace de façon nomade à l'intérieur de son territoire (Mech 1970 ; Harrington et Mech 1982*b*). Sur les sites d'habitation, les réponses aux hurlements simulés sont différentes de celles observées ailleurs (Harrington et Mech 1979, 1982*b*), c'est pourquoi les deux types de données ont été analysés séparément.

RESULTATS

Effets de la localisation absolue

Pour les sessions en dehors des sites de rendez-vous, les RR/S et les RR/T n'ont pas varié de façon systématique ou significative de la **périphérie** au **centre** du territoire de l'une ou l'autre meute (Fig. 2). Les comparaisons de la bande périphérique de 1 km (telle qu'utilisée par Peters et Mech 1975) avec le reste du territoire n'ont pas indiqué de différences significatives dans le RR/S ou le RR/T ($P > 0,5$ dans tous les cas). Le pourcentage de sessions où les meutes se sont retirées n'a pas non plus varié de façon significative sur le territoire (Fig. 2) ou entre la bande périphérique et le reste du territoire.

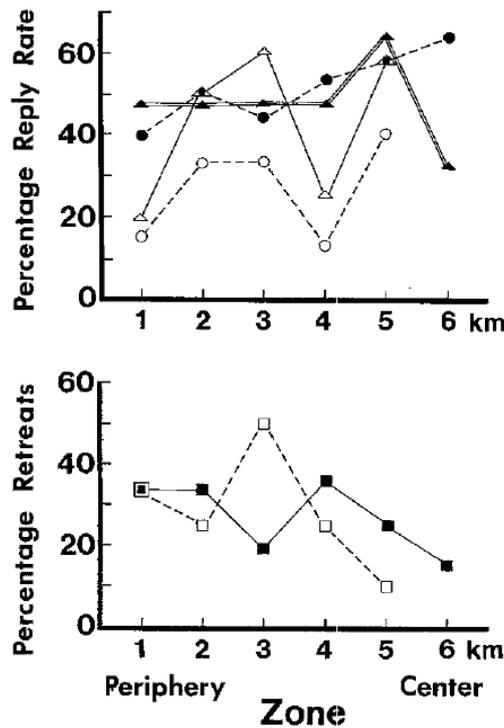


Fig. 2. Influence de la position absolue dans le territoire sur le taux de réponse et le mouvement des meutes du lac Harris (symboles ouverts) et de Jackpine (symboles fermés) pendant les sessions de hurlement. Le RR/S (cercles) ; le RR/T (triangles) ; mouvement (carrés). Analyses de variance de Kruskal-Wallis : HLP (RR/S : $H = 3,95$, $df = 4$, ns ; RR/T : $H = 2,55$, $df = 4$, ns) ; % retraites : $H = 4,01$, $df = 4$, ns) ; JPP (RR/S : $H = 1,49$, $df = 5$, ns ; RR/T : $H = 4,35$, $df = 5$, ns ; % retraites : $H = 1,07$, $df = 5$, ns)

Le comportement des meutes en dehors des frontières habituelles de leur territoire illustre encore l'indépendance des paramètres de réponse et de la localisation absolue. Le 6 octobre 1973, la JPP était situé à environ 2 km au-delà de toutes les localisations précédentes et suivantes. Néanmoins, la meute a répondu aux six essais présentés lors de la seule session effectuée sur ce site. Nous avons recueilli des données similaires auprès d'une deuxième meute, dont le territoire se trouvait dans une zone relativement inaccessible où nous n'avons pu tester qu'une petite partie de la lisière de leur territoire. **Pendant l'hiver, cette meute s'est déplacée dans une zone plus accessible, traversant les territoires de plusieurs meutes voisines.** Au cours de ces **intrusions**, cette meute a été relativement réactive aux hurlements simulés (RR/S = 50%, $n = 8$; RR/T = 56%, $n = 16$) et n'a battu en retraite que deux fois. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus en bordure de son territoire (RR/S = 60%, $n = 10$; RR/T = 62%, $n = 21$; une, voire deux retraites en 10 sessions), et comparables à ceux obtenus par le JPP et le HLP sur leur territoire.

Sur les sites de rendez-vous, ni le RR/S ni le RR/T ne varient de manière significative d'un site à l'autre (Tableau 2). Bien que la plupart des sites soient situés au centre (Fig. 1), un site temporaire de la meute JPP était situé juste au-delà de la frontière du territoire, dans une zone plus utilisée par la meute HLP. Pendant que JPP occupait ce site, HLP est passée au moins une fois à moins d'un kilomètre. **Nous avons entendu des interactions vocales au moins deux fois entre les deux meutes, mais aucune ne s'est approchée ni n'a reculé.** Sur le site, la meute et ses petits ont répondu seuls pendant les quatre sessions, répondant à 5 des 10 essais. Aucune retraite n'a été enregistrée.

Les loups ont rarement reculé lorsqu'ils ont été testés sur n'importe quel site (Tableau 2). Pendant seulement 4 des 42 sessions, JPP s'est retirée de son site le plus utilisé, le site central, après avoir répondu une à plusieurs fois à partir de son emplacement habituel. Les réponses suivantes provenaient de 200-400 m de distance ; la nuit suivante, les loups étaient revenus. Aucune retraite n'a été notée sur les autres sites de la meute JPP, ni sur ceux de celle de HLP.

Tableau 2. Paramètres de réponse des meutes de loups lors de séances de chasse simulées dans des tanières (D) et des sites de rendez-vous (R). RR/Taux de réponse par session ; RR/Taux de réponse par essai

Pack	Homesite (year) ^a	Zone ^a	RR/S (n) (%)	RR/T (n) (%)	Retreats (%)
Jack-pine	D1 (1972)	Center	67 (3)	45 (11)	0
	D2 (1973)	4 km	50 (2)	100 (1)	0
	R1 (1972)	Center	76 (25)	54 (100)	12
	R1 (1973)	Center	100 (17)	66 (74)	6
	R2 (1973)	Center	100 (2)	50 (10)	0
	R3 (1973)	1 km ^b	100 (3)	100 (3)	0
	R4 (1973)	Center	100 (6)	76 (25)	0
	R5 (1973)	5 km	100 (2)	50 (6)	0
Harris Lake	R2 (1972)	3 km	67 (3)	40 (5)	0
	R3 (1972)	Center	67 (3)	33 (12)	0
	D2 (1973)	4 km	60 (10)	60 (15)	0

^a L'emplacement des sites de rendez-vous et des zones est indiqué sur la Fig. 1

^b Ce site de rendez-vous était situé juste à l'extérieur de la zone la plus éloignée de JPP, mais à l'intérieur de la zone périphérique de HLP

Effets de la position relative à l'intérieur du territoire

La relation entre notre position, celle des loups et le centre du territoire n'a pas eu d'effet significatif sur les taux de réponse ou de recul des deux meutes (Tableau 3). Les meutes avaient autant de chances de répondre qu'elles soient situées plus près du centre de leur territoire ou que nous le soyons. Bien que le RR/T soit plus élevé lorsque nous nous trouvons vers le centre, aucune des comparaisons n'est significative, même lorsque les données des deux meutes sont regroupées (tests *U* de Mann-Whitney : $P > 0,1$ dans tous les cas).

Tableau 3. Effet de la position relative sur le territoire sur les paramètres de réponse de la meute pendant les sessions de jumelage sur des sites non résidentiels. RR/S taux de réponse par session ; RR/T taux de réponse par essai

Pack	Response parameter	Relation to territory center ^a			MWU ^b	<i>P</i>
		Wolf toward center (%)	Wolf toward edge (%)	Parallel (%)		
Jackpine	RR/S	56 (27) ^c	54 (13)	54 (24)	$t_s = 0.1$	ns
	RR/T	47 (15)	66 (7)	45 (13)	$t_s = 1.5$	ns
	% retreats	16 (25)	25 (12)	18 (20)	$t_s = 0.7$	ns
Harris Lake	RR/S	40 (15)	36 (11)	28 (18)	$t_s = 0.2$	ns
	RR/T	39 (6)	62 (4)	51 (5)	$t_s = 0.6$	ns
	% retreats	50 (14)	30 (10)	18 (17)	$t_s = 0.7$	ns

^a Par rapport à l'emplacement du hurlement simulé

^b Les tests *U* de Mann-Whitney ont comparé les conditions du centre et de la périphérie du loup uniquement

^c Nombre de sessions

Relation entre l'intensité d'utilisation et les paramètres de réponse

Les loups ont utilisé leurs territoires de façon assez hétérogène (Fig. 3). Le nombre d'emplacements radio par quadrat de 2,5 km² variait de zéro à 23 (HLP) et 29 (JPP) et était en moyenne de $3,5 \pm 4,3$ et $3,8 \pm 4,4$. Les zones les plus utilisées étaient les tanières, les sites de rendez-vous et les zones à cerfs.

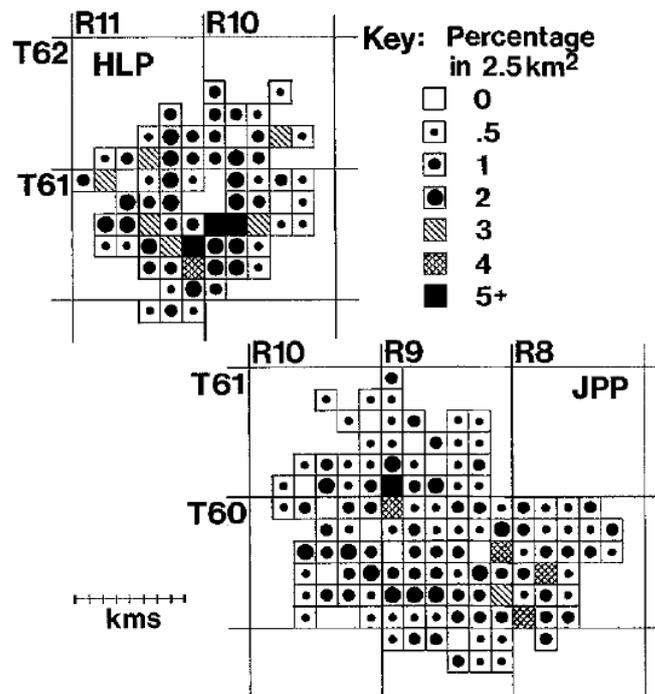


Fig. 3. Utilisation relative du territoire par les meutes HLP et JPP, déterminée par le pourcentage de radio-localisations se produisant dans des quadrats de 2,5 km. (T canton ; R rayon d'action). Taille des échantillons : HLP (266), JPP (494)

La relation entre le taux de réponse et l'intensité de l'utilisation diffère pour les deux meutes. Pour la HLP, il n'y avait pas de corrélation significative avec le quadrat (2,5 km² ou 10 km²) pour RR/S ou RR/T (2,5 km² quadrats : $r_s = -0,05$ pour RR/S ($n = 37$), $r_s = +0,14$ pour RR/T ($n = 14$) ; 10 km² quadrats : $r_s = +0,13$ pour RR/S ($n = 17$), $r_s = +0,22$ pour RR/T ($n = 10$)).

Pour la JPP, le RR/S était positivement corrélé avec l'utilisation des quadrats ($r_s = +0,37$ pour les quadrats de 2,5 km² ($n = 47$), $r_s = +0,44$ pour les quadrats de 10 km² ($n = 29$) ; $P < 0,05$ dans les deux cas). La distribution réelle des points de données ne montre cependant aucune relation évidente entre le RR/S et l'utilisation des quadrats pour les quadrats avec au moins 5 localisations radio (Fig. 4 : $r_s = -0,13$ si les quadrats de 4 localisations ou moins sont omis). Tous les points de données pour les quadrats avec 4 localisations ou moins ont été basés sur des sessions uniques. Le RR/T était négativement corrélé avec l'utilisation des quadrats ($r_s = -0,43$ pour les quadrats de 2,5 km² ($n = 29$), $r_s = 0,44$ pour les quadrats de 10 km² ($n = 18$) ; $P < 0,05$ dans les deux cas) (Fig. 4).

Il n'y a pas de corrélation significative entre le pourcentage de retraites et l'intensité d'utilisation pour les deux meutes (HLP : $r_s = -0,05$ pour les quadrats de 2,5 km² ($n = 36$), $r_s = +0,32$ pour les quadrats de 10 km² ($n = 10$) ; JPP : $r_s = -0,28$ pour les quadrats de 2,5 km² ($n = 36$), $r_s = +0,22$ pour les quadrats de 10 km² ($n = 23$)).

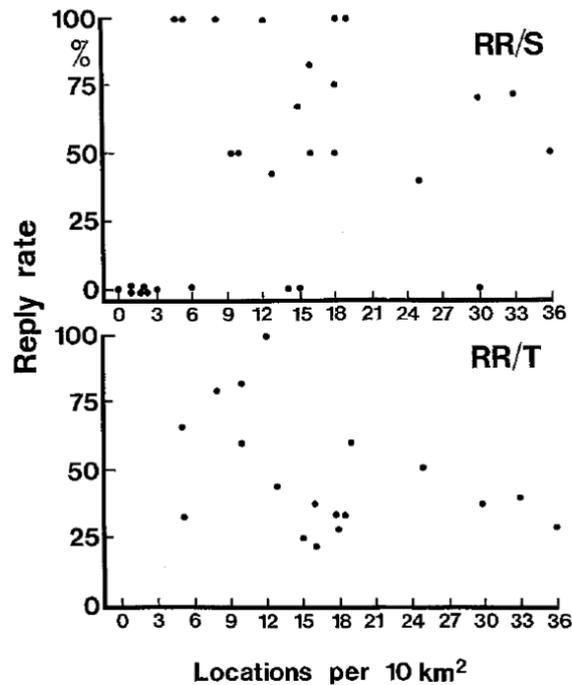


Fig. 4. Relations entre l'utilisation des quadrats de 10 km² et les taux de réponse pour la meute Jackpine

DISCUSSION

Il n'y a aucune preuve que la probabilité d'une réponse vocale ou d'un mouvement d'une meute de loups résidente en réponse au hurlement d'un intrus dépende de l'endroit où elle se trouve sur le territoire. Les deux mesures du taux de réponse varient de façon non systématique et non significative sur le territoire. Dans deux cas particuliers, la JPP était en dehors de son territoire pendant les sessions, mais elle a tout de même répondu comme d'habitude. La proportion de retraites a peu varié sur le territoire et n'a pas été affectée par la localisation relative. On s'attendrait à ce que les mouvements dépendent le plus de la localisation à l'intérieur du territoire, puisque le modèle d'espacement d'une population est le résultat d'une longue série de mouvements **non aléatoires** à l'intérieur du territoire. L'absence de variation observée indique que les réponses aux hurlements de l'intrus sont **indépendantes de la localisation**. Des résultats similaires ont été rapportés pour la vocalisation des mangabeys (*Cercocebus albigena*) sur de longues distances (Waser 1975, 1977).

Les seules relations significatives trouvées se limitent à une seule meute (JPP). L'inspection de la Figure 4 suggère que la relation entre RR/S et l'utilisation des quadrats est un artefact de la petite taille de l'échantillon ($n = 1$) pour les quadrats rarement utilisés, parce qu'il n'y a pas de relation évidente pour les quadrats basés sur cinq emplacements ou plus. La relation négative entre le RR/T et l'utilisation des quadrats n'était pas attendue ; nous aurions supposé une relation positive basée sur l'importance apparente des zones souvent utilisées. La relation est cependant faible et n'explique que 19% de la variance. Les mêmes comparaisons pour la HLP étaient non significatives et dans la direction opposée, ce qui indique que la relation pour la JPP peut être idiosyncratique ou simplement fortuite.

Des analyses précédentes ont montré que le taux de réponse d'une meute dépend principalement de la présence d'une proie tuée ou de jeunes louveteaux, et qu'il est également influencé par la taille et la composition de la meute (Harrington et Mech 1979). De plus,

lorsque les meutes répondent aux hurlements, elles restent généralement sur place, alors que si elles ne répondent pas, elles battent souvent en retraite. Aucun des facteurs ayant influencé le taux de réponse dans cette précédente étude ne dépend de la localisation absolue sur le territoire. Bien que les kills sites et les sites de rendez-vous (où les jeunes sont gardés) soient des facteurs de localisation spécifiques, ils peuvent être situés n'importe où sur le territoire (ou même à l'extérieur à l'occasion, comme dans le cas de la JPP). De plus, une fois abandonnés, les kills sites et les sites de rendez-vous perdent leur influence sur le taux de réponse (Harrington et Mech 1979). C'est donc ce que contient le site, et non le site lui-même, qui est l'influence importante. Le hurlement semble donc être un mécanisme d'évitement indépendant du lieu. Son expression dépend des circonstances sociales et écologiques immédiates, dont certaines peuvent être temporairement liées au site (Kills et Young).

Si les réponses au hurlement ne dépendent pas du lieu, comment « le homing » peut-il aider à maintenir un modèle stable de territoires relativement exclusifs ? Waser (1977) a suggéré que les réponses d'évitement, couplées à l'attachement au site, pourraient conduire à un schéma de territoires exclusivement occupés. De tels changements ont été notés dans les territoires des loups, mais il n'a pas été possible jusqu'à présent d'évaluer l'importance de ces changements.

Il n'y a pas de preuves directes de l'attachement au site chez les loups, mais les preuves indirectes l'indiquent fortement. Les meutes réutilisent souvent les tanières et les sites de rendez-vous pendant plusieurs saisons (Murie 1944 ; Mech 1970 ; Haber 1977). Les adultes isolés, les jeunes d'un an et les louveteaux reviennent fréquemment sur les sites de rendez-vous après s'être séparés de la meute, des mois après que la meute elle-même ait cessé d'utiliser les sites (Harrington et Mech 1982b). Un loup captif transféré à 282 km de son enclos d'origine y est retourné (Henshaw et Stephenson, 1974) et trois loups sauvages relâchés à 423 km du territoire ont apparemment essayé d'y retourner (Weise et al., 1975). Neuf des 15 loups transloqués jusqu'à 64 km de leur territoire sont retournés chez eux (Fritts et al., en préparation). Les meutes qui suivent les caribous (*Rangifer tarandus*) lors de leurs migrations saisonnières retournent sur les mêmes territoires d'hiver et d'été les années suivantes (Stephenson et James 1982).

Ainsi, une tendance à préférer les zones familières et à éviter les étrangers (au moins par le biais du hurlement) devrait se traduire par un schéma de territoires relativement exclusifs. Lors d'un récent déclin drastique de la densité des principales proies des loups dans notre zone d'étude (Mech et Karns 1977), les intrusions ont augmenté, certaines meutes ont temporairement abandonné leurs territoires et ont migré vers des concentrations de proies, et la mortalité intraspécifique a augmenté (Mech 1977b, et non publié).

L'autre mécanisme indirect d'espacement chez les loups, le marquage olfactif, dépend de la localisation dans le territoire ; les marques olfactives sont déposées deux fois plus fréquemment dans une bande de 1 km de large à la périphérie qu'au centre (Peters et Mech 1975). Les données proviennent des mêmes meutes et des mêmes années que celles présentées ici. Ces différences apparentes de localisation entre le hurlement et le marquage olfactif peuvent-elles être expliquées ?

Avant de pouvoir répondre à cette question, il faut comprendre les mécanismes à l'origine de la distribution asymétrique des marques olfactives. Le taux de marquage olfactif est-il modulé par la localisation des loups sur leur territoire ou dépend-il d'autres facteurs répartis de manière asymétrique sur le territoire ? Dans le premier cas, la distribution des marques olfactives peut être à l'origine du modèle d'espacement ; dans le second cas, le modèle d'espacement serait à l'origine de la distribution des marques.

Peters et Mech (1975) ont constaté que les taux de marquage olfactif étaient influencés par la récurrence des marques olfactives rencontrées lors des déplacements et par la présence de signes laissés par des loups étrangers. En captivité, les loups marquent à nouveau leurs propres marques olfactives beaucoup moins souvent que celles d'autres individus (Harrington 1981). Les signes laissés par les meutes voisines et les loups solitaires se rencontrent le plus souvent à la **périphérie** du territoire. Par conséquent, la présence de marques olfactives étrangères à la périphérie, l'effet de rétroaction positive des marques olfactives précédentes et la réponse plus faible aux marques olfactives personnelles devraient entraîner des taux de marquage olfactif plus élevés à la périphérie. Par conséquent, le schéma des marques olfactives sur le territoire d'une meute est plus probablement le **résultat** que la cause du schéma d'espacement.

Puisque les stimuli influençant les interactions de hurlements sont distribués de manière asymétrique, comme les kills sites et les sites de rendez-vous ont tendance à l'être (Mech 1977a ; Harrington et Mech 1979), des différences de localisation similaires dans la fréquence des interactions de hurlements devraient également être attendues. Ainsi, les hurlements et le marquage olfactif peuvent tous deux être indépendants de l'emplacement ; il se peut que seule la distribution des stimuli diffère dans le degré de dépendance à l'égard de l'emplacement. Le hurlement et le marquage olfactif servent tous deux de médiateurs pour les interactions indirectes entre les meutes, conduisant généralement à un évitement mutuel. Ces marques peuvent différer principalement dans leur efficacité temporelle et spatiale en tant que signaux d'évitement sur de longues distances plutôt que dans des aspects plus fondamentaux.

Certaines populations de loups n'occupent pas des territoires exclusifs tout au long de l'année. Ces populations **migratrices** suivent les troupeaux de proies migrateurs lors de leurs migrations printanières et automnales qui peuvent atteindre plusieurs centaines de kilomètres. Pendant l'été et l'hiver, cependant, ces meutes s'installent dans des aires de répartition temporaires pendant plusieurs mois (Parker 1973 ; Stephenson et James 1982). Les détails de leurs schémas d'espacement, quelle que soit la saison, sont en grande partie inconnus. Les résultats de notre étude indiquent cependant que le hurlement pourrait tout aussi bien fonctionner comme un mécanisme d'évitement indépendant du lieu pour ces populations. Lorsque les loups fréquentent une tanière ou un site de rendez-vous en été, ou qu'ils assistent à des concentrations de proies en hiver, l'attachement au site couplé à l'évitement peut établir une mosaïque de territoires temporaires. Lorsque les loups suivent leurs proies pendant les migrations saisonnières, les hurlements peuvent constituer une zone de défense autour de la meute, ce qui réduit la probabilité de rencontrer une autre meute. Cependant, sans attachement à un site particulier, les meutes parviendront à un usage exclusif, spatio-temporel mais non permanent, de leurs zones. Les facteurs connus pour influencer fortement les interactions de hurlement dans les meutes forestières occupant des

territoires permanents (kills, jeunes, taille et composition de la meute) (Harrington et Mech 1979) sont tout aussi importants pour les meutes saisonnières nomades de la toundra.