
Modélisation de la territorialité et des interactions entre loups et cerfs

LETTERS TO NATURE

Modelling territoriality and wolf–deer interactions

M. A. Lewis* & J. D. Murray†

* Department of Mathematics, University of Utah, JWB 233, Salt Lake City, Utah 84112, USA

† Department of Applied Mathematics, University of Washington, Seattle, Washington 98195, USA

NATURE · VOL 366 · 23/30 DECEMBER 1993

Résumé

Nous proposons ici un mécanisme de formation de modèles territoriaux chez les loups (*Canis lupus*) et l'analysons à l'aide d'un modèle mathématique spatialement explicite incorporant le mouvement des loups et le marquage olfactif. Les résultats du modèle reflètent les observations faites sur le terrain dans le nord-est du Minnesota : des **zones tampons** où les loups sont rares apparaissent entre des meutes adjacentes, et près de ces **zones tampons**, il y a des niveaux accrus de marquage olfactif^{1,2}. Les territoires sont organisés en une mosaïque spatiale (Fig. 1) qui couvre l'aire de répartition des loups. Dans la formulation du modèle, aucune hypothèse n'est faite sur l'existence réelle ou l'étendue du territoire du loup et des zones tampons ; celles-ci apparaissent naturellement comme des solutions stables à l'état d'équilibre des équations. Nous montrons mathématiquement comment la réduction de la prédation par les loups dans les **zones tampons** constitue un refuge pour les espèces proies. Des études sur le terrain le confirment : la distribution d'une espèce proie primaire, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), est en corrélation négative avec celle des loups. Les cerfs se trouvent principalement dans les **zones tampons**^{3,4} (Fig. 2).

INTRODUCTION

Les schémas spatiaux élaborés des marques olfactives des loups⁵ sont utilisés pour annoncer des informations précises sur les revendications territoriales⁶. Des études comportementales indiquent que c'est l'**urination à pattes levées** (RLU) qui joue un rôle clé dans le marquage olfactif^{5,7}. Dans une meute typique de 5 à 15 loups⁸, quelques membres matures et dominants laissent régulièrement des RLU sur les pistes ; un loup qui se déplace peut rencontrer une RLU toutes les deux ou trois minutes⁵. La fréquence de marquage double à peu près à proximité des frontières territoriales, ce qui donne lieu à une distribution des RLU en forme de bol sur les territoires, les bords surélevés du bol olfactif étant situés aux frontières territoriales⁵. Les observations indiquent un examen minutieux des RLU⁷ et une certaine aversion pour les RLU étrangères produites par les meutes voisines⁵.

Nous proposons un mécanisme pour générer les schémas territoriaux en utilisant un **modèle** mathématique mécaniste et spatialement explicite avec des règles simples pour le marquage olfactif et le mouvement. Ne faisant aucune hypothèse sous-jacente sur la taille et l'étendue

des territoires des loups eux-mêmes, nous montrons comment les schémas territoriaux apparaissent naturellement comme des solutions stables à l'état d'équilibre des équations.

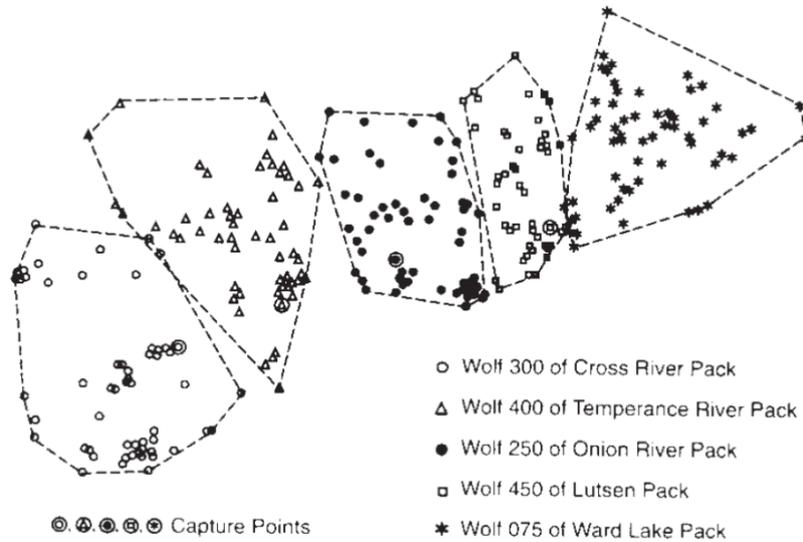


FIG. 1. Radio-localisations et limites du domaine vital de cinq loups des bois adultes et d'un an, suivis par avion, du 27 mai au 22 octobre 1971, dans le nord-est du Minnesota. Tiré de la Fig. 4 de la réf. 2 avec autorisation

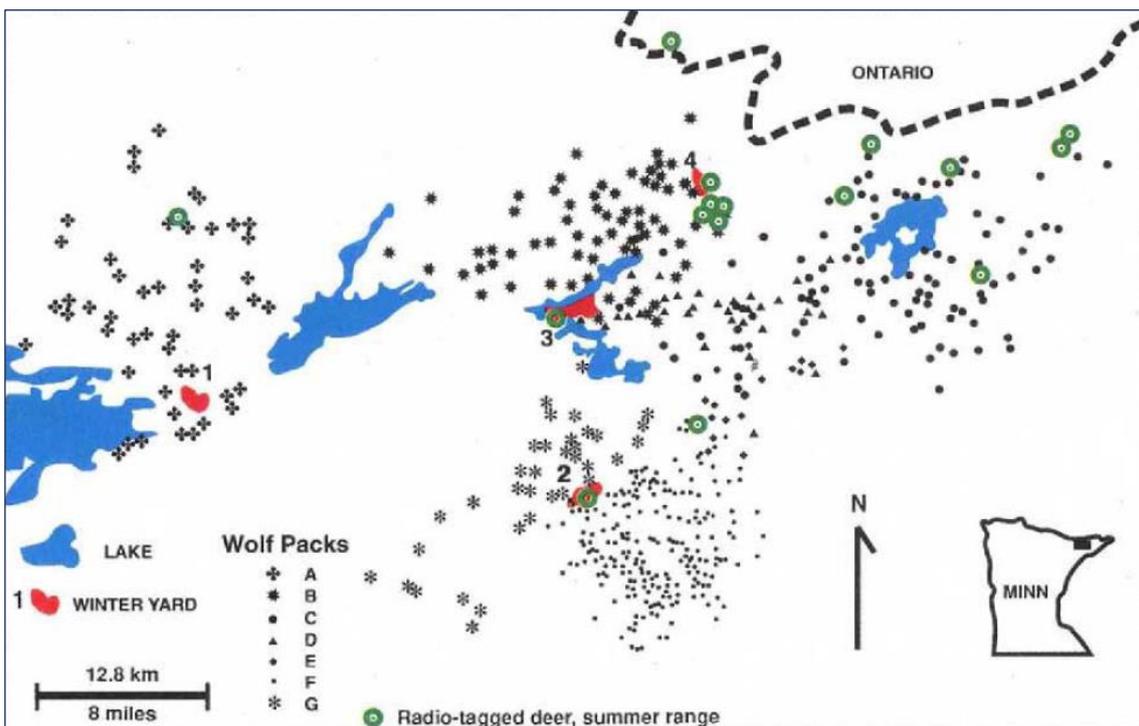


FIG. 2. Aires d'hivernage et domaines vitaux d'été des cerfs marqués par radio en relation avec les territoires des meutes de loups. Territoires des meutes de loups : A, meute de Glenmore L. ; B, meute de Newton L. ; C, meute de Ensign L. ; D, meute de Greenstone L. ; E, meute de Pagami L. ; F, meute de Harris L. ; G, meute de Birch L. dans le nord-est du Minnesota. Tiré de la Figure 4 de Hoskinson et Mech³ avec autorisation. (Les routes ont été supprimées et la couleur a été ajoutée)

Notre principale hypothèse de **modélisation** est que le mouvement et le comportement des loups sont influencés par l'absence ou la présence RLUs étrangères. En l'absence d'RLUs étrangères : (1) le mouvement est principalement dispersif, les individus cherchant de la nourriture et d'autres ressources, et (2) le marquage des RLUs se fait à des niveaux peu élevés. La présence d'unités de référence étrangères entraîne deux réactions : (1) un mouvement vers

un centre d'organisation de la meute tel qu'une tanière, un site de rendez-vous en surface ou un lieu familial⁹ ; et (2) une augmentation de la fréquence de marquage des unités de référence⁵. On suppose que les marques RLUs perdent de leur intensité avec le temps.

La localisation attendue d'un loup marquant une RLU est décrite par une fonction de densité de probabilité indiquant la probabilité de le trouver au point x et à l'instant t . Pour une meute donnée, ces probabilités sont additionnées au nombre de marquages RLUs pour obtenir la densité attendue de marquage RLUs, ci-après dénommée densité attendue de loups dans une meute. Pour un modèle de deux meutes de loups adjacentes en interaction, les variables d'état pertinentes sont les densités attendues de loups dans les meutes 1 et 2 ($u(x, t)$ et $v(x, t)$) ; et de RLUs des meutes 1 et 2 ($p(x, t)$ et $q(x, t)$).

Les composantes du mouvement des loups sont exprimées mathématiquement par :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla \cdot \{ \mathbf{J}_{du} + \mathbf{J}_{cu} \} \quad (1)$$

et

$$\frac{\partial v}{\partial t} = -\nabla \cdot \{ \mathbf{J}_{dv} + \mathbf{J}_{cv} \} \quad (2)$$

où \mathbf{J}_{du} et \mathbf{J}_{dv} décrivent le mouvement dispersif par diffusion et \mathbf{J}_{cu} et \mathbf{J}_{cv} décrivent le mouvement vers les centres organisateurs situés à \mathbf{x}_u et \mathbf{x}_v par convection vers \mathbf{x}_u et \mathbf{x}_v , respectivement.

Des formes spécifiques pour les flux dans les équations (1) et (2) ont été dérivées en supposant que le mouvement dispersif est modélisé par une simple diffusion ($\mathbf{J}_{du} = -d\nabla u$, $\mathbf{J}_{dv} = -d\nabla v$) avec un coefficient de diffusion $d > 0$; et que le mouvement convectif est à un taux proportionnel à la densité attendue de RLUs étrangers :

$$\mathbf{J}_{cu} = -cuq (\mathbf{x} - \mathbf{x}_u) / [\mathbf{x} - \mathbf{x}_u], \mathbf{J}_{cv} = -cvp (\mathbf{x} - \mathbf{x}_v) / [\mathbf{x} - \mathbf{x}_v]$$

avec une constante de proportionnalité convective $c > 0$.

Les équations pour le marquage et la décroissance du RLU sont les suivantes :

$$\frac{\partial p}{\partial t} = u(l + mq) - fp \quad (3)$$

et

$$\frac{\partial q}{\partial t} = v(l + mp) - fq \quad (4)$$

où $l > 0$ indique un marquage continu des RLUs à faible niveau, $m > 0$ décrit une augmentation des niveaux de marquage des RLUs en présence d'RLUs étrangères, et $f > 0$ représente la cinétique de désintégration des RLUs du premier ordre.

L'analyse indique l'existence d'une solution stable et spatialement hétérogène aux équations (1) à (4). Décrivant les schémas territoriaux et les niveaux correspondants d'URL distribuées dans l'espace, cette solution (Fig. 3) peut être trouvée analytiquement en intégrant les versions stables des équations (1) à (4) soumises à des conditions limites de flux nul pour u et v . La

solution prédit la partition de l'espace disponible en territoires et la formation de frontières territoriales près desquelles il y a de faibles niveaux de densité de loups attendus et de hauts niveaux de densité d'RLUs attendues (Fig. 3). Cela reflète clairement les observations de terrain concernant les schémas territoriaux, les **zones tampons** entre les meutes et les densités de RLUs en forme de cuvette. Ainsi, les règles simples de marquage olfactif et de déplacement présentées ici suffisent à expliquer les schémas territoriaux.

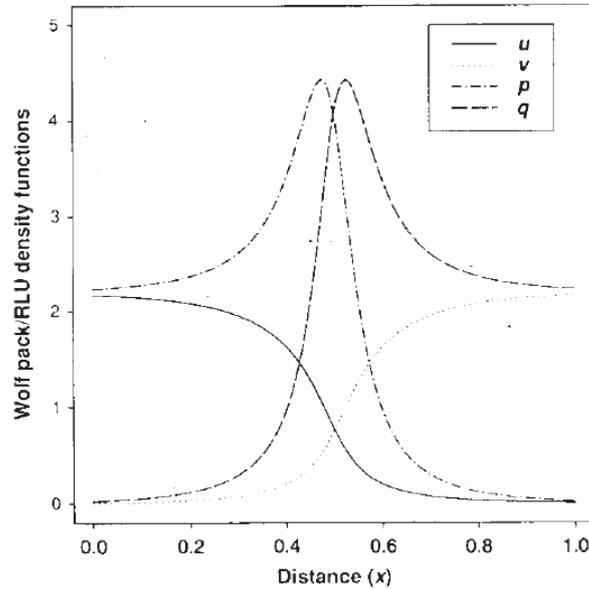


FIG. 3. Les schémas territoriaux apparaissent naturellement en tant que solutions stables à l'état d'équilibre du modèle. La figure montre une solution stable à l'état d'équilibre pour les équations (1) à (4) pour le cas $l = 1, 0, f = 1, 0, m = 1, 1,$

$$J_{c_u} = -uq(x - x_u)/|x - x_u|, \quad J_{c_v} = -vp(x - x_v)/|x - x_v|$$

$$J_{d_u} = -0.3\nabla u, \quad J_{d_v} = -0.3\nabla v$$

$x_u = 0$ et $x_v = 1$. Une limite territoriale est trouvée au point $x = 0,5$. Près de cette limite, les densités de loups attendus, $u(x)$ et $v(x)$, sont faibles et les densités de RLUs attendues, $p(x)$ et $q(x)$, sont élevées. La solution numérique utilise la méthode des lignes et la méthode de Gear

Ici, les marques olfactives sont cruciales pour la formation des territoires ; si les marques olfactives ne sont pas incluses ($l, m = 0$ dans les équations (3) et (4)), $p, q \rightarrow 0$ et les équations (1) et (2) se réduisent à des équations de diffusion, de sorte que les territoires ne se forment pas. On peut également montrer qu'une condition nécessaire à l'apparition des marquages de RLUs en forme de bol avec des maxima intérieurs pour p et q (Fig. 3) est que les RLUs étrangères provoquent une augmentation suffisamment importante du taux de marquage des RLUs. Mathématiquement, cette condition est remplie lorsque m dépasse une valeur critique.

Nous considérons maintenant une extension du modèle ci-dessus qui peut être utilisée pour prédire la corrélation négative entre les territoires des loups et la distribution des cerfs de Virginie (Fig. 2). Pour les besoins de l'illustration, nous supposons : (1) que les territoires des loups sont stationnaires et stables (Fig. 3) ; (2) une **réponse fonctionnelle** de type 1 de Holling des cerfs à la prédation des loups ; (3) une dynamique de population dépendante de la densité de Beverton-Holt pour les cerfs en l'absence de prédation par les loups. En dénotant $h(x, t)$ comme la densité attendue de cerfs, nous avons :

$$\frac{\partial h}{\partial t} = -\psi(u(x) + v(x))h \quad (5)$$

où $u(x)$ et $v(x)$ représentent les densités attendues de la meute 1 et de la meute 2 de loups, ψ est le taux de prédation et $0 \leq t \leq T$, l'année étant longue de T unités de temps. Les solutions à l'état stable, qui donnent des valeurs constantes lorsque les densités de cerfs sont comparées d'un printemps à l'autre, satisfont à la loi dynamique de Beverton-Holt :

$$h(0, x) = \frac{\lambda h(T, x)}{1 + (\lambda - 1)h(T, x)/K} \quad (6)$$

où $\lambda > 1$ et K mesurent respectivement le taux de croissance de la population et la capacité de charge du cerf en l'absence de prédation. La résolution de l'équation (5) sous réserve de la condition de l'équation (6), on obtient les solutions d'équilibre suivantes

$$h(0, x) = \max \{0, K(\lambda - \exp \{[u(x) + v(x)]\psi T\}) / (\lambda - 1)\} \quad (7)$$

Ainsi, les cerfs se trouvent principalement là où les densités combinées de loups sont les plus faibles, dans les **zones tampons** entre les meutes (Fig. 4).

Comme le note Mech¹⁰, l'étude de Hickerson sur les Indiens Sioux et Chippewa dans les années 1780-1850¹¹ témoigne d'une situation similaire concernant les cerfs et les sociétés humaines. Les guerres entre les deux tribus ont donné naissance à une **zone tampon** qui était normalement inoccupée. La réduction de la pression de chasse dans cette **zone tampon** a permis aux cerfs de s'y réfugier. Mais lorsqu'une longue trêve fut maintenue, la **zone tampon** fut détruite et la famine s'ensuivit.

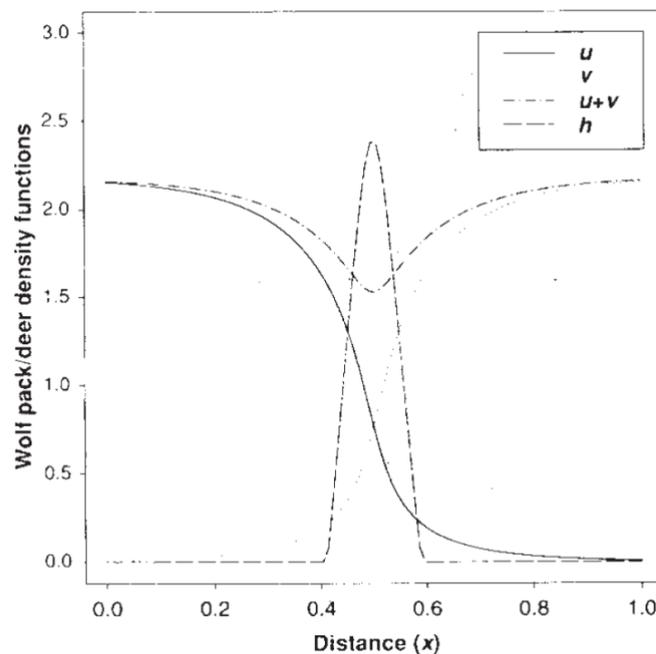


FIG. 4. Les cerfs se trouvent principalement dans les corridors étroits entre les territoires des meutes de loups adjacentes. La distribution des cerfs au printemps est représentée par l'équation (7) et $u(x)$ et $v(x)$ comme dans la Fig. 3, et $\psi T = 0,3$, $\lambda = 2,0$ et $K = 5,0$

Received 9 August; accepted 18 October 1993.

1. Mech, L. D. *Technical report, US Forest Service Research Paper NC-97* (North Central Forest Experimental Station, St Paul, Minnesota, 1973).
2. Van Ballenberghe, V., Erickson, A. W. & Byman, D. *Wildl. Mono.* **43**, 1–43 (1975).
3. Hoskinson, R. L. & Mech, L. D. *J. Wildl. Manage.* **40**, 429–441 (1976).
4. Rogers, L. L., Mech, L. D., Deanna, K. D., Peek, J. & Korb, M. J. *Wildl. Manage.* **44**, 253–258 (1980).
5. Peters, R. P. & Mech, L. D. *Am. Sci.* **63**, 628–637 (1975).
6. Mech, D. L. *The Way of The Wolf* (Voyageur, Stillwater, Minnesota, 1991).
7. Merti-Millhollen, A. S., Goodman, P. A. & Klinghammer, E. *Zoo Biol.* **5**, 7–20 (1986).
8. Mech, L. D. *The Wolf: The Ecology and Behaviour of an Endangered Species* (Natural History Press, Garden City, New York, 1970).
9. Peters, R. in *The Behaviour and Ecology of Wolves* (ed. Klinghammer, E.) 119–152 (Garland, New York, 1979).
10. Mech, L. D. *Science* **198**, 320–321 (1977).
11. Hickerson, H. in *Man, Culture and Animals: The Role of Animals in Human Ecological Adjustments* (eds Leeds, A. & Vayd, A.) 43–65 (American Association for the Advancement of Science, Washington DC, 1965).