

Densité des groupes, maladie et saison, conditionnent la taille et le chevauchement des territoires des carnivores sociaux

Received: 7 November 2019 | Accepted: 22 May 2020

DOI: 10.1111/1365-2656.13294

ANIMAL SOCIAL NETWORKS

Research Article

Journal of Animal Ecology



Group density, disease, and season shape territory size and overlap of social carnivores

Ellen E. Brandell¹ | Nicholas M. Fountain-Jones² | Marie L. J. Gilbertson² |
Paul C. Cross³ | Peter J. Hudson¹ | Douglas W. Smith⁴ | Daniel R. Stahler⁴ |
Craig Packer⁵ | Meggan E. Craft²

Résumé

1. L'organisation spatiale d'une population peut influencer la diffusion d'informations, le comportement et les agents pathogènes. Regrouper la taille du territoire, le chevauchement et les composants de l'organisation spatiale du territoire, fournit des informations clés, car ces métriques peuvent être indicateurs de la qualité de l'habitat, de la dispersion des ressources, des taux de contact et de risque lié à l'environnement (par exemple, agents pathogènes transmis indirectement). De plus, la socialité et le comportement peuvent également façonner l'utilisation de l'espace et, par la suite, l'impact de l'utilisation de l'espace et la qualité de l'habitat sur la démographie.

2. Notre étude vise à identifier les facteurs qui façonnent l'organisation spatiale des populations de faune sauvage et évaluer l'impact des épizooties sur l'utilisation de l'espace. Nous visons en outre à explorer les mécanismes par lesquels les perturbations de la maladie pourraient entraîner des changements d'organisation spatiale.

3. Ici, nous avons évalué l'organisation spatiale saisonnière des lions du Serengeti et des loups de Yellowstone au niveau du groupe. Nous utilisons l'**analyse de réseau** pour décrire l'organisation spatiale et la connectivité des groupes sociaux. Nous examinons ensuite les facteurs qui prédisent la taille moyenne du territoire et le chevauchement moyen du territoire, pour chaque population en utilisant des modèles additifs généralisés.

4. Nous démontrons que les lions et les loups au niveau du groupe étaient similaires en ce qui concerne les facteurs tels que le nombre de groupes et l'organisation spatiale, plus que les facteurs au niveau de la population, tels que la densité de population. **Les facteurs déterminant la taille du territoire étaient légèrement différents des facteurs qui façonnent le chevauchement des territoires ; par exemple, la taille de la meute de loups était un prédicteur important du chevauchement de territoire, mais pas de la taille du territoire.** Les réseaux spatiaux des lions étaient plus étroitement connectés, tandis que les réseaux spatiaux des loups variaient selon les saisons. Nous avons constaté que la dispersion des ressources peut être plus importante pour « *driver* » la taille du territoire et le chevauchement pour les loups que pour les lions. De plus, les épizooties de la maladie de Carré canine peut avoir modifié l'organisation spatiale des lions, soulignant l'importance d'inclure les épizooties de maladies infectieuses dans les études d'écologie du comportement et des déplacements.

5. Nous fournissons un aperçu du moment auquel nous pourrions nous attendre en observant l'impact de la dispersion des ressources, les perturbations de la maladie et d'autres facteurs écologiques sur l'organisation. Notre travail met en évidence l'importance du suivi et de la gestion sociale des populations de carnivores au niveau du groupe. Les recherches futures devraient élucider les relations complexes entre démographie, structure sociale et spatiale, abiotique, les conditions biotiques et les infections pathogènes.

INTRODUCTION

L'organisation spatiale des populations animales en liberté, telles que la taille et le chevauchement des territoires (Arden-Clarke, 1986 ; Belcher & Darrant, 2004), émerge des modèles de disponibilité et de distribution des ressources (Macdonald, 1983) et peut influencer les taux démographiques d'une population (Cantor et al., 2012 ; Pasinelli et al., 2011), la dynamique de consommation des ressources (Murdoch, Briggs et Nisbet, 2003) et la transmission de maladies (Cross, Lloyd-Smith, Johnson et Getz, 2005 ; Hess, 1996). De même, les systèmes d'accouplement (Gosden & Svensson, 2008), les relations de parenté (VanderWaal, Mosser et Packer, 2009) et les pressions humaines (Lesmerises, Dussault et St-Laurent, 2013) peuvent également influencer l'organisation spatiale d'une population. La manière dont les prédateurs sont distribués sur le paysage a des répercussions sur les prédateurs concurrents et les proies (Kittle, Bukombe, Sinclair, Mduma et Fryxell, 2016 ; Kohl et al., 2019). Ainsi, la reconnaissance de l'écologie des modèles spatiaux observés d'une population est importante pour comprendre la dynamique des populations et les relations entre les espèces dans une communauté. Ici nous demandons, quels facteurs déterminent l'organisation spatiale chez des populations de carnivores territoriaux ? Nous étudions cette question en tirant parti de 60 années d'observations pour examiner les covariables influençant la taille du territoire et le chevauchement des territoires des lions africains *Panthera leo* dans le Parc national du Serengeti et des loups gris *Canis lupus* dans le Parc national de Yellowstone.

L'organisation spatiale est généralement caractérisée par la territorialité, qui est le produit de processus biotiques et abiotiques dans un environnement. Un territoire est un espace regroupant des ressources vitales pour la forme physique d'un individu (Macdonald, 1983) ; ceci comprend principalement une zone pour mettre bas et élever les petits (p. ex. nids, terriers) et les ressources alimentaires. Il existe une gamme de comportements territoriaux, de **protection aiguë d'une ressource transitoire** (par exemple, papillon des bois moucheté : Davies, 1978), à une **défense intense toute l'année** (par ex. loutres : Erlinge, 1968 ; loups gris : Mech, 1994 ; lions africains : Heinsohn, 1997).

La littérature des dernières décennies met l'accent principalement sur l'influence de la disponibilité alimentaire sur l'organisation spatiale d'une population (Davies et Hartley, 1996 ; Fuller, Mech et Cochrane, 2003 ; Manque, 1954 ; Ostfeld, 1985 ; Simon, 1975). Cependant, la socialité et le comportement peuvent également façonner l'utilisation de l'espace, l'utilisation de l'espace et la qualité de l'habitat ensemble peuvent avoir un impact sur la démographie (Alberts, 2019 ; Thompson, 2019). La recherche centrée sur la relation entre l'organisation spatiale, la socialité, et l'environnement abiotique et biotique a nourri un débat central en écologie, et des travaux récents soulignent que l'espace et l'organisation sociale ne peuvent être ignorés lorsqu'on considère la dynamique de la population ou la condition physique individuelle (Armansin et al., 2019 ; He, Maldonado-Chaparro et Farine, 2019 ; Paniw, Maag, Cozzi, Clutton-Brock et Ozgul, 2019). **Par exemple, les loups de Yellowstone infectés par la gale sarcoptique ont une survie nettement plus élevée lorsqu'ils sont associés à des meutes plus grandes et à des densités de proies plus élevées** (Almberg et al., 2015) ; cependant, l'accès aux proies et le succès de la chasse sont influencés par l'emplacement et la topographie du territoire (Kauffman et al., 2007 ; Nelson et al., 2012). Ainsi, la survie d'un loup infecté est nécessairement liée aux caractéristiques spatiales de sa meute. Pour les espèces sociales très territoriales, telles que les lions et les loups, le comportement comme la défense du territoire, l'infanticide et le marquage olfactif jouent un rôle important dans le maintien des limites et la limitation de superficie d'espace que les groupes partagent (Cubaynes et al., 2014 ; Packer, Scheel, & Pusey, 1990 ; Smith et coll., N.d ; Spong et Creel, 2004). Ici nous explorons les variables qui façonnent l'espace utilisé de manière plus complète.

L'organisation spatiale peut également être affectée par les perturbations des facteurs biotiques et abiotiques, y compris les événements météorologiques extrêmes (Loe et al., 2016 ; Paniw et al., 2019), les prélèvements humains (Woodroffe et al., 2006) ou les épizooties de maladies infectieuses (examiné dans Binning, Shaw et Roche, 2017). Pour exemple, les loups diminuent leur distance quotidienne parcourue en fonction de la gravité de leur infection lorsque la gale s'intensifie, probablement en raison de l'augmentation des exigences énergétiques de la thermorégulation lorsque la perte de poils augmente (Cross et al., 2016). Les parasites peuvent manipuler les hôtes intermédiaires pour se déplacer vers des habitats où ils sont plus susceptibles d'être précédés d'hôtes définitifs - **ce sont des zones que les hôtes évitent souvent lorsqu'ils ne sont pas infectés** (Lafferty et Morris, 1996 ; Thomas et al., 2002). Ainsi, les conséquences d'une infection peuvent se manifester par des changements d'utilisation de l'espace ; par exemple, les souris des bois mâles infectées par des parasites nématodes ont des territoires plus vastes que les mâles non infectés (Brown, Macdonald, Tew, & Todd, 1994), et les diables de Tasmanie ont réduit leur taille de territoire et le chevauchement après une épidémie de maladie tumorale faciale très répandue (Comte, Carver, Hamede et Jones, 2020). **La relation entre utilisation de l'espace et les épizooties est un nouveau domaine de recherche pour les carnivores sociaux.**

L'analyse de **réseau** peut être utilisée pour décrire l'organisation spatiale (Croft, Madden, Franks et James, 2011). Lorsque des groupes dans une population (c'est-à-dire les **nœuds**) interagissent les uns avec les autres, ces relations peuvent être quantifiés en tant que « bordure » dans un réseau, et les bordures peuvent être pondérés en fonction de la fréquence, l'intensité, la durée ou le type d'interaction. L'utilisation de réseaux à chevauchement spatial pour former des bordures reliant des nœuds ont démontré l'utilité pour élucider les relations non aléatoires (Godfrey, Moore, Nelson et Bull, 2010 ; Perkins, Cagnacci, Stradiotto, Arnoldi et Hudson, 2009 ; VanderWaal, Atwill, Isbell et McCowan, 2014), y compris l'identification des voies de transmission du parasite via la relation entre le chevauchement du domaine vital et la propagation des parasites (c.-à-d. Fenner, Godfrey et Bull, 2011). Ici nous utilisons une approche **réseau** pour décrire la connectivité parmi les clans de lions au Serengeti et les meutes de loups à Yellowstone.

Ces populations de lions et de loups exceptionnellement bien surveillées fournissent une occasion unique de comparer et de contraster l'organisation spatiale de carnivores vivant en groupe dans des écosystèmes similaires avec une écologie similaire. Serengeti et Yellowstone sont tous deux constitués de vastes étendues de terres protégées qui contiennent des suites de carnivores, mésoprédateurs et leurs proies (ongulés). **Les deux systèmes connaissent une saisonnalité extrême, ce qui entraîne le déplacement des ongulés migrants et des prédateurs.** Les lions et les loups sont des « tops » prédateurs qui vivent en groupes familiaux hautement territoriaux, (c.-à-d. clans et meutes, respectivement). Généralement, les plus grands groupes ont une meilleure condition physique (*Fitness*), un plus grand succès de chasse et un meilleur accès aux habitats de qualité (lions : Mosser & Packer, 2009 ; Packer et al., 1990 ; loups : MacNulty, Tallian, Stahler et Smith, 2014 ; Stahler, MacNulty, Wayne, vonHoldt et Smith, 2013 ; Tallents, Randall, Williams et MacDonald, 2012 ; mais voir Kittle et al., 2015). Les lions du Serengeti et les loups de Yellowstone ont tous deux subi une exposition à l'échelle de la population au virus de la maladie de Carré (CDV) - les lions en 1976, 1981, 1994, 1998 et 2007, et les loups en 1999, 2005 et 2008 (Cross et al., 2018 ; Packer et al., 1999 ; Viana et al., 2015).

Nous évaluons comment la vie en groupe, l'abondance des ressources, les épizooties et les facteurs environnementaux déterminent l'organisation spatiale des populations de carnivores. Tout d'abord, nous décrivons l'organisation spatiale des clans de lions et des meutes de loups en utilisant l'analyse de réseau ; deuxièmement, nous examinons le groupe, la population et les covariables saisonnières influençant l'organisation spatiale de ces populations à l'aide de modèles additifs généralisés (GAM). La figure 1 affiche un flux de travail reliant les covariables que nous avons utilisées dans nos modèles, les mécanismes et les processus potentiels sous-jacents de leurs relations et de nos types de modèles.

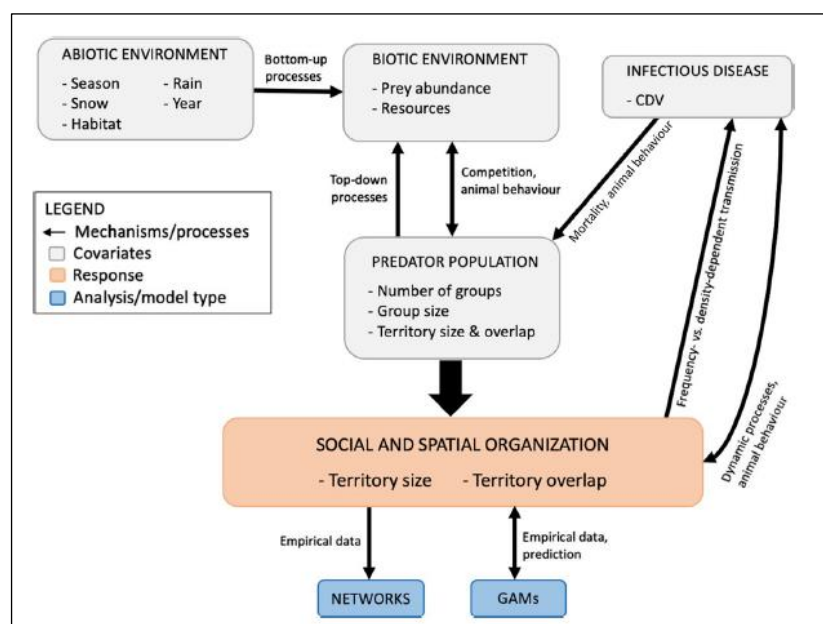


FIGURE 1. Diagramme de flux de travail pour afficher comment notre jeu de données (covariables, cases grises) peuvent se rapporter à l'organisation de l'espace (variables de réponse, case rose) et les analyses sélectionnées (boîtes bleu). Les flèches représentent des mécanismes ou processus qui peuvent lier les variables et des modèles ; la direction de la flèche implique la direction du processus

2 | MATÉRIAUX ET MÉTHODES

2.1 | Socialité du lion d'Afrique et du loup gris

Les lions et les loups résident dans des groupes sociaux familiaux. Les clans de lions d'Afrique sont composés de femelles apparentées et de leur progéniture généralement < 3 ans (Packer, Gilbert, Pusey, & O'Brien, 1991 ; Pusey et Packer, 1987). Les clans varient en taille de 2 à 21 femelles adultes (Pusey et Packer, 1987). Les clans sont très territoriaux et, bien que rares, les interactions entre les clans sont agressives et peuvent être mortelles (Grinnell, Packer et Pusey, 1995 ; Schaller, 1972). Les lions mâles vivent en petits groupes (de 1 à 9 individus) et luttent pour avoir accès aux femelles ; les mâles peuvent avoir accès à plus d'un territoire de clans de femelles un temps donné (Bygott, Bertram et Hanby, 1979 ; Pusey et Packer, 1987). Les lions mâles se dispersent de leurs clans de naissance avant la maturité sexuelle, et les lions femelles peuvent partir, si le clan devient trop grand et peuvent occuper un territoire voisin, mais les territoires restent exclusifs (VanderWaal et al., 2009).

Les meutes de loups sont généralement constituées d'un couple reproducteur, leur progéniture et quelques individus non apparentés. Les meutes généralement vont de 3 à 12 membres. Les loups se dispersent de leurs meutes, lorsque la meute est trop nombreuse pour être prise en charge. Pour éviter la consanguinité, les meutes dépendent de l'émigration d'individus apparentés hors de leur meute et d'immigration d'individus non apparentés dans de nouveaux groupes (Mech et Boitani, 2003 ; VonHoldt et al., 2008). En moyenne, les disperseurs dans les montagnes Rocheuses se déplacent d'environ 90-100 km du territoire de leur meute de naissance (distance en ligne droite, Jimenez et al., 2017). Les territoires des meutes de loups sont distincts et les conflits entre les meutes sont souvent agressifs et peuvent entraîner la mort, même entre individus de différentes meutes (Cassidy, MacNulty, Stahler, Smith, et Mech, 2015 ; Cubaynes et al., 2014).

2.2 | Sites d'étude et données de localisation

Le parc national du Serengeti (Serengeti) est une vaste zone protégée (14750 km²) situé dans le nord de la Tanzanie et peut être à peu près divisé en plaines herbeuses (partie sud) et habitats boisés (partie nord). L'écosystème du Serengeti est reconnu pour les migrations annuelles massives de gnous *Connochaetes taurinus* et de zèbres *Equus burchelli* où les ongulés se déplacent vers le sud durant la saison des pluies et vers le nord pendant la saison sèche. Le buffle *Syncerus caffer* est un ongulé résident commun, ce qui en fait une source de nourriture saisonnière. Des suites de prédateurs résident également dans le Serengeti, y compris les lions africains *P. leo*.

La population de lions a augmenté depuis le début de la surveillance de 1966 à 2014 ; l'augmentation de la taille de la population a lieu tous les 5 à 10 ans, lorsque le nombre passe d'une valeur d'équilibre inférieure à une valeur supérieure, avec une diminution notable de la taille de la population qui a commencé après l'écllosion de CDV en 1994 et a persisté pendant 5 ans (Packer et al., 2005 ; Figure S1a). L'épizootie de CDV en 1994 a entraîné une réduction d'un tiers dans la taille de la population de lions de toutes les classes d'âge (Roelke-Parker et al., 1996). Il y avait aussi plusieurs périodes d'expositions généralisées à CDV (1976, 1981, 1994, 1998, 2007), déterminée par tests sérologiques, où aucun déclin à l'échelle de la population n'a été observé (Munson et al., 2008 ; Viana et al., 2015). Nous avons considéré les cinq périodes d'exposition au CDV comme épizooties au CDV.

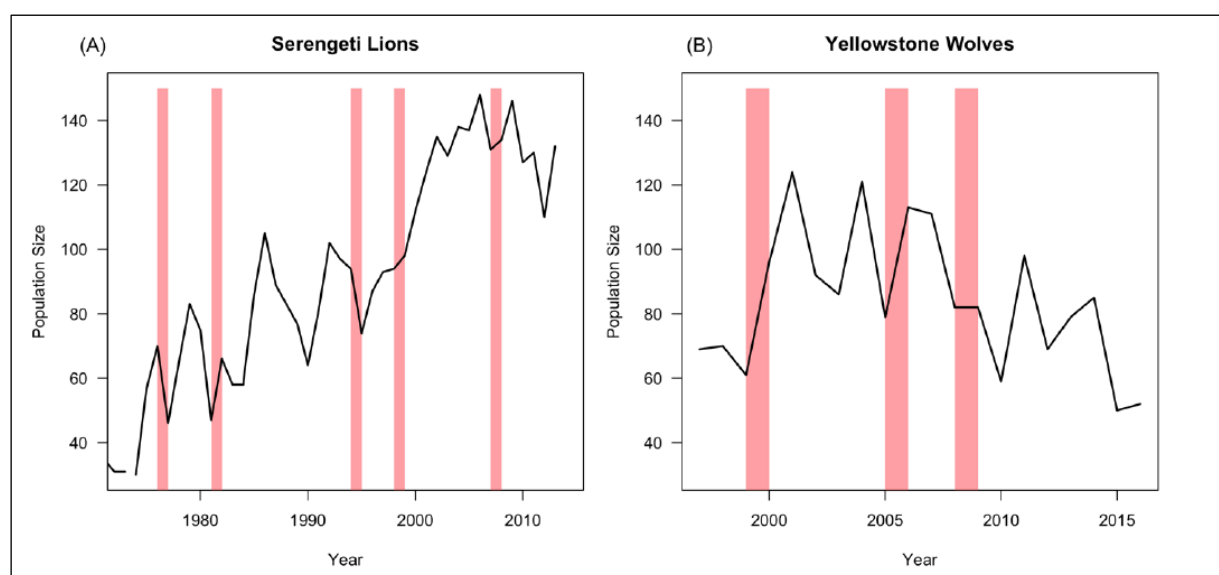


Figure S1. Taille des populations au fil du temps pour (A) les lions adultes de Serengeti et (B) les loups de Yellowstone pour les années incluses dans cette analyse. Les barres rouges indiquent les années d'exposition au CDV

Les lions ont été surveillés chaque semaine (1973-2014) en enregistrant les emplacements des lions identifiés individuellement ; les années 1966-1972 ont été exclues en raison d'un faible nombre d'observations et de seulement quelques clans surveillés. Ces observations étaient soit opportunistes, soit aidées par l'utilisation de la télémétrie à très haute fréquence (VHF). Les individus étaient membres de clans avec des compositions connues et tous les lions observés dans les groupes ont été enregistrés. Afin de rester concentré sur la comparaison des carnivores sociaux vivant en groupe, nous n'avons pas inclus les lions solitaires dans cette analyse.

Le parc national de Yellowstone (Yellowstone) est une grande zone (8991 km²) caractérisée par des hivers longs et rigoureux lorsque les migrations des wapitis *Cervus canadensis* et des bisons *bison bison* se produisent dans le nord de Yellowstone. Les wapitis représentent l'un des ongulés les plus abondants et la principale proie du loup gris *C. lupus* (Metz, Smith, Vucetich, Stahler, et Peterson, 2012). Le centre et le sud de Yellowstone sont référés comme l'intérieur, qui se caractérise par des élévations, des niveaux de neige et un taux de boisement plus élevé.

Les loups ont été réintroduits à Yellowstone en 1995, des décennies après leur extermination. Leur population a augmenté rapidement, atteignant un pic en 2008 avec près de 200 loups, avant de décliner puis de se stabiliser à environ 90 loups entre 2010 et 2016 (Smith, Stahler, et al., 2017 ; Figure S1b). La population de loups a connu trois épizooties majeures de CDV entre 1997 et 2016, associées avec une mortalité juvénile jusqu'à ~ 80% : 1999, 2005 et 2008 (Almberg, Mech, Smith, Sheldon et Crabtree, 2009). Les années épizootiques de CDV étaient déterminées en utilisant une combinaison de séropositivité juvénile, de symptômes observés de l'hôte et de la mortalité subséquente, et, pour un sous-ensemble d'individus soupçonné être infecté lors d'épidémies, la confirmation de l'infection par le CDV a été obtenue par PCR (Almberg et al., 2009).

Les loups ont été surveillés à l'aide du système de positionnement mondial (GPS) et des observations à l'aide des individus équipés de colliers VHF. Les loups ont été localisés environ toutes les deux semaines grâce à une surveillance aérienne annuelle (1997-2016 ; Kohl et al., 2019 ; Smith & Bangs, 2009). Les loups identifiables individuellement étaient membres de meutes dont nous connaissions les membres et la composition. Nous avons exclu tous les loups singuliers ou groupes transitoires de notre analyse, définis comme des groupes survivant < 2 mois consécutifs. Nous avons également supprimé les années 1995–1996 correspondants aux années de réintroduction.

2.3 | Calcul de la taille et du chevauchement d'un territoire

Tous les emplacements individuels ont été regroupés par groupe (Kittle et al., 2015). L'estimation de la densité par noyau a été utilisée pour construire des territoires saisonniers avec une étendue limitée et un degré standard de lissage. Les emplacements périphériques (5%) ont été écartés pour calculer la taille du territoire à 95% et avons supprimé les positions aberrantes extrêmes des territoires qui étaient probablement des emplacements mal enregistrés ; nous avons ensuite fait la moyenne des densités de noyau avec 95% des emplacements pour tous les clans / meutes observés au cours de la saison pour créer une variable appelée taille du territoire. Les saisons ont été considérées comme une durée de 6 mois sur la base de la température moyenne et des précipitations (pluie dans le Serengeti et neige à Yellowstone). Dans le Serengeti, la saison des pluies a été définie de novembre-avril et la saison sèche allait de mai à octobre (Boone, Thirgood et Hopcraft, 2006 ; McNaughton, 1985 ; Pascual et Hilborn, 1995). À Yellowstone, l'hiver était défini comme octobre – mars et l'été était avril – septembre.

Nous avons évalué si les territoires des lions ou des loups étaient gonflés par un petit nombre de coordonnées de localisation. En général, la taille du territoire et le chevauchement était assez stable lorsque le nombre d'emplacements approchait 50, et étaient assez stables ou légèrement en baisse à mesure que le nombre d'emplacements a dépassé 50 (Informations complémentaires, effets de la taille de l'échantillon sur l'estimation du réseau, figures S3 et S4). Il y a un compromis entre conserver suffisamment de groupes pour représenter la population de manière réaliste pour s'assurer que les groupes ont été correctement échantillonnés (Cross et al., 2012 ; Gilbertson, White et Craft, 2020). Ainsi, nous avons supprimé tous les groupes avec < 21 emplacements par saison.

Pour nous assurer que nous avons comparé des territoires à peu près uniformes aux quantités de données, nous avons sélectionné au hasard jusqu'à 400 emplacements par an de chaque groupe sans remplacement, visant 200 emplacements par groupe par saison. Estimer un territoire par échantillonnage aléatoire réduit l'autocorrélation et fournit un biais raisonnablement faible et une précision exceptionnelle lorsque le paramètre de lissage est

approprié (Fieberg, 2007). Les emplacements des lions étaient parfois identiques en raison de méthodologie d'échantillonnage, interdisant l'estimation du territoire. Donc, si un clan contenait < 11 emplacements uniques au cours d'une saison donnée, nous avons élargi le territoire à 1 km² autour de ces emplacements. Cette expansion permis l'estimation du territoire et du chevauchement et la conservation des clans. Nous ne nous attendons pas à ce que les territoires diffèrent selon le type de collier ou l'heure de la journée (Demma & Mech, 2011 ; les lions dorment ~ 22 h / jour).

Le chevauchement de territoire a été estimé à l'aide du volume d'intersection entre chaque groupe et ses voisins. Le volume index d'intersection est une métrique de chevauchement courante qui va de 0 (exclusion complète) à 1 (chevauchement complet) alors qu'elle tient compte de la forme tridimensionnelle du noyau du territoire (Millspaugh, Gitzen, Kernohan, Larson et Clay, 2004). Le volume d'intersection peut être interprété comme la proportion d'espace partagé entre deux groupes au cours d'une saison. Nous avons additionné toutes les mesures de chevauchement par groupe (c.-à-d. chevauchement total au niveau du groupe) et les avons moyennées pour calculer le chevauchement de territoire, qui décrit combien d'espace est partagé entre ce groupe et les groupes voisins dans la population cette saison (c'est-à-dire chevauchement moyen au niveau du groupe).

Tous les attributs au niveau du groupe ont été moyennés par saison avant les analyses. En résumé, les données ont été calculées pour chaque groupe, par saison, par an, puis en moyenne. Nos deux variables de réponse (moyenne territoire et chevauchement moyen des territoires) ont été calculés dans le package adehabitatHR de R (Calenge, 2006) avec les fonctions « kernelUD » (« Kern = bivnorm »), « getverticeshr » et « kerneloverlap ». Bien que cela ne soit pas un objectif principal de ce manuscrit, nous avons également évalué la validité de l'utilisation du chevauchement des territoires comme substitut du contact direct entre les membres de différents groupes dans les populations de lions et de loups (voir Soutenir Information : chevauchement spatial comme substitut du contact direct).

2.4 | Analyse de réseau

Nous avons utilisé l'analyse de réseau pour décrire plus largement à quel point les populations étaient spatialement **connectées** (Figure 2 ; Figure S2). La pondération des bordures a été construite en utilisant le chevauchement des territoires ; les réseaux étaient pondérés et non filtrés, ce qui est généralement préféré à l'élimination des arêtes inférieures à un seuil de poids arbitraire ou d'arêtes binaires (Farine et Whitehead, 2015).

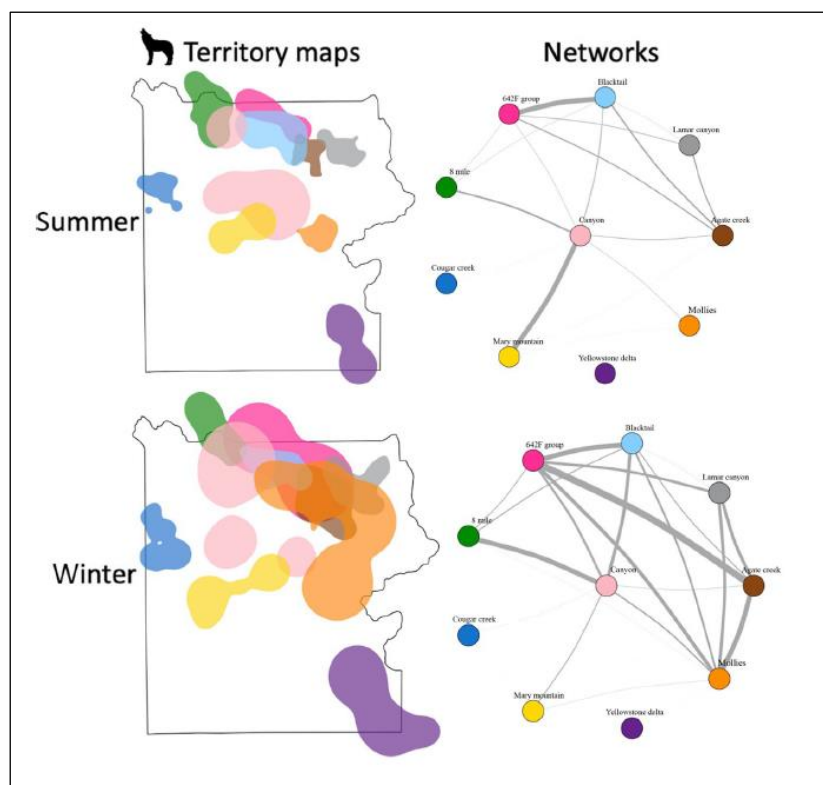


FIGURE 2 Territoires saisonniers des loups (85% d'isoplèthes des estimations de densité de noyau à des fins de visualisation) pour les meutes en été (en haut à gauche) et hiver (en bas à gauche) pour l'année 2011, où le contour fin noir est la limite du Parc national de Yellowstone. La colonne de droite montre les réseaux saisonniers correspondants. Chaque meute s'est vue

attribuer une couleur, la largeur de la bordure représente le chevauchement total entre territoires et la configuration du réseau reflète une organisation spatiale approximative (R package igraph; Csardi et Nepusz, 2006). La figure S2 est la figure équivalente pour les Lions

Nous avons exploré les attributs de la population : taille du réseau (nombre total de groupes), degré moyen (nombre moyen de groupes par groupe avec chevauchement spatial), proportion déconnectée (la proportion de groupes qui ne se chevauchent pas avec d'autres groupes), la densité du réseau (la proportion d'arêtes possibles réalisées), la centralité entre les deux (l'importance d'un groupe dans la connexion spatiale de la population basé sur les chemins les plus courts entre les groupes) et la centralité de proximité (la connectivité d'un groupe au reste de la population calculée comme l'inverse de la distance moyenne la plus courte entre un groupe et tous les autres groupes du réseau). Les mesures de centralité ont été pondérées par chevauchement de territoire (volume d'intersection $\geq 0,001$), alors que la densité et les degrés n'étaient pas pondérés ; les attributs ont été calculés dans le package R igraph (Csardi et Nepusz, 2006). Encore une fois, les attributs au niveau du groupe étaient moyennés sur chaque saison avant les analyses de réseau (c.-à-d. centralité, diplôme).

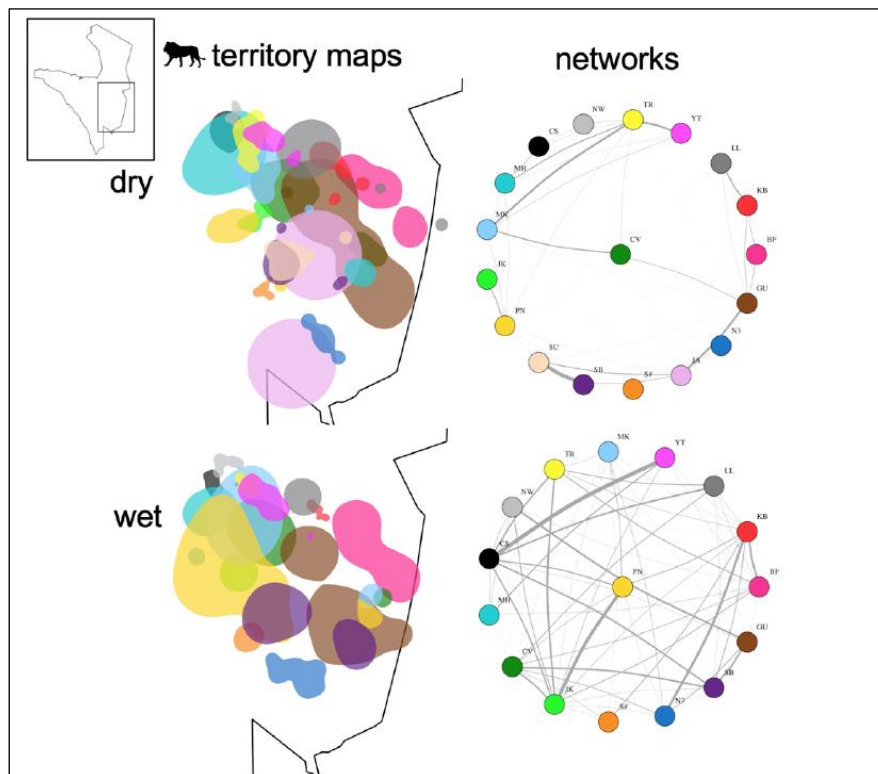


Figure S2. Territoires saisonniers du lion du Serengeti (85% des isolètes des estimations de la densité à des fins de visualisation) pour les clans des saisons sèches (en haut à gauche) et humides (en bas à gauche), et réseaux saisonniers correspondants (colonne de droite) pour l'année 2000. Chaque clan s'est vu attribuer une couleur, la largeur du bord représente le volume d'intersection entre les territoires et les configurations de réseau reflètent une organisation spatiale approximative (package R igraph, Csardi & Nepusz, 2006). L'encart en haut à gauche montre la partie du parc national du Serengeti dans laquelle les territoires sont mappés, et les noms de clans sont abrégés. La figure 2 est la figure équivalente pour les loups

3 | RÉSULTATS

3.1 | Analyse de réseau

L'ensemble des données pour les lions comprenait 42 ans (1973–2014). Le nombre de clan par saison allaient de 2 à 26, avec le plus faible nombre les premières années. Les clans comptaient en moyenne, 6,3 membres (intervalle : 2–21, SD = 3,59). La plupart des individus se déplacent à un rythme plus soutenu pour se rendre avec les autres clans - en moyenne, chaque clan chevauchait 7 à 9 clans voisins (figure 3a), et les estimations de centralité et de chevauchement étaient modérées (Tableau S10). La centralité de proximité et d'interdépendance (Figure 3b, c), et la proportion de débranchés (figure 3e) ne différait pas sensiblement entre les saisons humides et sèches. Le degré moyen (figure 3a) et la densité de réseau (figure 3d), cependant, étaient légèrement plus élevées dans la saison.

L'ensemble des données sur les loups a duré 20 ans (1997–2016). Le nombre de meutes par saison allaient de 4 à 16, avec les plus faibles années plus tôt et plus tard. Les meutes comptaient, en moyenne, 10,0 membres

(intervalle : 2–37 ; SD = 5,52). La plupart des meutes se chevauchaient spatialement avec d'autres ; le chevauchement spatial était plus important en hiver, ce qui correspond à une densité du réseau (figure 3d). Le territoire de chaque meute chevauchait 3 à 5 meutes voisines en moyenne (figure 3a), mais la centralité de proximité était faible (figure 3c), ce qui indique que le chevauchement était généralement faible. Il y avait des différences marquées dans les attributs de la population en été par rapport à l'hiver (figure 2), avec un degré moyen plus élevé (figure 3a), la densité (Figure 3d) et moins de meutes déconnectées (Figure 3e) en hiver (Tableau S10), mais la centralité entre les deux était moins variable selon les saisons (Figure 3b).

Les lions et les loups ont tous deux connus des diminutions saisonnières de proportion de groupes spatialement connectés - saison des pluies dans le Serengeti et d'hiver à Yellowstone (figure 3e). Les clans des lions sont plus déconnectés pendant la saison des pluies probablement parce que les proies et l'eau sont dispersées dans le paysage, alors que pendant la saison sèche, les lions se rassemblent aux points d'eau ou aux bons emplacements de chasse riche en sources de proies (Hopcraft, Sinclair et Packer, 2005 ; Kittle et al., 2016). Les loups sont plus déconnectés en été probablement parce qu'ils s'éloignent volontairement des autres meutes, réduisant ainsi le contact avec les voisins, et les proies sont plus dispersées dans le paysage, réduisant ainsi le besoin de chasser dans les mêmes zones (Kauffman et al., 2007).

Dans les deux populations, il y avait une large diffusion de l'intervalle saisonnier des valeurs de centralité, et environ la moitié des valeurs étaient zéro, indiquant que les groupes périphériques étaient fortement connectés dans certaines saisons mais pas d'autres (figure 3b). La distribution de la densité du réseau était assez prévisible au cours d'une saison, mais différait entre les saisons (figure 3d) ; une plus grande proportion de bordures était réalisée au cours des saisons humides (lions) et d'hiver (loups). En général, la population de lions avait une centralité et un degré moyen plus élevés que la population de loups, et certains clans ont servi de **plaques tournantes** dans le réseau (**hub**) tandis que d'autres clans étaient faiblement connectés. La population des loups de Yellowstone est caractérisée par de nombreuses mais faibles connexions entre les meutes, avec quelques meutes importantes servant de **hubs centraux**. Dans les deux populations, les groupes les plus connectés étaient soit les plus centraux, soit des groupes avec un petit territoire qui était principalement partagé avec les groupes voisins.

3.2 | Résultats de la modélisation statistique des lions

Les territoires des lions étaient plus grands quand il y avait plus de clans sur le paysage et que le chevauchement entre les clans augmentait. La taille moyenne des territoires a également augmenté avec le temps depuis une épizootie de CDV, surtout quand 5 ans ou plus se sont écoulés (Figure 4a ; Figure S8a). Les territoires étaient légèrement plus grands pendant la saison des pluies et les territoires se sont généralement agrandis au cours de la série chronologique. Le modèle complet expliquait beaucoup plus de déviance (82,5%) des données par rapport au modèle de tendance temporelle (25,4%) ou au modèle de tendance temporel + CDV (49,7%) ; ainsi le modèle complet était notre top-modèle (tableaux S2a à S5a). Le chevauchement de territoire entre un clan de lions et ses clans voisins augmentait lorsque le clan avait plus de membres, une plus grande taille de territoire, et quand il y avait plus de clans sur le paysage. Le chevauchement moyen des territoires était également plus élevé depuis une épizootie de CDV, surtout après 4 ans ou plus (Figure 4c ; Figure S8b). Le modèle complet était le modèle haut de gamme (Tableau S5b) et a expliqué une grande quantité de déviance dans le chevauchement du clan (89,5%). Le modèle de tendance temporelle expliquait 39,6% de la déviance, et le modèle de tendance temporelle + CDV expliquait 63,8% de la déviance (Tableaux S3b et S4b).

La relation entre la taille du territoire des lions et le chevauchement des territoires était positif, et la taille du territoire et le chevauchement étaient des prédicteurs importants de l'autre (figure S8). L'ajout de CDV aux modèles temporels ont presque doublé la déviance expliquée pour la taille et le chevauchement du territoire (tableaux S3 et S4). Le chevauchement des territoires avait tendance à augmenter avec l'augmentation des précipitations, et la pluie expliquait assez un peu de déviance ; cependant, la pluie n'était pas statistiquement significative (Tableau S2b). Pris ensemble, nous pouvons conclure que les lions étendent leurs territoires pendant la saison des pluies et sont plus susceptibles de chevaucher les clans voisins. Fait intéressant, la taille du territoire et le chevauchement augmentait à mesure que le nombre de clans augmentait, ce qui suggère que les lions ne contractent pas facilement leurs territoires lorsque la densité de clans augmente.

territoire, degré et interférence de centralité) a changé l'année suivant chaque période d'exposition au CDV (Figure 5 ; Figure S5 ; Informations complémentaires : mécanisme post hoc exploration). Nous avons constaté que les changements dans la taille du territoire, le chevauchement et le degré avec les autres clans étaient les plus extrêmes après l'épizootie de 1994 (Figure 5 ; Figure S5) ; par exemple, environ 85% des clans ont réduit le chevauchement de territoire avec d'autres clans d'au moins 10% et environ 62% des clans ont diminué leur degré et la taille de leur territoire d'au moins 10%. Après l'épizootie de 1998, les lions ont également diminué leur taille de territoire, et le degré de chevauchement.

3.3 | Résultats de la modélisation statistique des loups

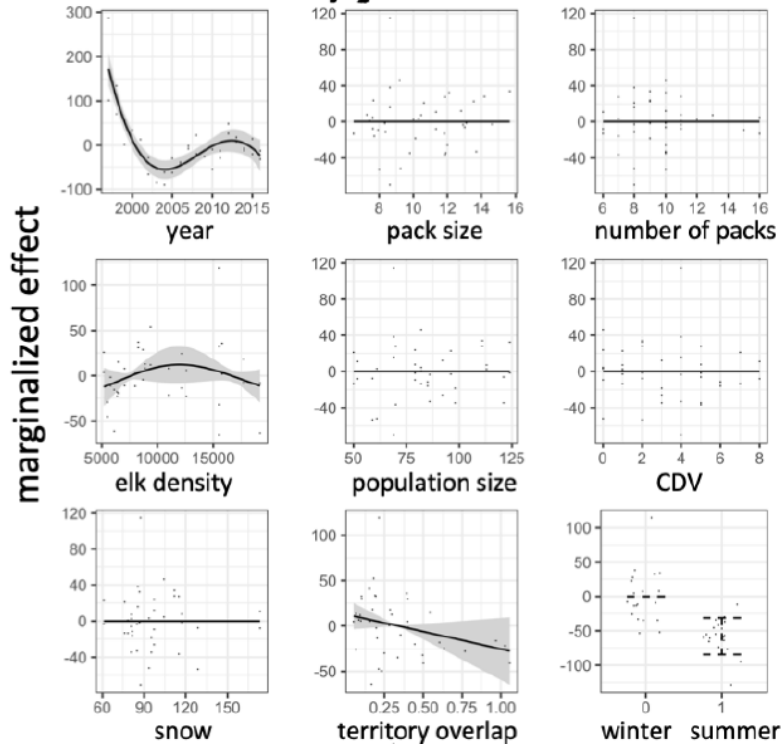
Les tendances temporelles (saison et année) étaient les seules covariables significatives pour prédire la taille du territoire des loups (figure 4b ; tableaux S6a – S8a), et expliquaient 79,4% de l'écart dans la taille des territoires (tableau S6a). Le modèle complet avait la valeur AIC la plus basse, mais tous les modèles étaient dans $\sim 3 \Delta AIC$ parce que les tendances temporelles dominaient (tableau S9a).

Le chevauchement des territoires des meutes a augmenté lorsqu'il y avait plus de meutes sur le paysage, que lorsque la densité de la population a augmenté et que la taille de la meute était plus grande (Figure 4d ; Tableau S6b). La relation entre le chevauchement de territoire et la densité de population était non linéaire, de sorte que le chevauchement augmentait à mesure que la densité de population a augmenté jusqu'à environ 90 loups/1 000 km², puis s'est stabilisée. **Le chevauchement moyen des territoires était plus élevé en hiver, ce qui correspondait à une plus grande taille de territoire et de neige, deux facteurs prédictifs importants.** Le modèle complet était le modèle supérieur (tableau S9b) et a expliqué 95,0% de la déviance, ce qui était une grande amélioration par rapport au modèle de tendance (52,4%, tableau S7b) et le modèle de tendance temporelle + CDV (53,8%, tableau S8b).

Il y avait une légère tendance à la hausse du chevauchement des territoires au fil de la série chronologique. La taille du territoire a diminué au cours des premières années avec l'établissement des loups après la réintroduction, puis la taille des territoires a lentement augmenté et s'est potentiellement stabilisé ces dernières années (figures S10 et S11). **Ce modèle suit les tendances de la taille de la population : augmentation rapide suivi d'un déclin et d'une stabilisation** (figure S1). L'organisation spatiale du loup a été drivée de façon saisonnière de telle sorte que la taille du territoire et le chevauchement étaient tous deux plus importants en hiver, mais à mesure que les niveaux de neige augmentaient et limitaient les déplacements des loups, le chevauchement a diminué. La relation entre la taille du territoire et le chevauchement était positive, même si la taille du territoire était plus importante pour prédire le chevauchement de territoire que le chevauchement l'était pour prédire la taille. Ces résultats suggèrent que la taille du territoire est hautement prévisible par saison, alors que le chevauchement de territoire augmente généralement à mesure que la taille du territoire augmente mais est modulé par le nombre de meutes dans la population, le niveau de neige et la taille de la population.

En général, les covariables au niveau du groupe ont façonné les attributs de territoire plus que le niveau de la population pour les lions et les loups (Figure 4 ; Tableaux S2 et S6). Nous avons constaté que le nombre de groupes dans la population était significatif avec des effets relativement importants dans trois des quatre top modèles ; c'était la similitude la plus notable entre le lion et les résultats de la modélisation du loup (figures S8 et S10). Les covariables au niveau de la population avec la plus forte influence sur la taille du territoire et le chevauchement, inclues les épizooties de CDV (lions uniquement) et les précipitations sous forme de pluie (lions seulement) ou de la neige (loups seulement). Généralement, les covariables façonnant la taille de territoire était similaire aux covariables déterminant le chevauchement des territoires, bien que l'ampleur de l'importance des covariables était différente.

(A) Territory Size



(B) Territory Overlap

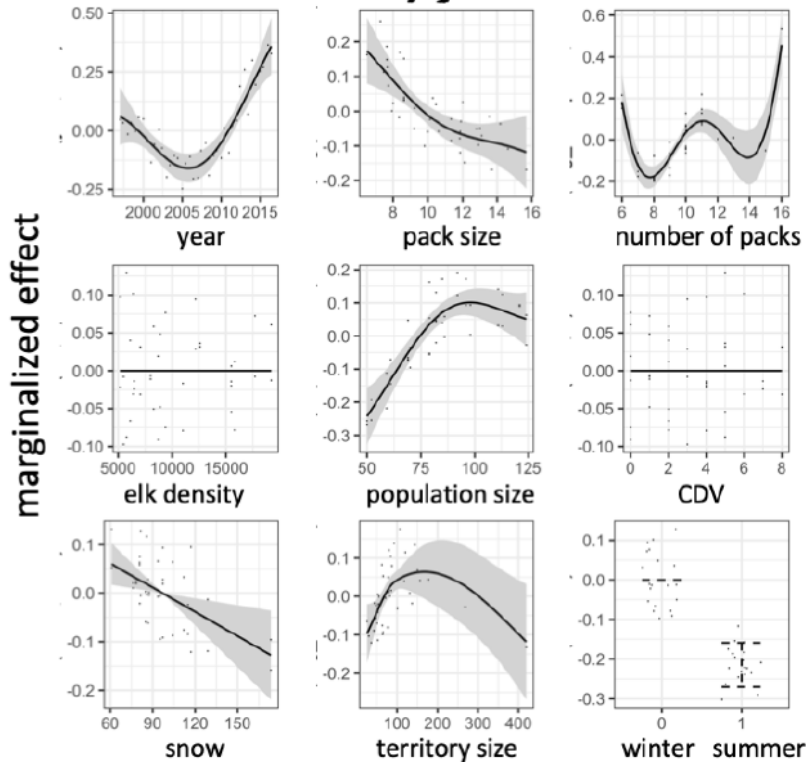


Figure S10. L'effet marginalisé (axes y) de la fonction lisse pour chaque variable prédictive dans les modèles supérieurs prédisant la taille moyenne saisonnière (A) du territoire de la meute de loups (densité de grains de 95%) et (B) chevauchement moyen du territoire au niveau du pack où des valeurs positives indiquent une relation positive entre le prédicteur et les variables de réponse et les valeurs négatives indiquent une relation, tout en maintenant toutes les autres variables de la constante du modèle. Les polygones gris sont à 95% intervalles de confiance autour des fonctions (lignes noires)

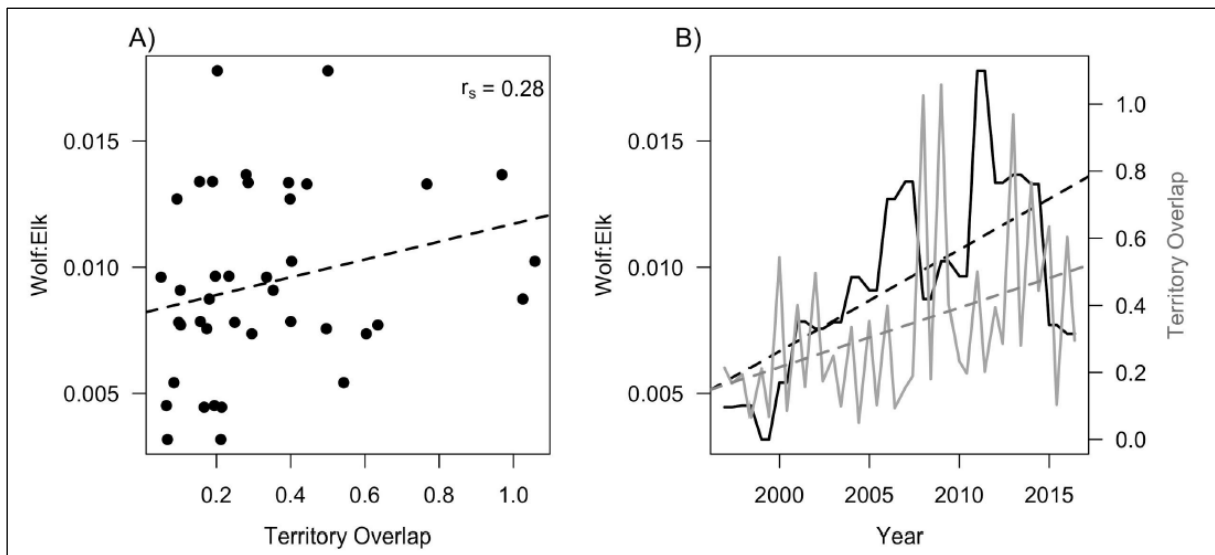


Figure S12. Relation entre le ratio loup / wapiti et le chevauchement des territoires de meute indiqué comme (A) corrélation directe (corrélation de Spearman = 0,28, tirets) et (B) tendances temporelles (loup : wapiti = noir ligne, axe gauche ; chevauchement de la meute = ligne grise, axe droit ; tendances linéaires = tirets respectifs)

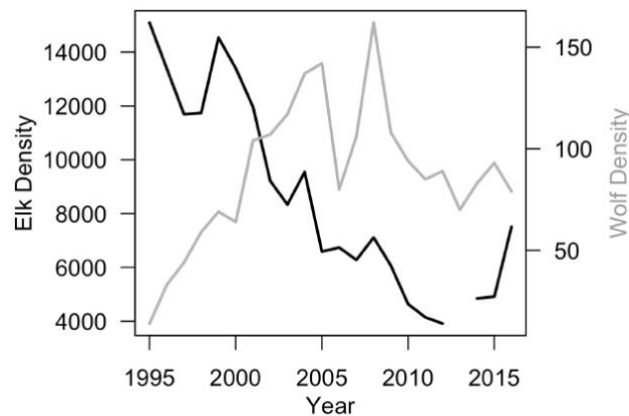


Figure S13. Wapitis du nord de Yellowstone (ligne noire, axe gauche) et densités de loup de Yellowstone (ligne grise, axe droit) à travers le temps. L'année 2013 manque pour le wapiti

4 | DISCUSSION

Nous avons évalué comment les facteurs environnementaux, les interactions biotiques et les épizooties de maladies modifient la topologie du réseau et entraînent des modèles de territoire de deux carnivores sociaux - les lions du Parc national du Serengeti et les loups dans le parc national de Yellowstone. Les populations de lions étaient fortement connectées avec certains clans servant de **hubs** reliant les clans périphériques ; **les meutes de loups étaient faiblement connectées, mais ces connexions étaient assez stables dans le temps.** La mise en forme des covariables déterminant la taille des territoires était similaire aux covariables déterminant le chevauchement des territoires, bien que l'ampleur de l'importance des covariables soit différente pour chaque modèle. Les résultats de cette étude donnent un aperçu de la manière dont : (a) le nombre de groupes dans une population, (b) la taille et le chevauchement du territoire et (c) les perturbations dues aux maladies pourraient avoir un impact sur l'utilisation de l'espace.

Premièrement, nous avons constaté que le **nombre de groupes** dans une zone d'étude ou une population a joué un rôle sans équivoque dans l'organisation de l'espace. Ceci est important car, pour les espèces sociales comme les lions et les loups, les groupes agissent comme des **unités fonctionnelles** constituant la population. Les groupes élèvent leur progéniture et rivalisent pour les territoires et les ressources, et l'aptitude des individus solitaires est souvent considérablement réduite (Almberg et al., 2015 ; Packer et Rutman, 1988 ; Packer et al., 1990). Plus récemment les chercheurs décrivant les processus spatiaux et sociaux de la vie en groupe des espèces territoriales ont bénéficié d'une prise en compte de groupes explicite (par ex. dauphins à long bec : Karczmarski, Würsig, Gailey, Larson, & Vanderlip, 2005; orques : Baird et Whitehead, 2000, primates : Kasper & Voelkl, 2009, hyènes tachetées : Ilany, Booms et Holekamp, 2015 ; suricates : Bateman, Lewis, Gall, Manser et

Clutton-Brock, 2015 et quelques oiseaux : Ke, Deng, Guo et Huang, 2017). Nos résultats soutiennent donc la focalisation croissante de la conservation et de la gestion pour les espèces d'un maintien de groupes viables.

Deuxièmement, la taille et le chevauchement des territoires des lions et des loups avaient une relation qui suggère qu'au fur et à mesure que le territoire grandit, le chevauchement aussi. Si les groupes avaient plus de groupes voisins, alors le chevauchement était plus susceptible d'augmenter. Cela implique que les groupes n'étaient pas aussi doués pour maintenir les limites territoriales quand ils ont dû voyager plus largement sur de plus grands territoires et avaient plus d'intrus potentiels à proximité. Surtout, cette relation a été influencée par la saison, ce qui est probablement lié à la disponibilité et à la dispersion des ressources, puisque les proies sont migratrices dans les deux systèmes. En particulier, les proies sont agrégées dans le paysage dans des habitats spécifiques par rapport à la saison. Par exemple, quand les wapitis sont rares, les meutes de loups à Yellowstone utilisent des zones de chasse qui se chevauchent en raison de la topographie favorable et de la présence des wapitis (Kauffman et al., 2007), et c'est un mécanisme probable pour augmenter le chevauchement des territoires. Pourtant, la densité des wapitis n'était pas significative dans la taille de nos territoires de loups et nos modèles de chevauchement, indiquant que la densité des wapitis ne reflète pas nécessairement la distribution hétérogène des wapitis.

La **dispersion des ressources** est l'hypothèse dominante pour l'évolution de la territorialité (Johnson, Kays, Blackwell et Macdonald, 2002 ; Maher et Lott, 2000 ; Ostfeld, 1985). Pourtant, il existe d'autres facteurs plausibles d'organisation spatiale, telle que la parenté (Fraser & Armitage, 1984 ; Pravosudova, Grubb et Parker, 2001 ; Rogers, 1987), le régime foncier (Benson, Chamberlain et Leopold, 2004 ; Elbroch, Lendrum, Quigley, & Caragiulo, 2016) et la protection des jeunes ou de l'infanticide (Smith et al., 2015 ; Wolff et Peterson, 1998). Ces pilotes ne sont pas mutuellement exclusifs et leur relation peut être complexe. Par exemple, les territoires des cougars (*Puma concolor*) sont bien décrits par la dispersion des ressources, et les individus utilisent souvent le territoire libéré par un cougar du même sexe (Elbroch et al., 2016). La forte influence de la saison dans la mise en forme de l'organisation spatiale des loups implique que la dispersion des ressources est un moteur d'utilisation de l'espace. Les lions africains tolèrent la dispersion des filles, qui souvent sortent des clans existants et occupent des territoires voisins où elles présentent un chevauchement considérable avec le territoire de leurs mères pendant les 2 à 5 premières années, mais baisse après 10 ans de post-dispersion (VanderWaal et al., 2009) ; cela indique que des relations de parenté parmi les lions peut être un moteur important de l'organisation spatiale.

Troisièmement, nous avons identifié des changements dans l'organisation spatiale des lions suite à l'épizootie de CDV de 1994 qui n'a pas été observée chez les loups (figure 5). Nous postulons que les différences d'utilisation de l'espace sont en partie attribuables au fait que la mortalité majeure de la population de lions a tué des individus de toutes les classes d'âge, au moins partiellement en raison d'une co-infection (Munson et al., 2008 ; Roelke-Parker et al., 1996), alors que les épizooties de CDV dans la population de loups touchaient principalement les louveteaux et les yearlings (Almberg et al., 2009). La perte de lions adultes qui maintiennent les frontières de leur territoire peuvent avoir été une covariable contributive aux contractions des territoires des clans dans l'espace (Heinsohn, Packer et Pusey, 1996 ; McComb, Packer et Pusey, 1994 ; Mosser et Packer, 2009). En tant qu'espèce sociale, les individus qui meurent au sein d'un groupe peuvent avoir des impacts disproportionnés sur le comportement des membres du groupe (c'est-à-dire « perturbation sociale » ; par exemple Borg, Brainerd, Meier et Prugh, 2015). Les espèces sociales telles que les lions (Davidson, Valeix, Loveridge, Madzikanda et Macdonald, 2011 ; Heinsohn & Packer, 1995), les loups (Borg et al., 2015), les baleines (Wade, Reeves, & Mesnick, 2012) et les blaireaux (Carter et al., 2007) exposent des changements de comportement (p. ex. reconfiguration du territoire, dispersion, dissolution de groupe) après le décès (par exemple en raison de prélèvement, d'abattage, de maladie) des membres du groupe. Cependant, les mécanismes de rupture sociale n'expliquent pas l'effet que nous avons observé des épizooties de CDV avec une mortalité limitée chez les lions, comme en 1998.

Les maladies infectieuses telles que la CDV peuvent modifier le comportement des individus infectées. L'infection par la CDV peut empêcher les mouvements tels que les symptômes de tremblements musculaires et de léthargie, qui pourraient conduire aux réductions de la taille du territoire et du chevauchement que nous avons observés. Les animaux malades ou affaiblis peuvent éviter d'avoir un comportement d'animaux sain afin de réduire leur risque de blessure lors d'une rencontre intergroupe. Alternativement, les maladies infectieuses peuvent également modifier le comportement des individus en bonne santé, comme observé chez les guppys *Poecilia reticulata* (Houde et Torio, 1992). Similaire à nos observations pour les lions après l'épizootie de 1994, les femelles de diables de Tasmanie ont diminué leur domaine vital et leur domaine vital se chevauchent après une épidémie à grande échelle de maladie tumorale faciale (Comte et al., 2020). De tels changements de

comportement induits par la maladie peuvent avoir des impacts importants sur la dynamique de transmission ultérieure. Par exemple, quand les rats laveurs sont infectés par la rage, les déplacements individuels peuvent diminuer en raison d'une mobilité réduite, qui peut modifier la taille de l'épizootie et la propagation (Reynolds, Hirsch, Gehrt et Craft, 2015). Bien que nous manquions de données pour distinguer les mécanismes sous-jacents aux changements d'organisation spatiale, nos résultats soutiennent l'importance d'intégrer l'écologie spatiale et comportementale dans les études de dynamique de transmission de pathogènes.

Des changements dans l'utilisation de l'espace peuvent également résulter de la concurrence (Applications, McLellan et Woods, 2006). Il a été démontré que les principaux prédateurs modifient l'utilisation de l'espace par les espèces de carnivores sympatriques (examiné dans Davis et al., 2018 ; Wang, Allen et Wilmers, 2020). Les lions et les loups ont un effet plus important sur les modes d'utilisation de l'espace des autres carnivores (par exemple, hyènes tachetées, guépards, coyotes, couguars) plutôt que l'inverse ; cela a été décrit pour les lions dans le système Serengeti (Kittle et al., 2016 ; Swanson, Arnold, Kosmala, Forester, & Packer, 2016 ; Vanak et al., 2013) et les loups dans le nord des Montagnes Rocheuses (Bartnick, Van Deelen, Quigley et Craighead, 2013 ; Berger et Gese, 2007 ; Kortello, Hurd et Murray, 2007). Donc, nous ne pensons pas que l'apparition d'autres espèces aurait un impact substantiel sur l'organisation spatiale du lion et du loup.

4.1 | Limites des données et orientations futures

Nos analyses auraient pu être renforcées par plus d'emplacements par groupe par saison, ce qui pourrait augmenter la précision de nos estimations de territoire (Seaman et al., 1999). De plus, des données plus détaillées sur la répartition des proies dans le Serengeti et le Yellowstone auraient pu améliorer nos modèles. D'autres études ont démontré un changement dans les territoires des lions du Serengeti alors qu'ils suivent la migration des proies, ce qui entraîne des chevauchements de territoire qui ne sont pas nécessairement simultanés, ou des territoires avec peu de chevauchement là où l'abondance des proies est élevée (revue à Hanby, Bygott et Packer, 1995). Les loups de Yellowstone peuvent déplacer leurs modèles d'utilisation d'espace pour améliorer l'accès aux wapitis (Kauffman et al., 2007). Nous n'avons pas pu évaluer cela, car nos données sur les proies étaient à l'échelle de la zone d'étude, et le dénombrement annuel des proies peut ne pas expliquer la répartition saisonnière des proies dans le paysage et donc l'accès pour chasser ces espèces territoriales. La collecte de données plus détaillées sur le niveau du groupe est un domaine de recherche future.

Un autre domaine de recherche future est l'impact des activités humaines et le tourisme sur l'utilisation de l'espace des lions et des loups. L'activité humaine a été démontré qu'elle affecte les déplacements des carnivores et l'utilisation de l'espace (Boydston, Kapheim, Szykman et Holekamp, 2003 ; Foster, Harmsen, et Doncaster, 2010 ; Ordiz, Støen, Delibes et Swenson, 2011 ; Forgeron, Suraci et al., 2017 ; Zeller, Wattles, Conlee et Destefano, 2019), cependant, cela n'a pas été évalué de manière exhaustive pour les lions du Serengeti ou les loups de Yellowstone et nous n'avons pas pu l'inclure dans notre analyse.

5 | CONCLUSIONS

En résumé, nous avons identifié des facteurs écologiques qui façonnent l'utilisation spatiale saisonnière de deux espèces de grand prédateurs territoriaux. Bien qu'il y ait une abondante littérature sur les effets de l'organisation spatiale ou sociale sur la dynamique de population chez les animaux en liberté (par exemple, transmission d'agents pathogènes, revu dans White, Forester et Craft, 2017 ; la socialité des carnivores, Tichon, Gilchrist, Rotem, Ward et Spiegel, 2020), il y a eu peu de tentatives pour élucider les facteurs d'organisation spatiale des mammifères comme nous l'avons fait ici. Notre travail souligne l'importance de suivi et de gestion des populations de carnivores sociaux au sein du groupe. **Nous avons constaté que la dispersion des ressources peut être plus importante pour la taille du territoire et le chevauchement pour les loups que pour les lions.** Finalement, les épizooties de maladie de Carré peuvent altérer l'organisation spatiale des lions, suggérant l'importance d'inclure les épizooties de maladies infectieuses dans les études d'écologie comportementale et de déplacement. Nous espérons qu'à l'avenir, la recherche s'appuie sur ces travaux pour élucider les relations complexes entre la démographie, la structure sociale et spatiale d'une population, les conditions abiotiques et biotiques et les infections pathogènes.