

Mouvements estivaux, prédation et utilisation de l'habitat des loups dans les forêts boréales modifiées par l'homme

Oecologia (2011) 165:891–903
DOI 10.1007/s00442-010-1883-y

BEHAVIORAL ECOLOGY - ORIGINAL PAPER

Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests

Eliezer Gurarie · Johanna Suutarinen ·
Ilpo Kojola · Otso Ovaskainen

Résumé

Les loups gris (*Canis lupus*), autrefois disparus de Finlande, ont recolonisé un environnement de forêt boréale qui a été considérablement modifié par l'homme, devenant un patchwork de forêts gérées et de coupes à blanc traversées par des routes, des lignes électriques et des chemins de fer. On sait peu de choses sur la façon dont les loups utilisent cet écosystème modifié, en particulier pendant les mois d'été où ils élèvent leurs petits. Nous avons suivi deux loups équipés de colliers GPS transmettant à intervalles de 30 minutes pendant deux étés dans l'est de la Finlande, en visitant tous les emplacements sur le terrain, en identifiant les proies et en classant les comportements de déplacement. Nous avons analysé la préférence et l'évitement des types d'habitat, des éléments linéaires et des bords d'habitat, et testé la généralité de nos résultats par rapport aux mouvements estivaux à plus faible résolution de 23 autres loups munis de colliers. Les loups ont eu tendance à montrer une forte préférence pour les bois de transition (principalement des coupes à blanc) et les forêts mixtes par rapport aux forêts de conifères, et à utiliser les routes forestières et les éléments linéaires peu utilisés pour faciliter leurs déplacements. La forte densité de routes primaires dans le territoire d'un loup a conduit à une utilisation plus restreinte du homesite par rapport au loup avec moins de routes, ce qui suggère un évitement des humains ; cependant, il ne semble pas y avoir de grandes différences sur le succès de la chasse ou de l'élevage des petits pour les deux meutes. Au total, 90 animaux ont été tués, presque tous des orignaux (*Alces alces*) et des rennes (*Rangifer tarandus* spp.), dont une grande partie dans des forêts de transition. **De manière générale, les loups ont fait preuve d'une grande capacité d'adaptation**, exploitant avec succès les modifications directes et indirectes apportées par l'homme à l'environnement de la forêt boréale.

INTRODUCTION

Les loups (*Canis lupus*) sont considérés comme des généralistes de l'habitat (Mech 1970 ; Fritts 2003) qui occupaient autrefois une vaste aire de répartition dans l'hémisphère nord avant de disparaître de grandes parties de leur aire de répartition mondiale (Mech 1970 ; Boitani 2003). En Finlande, les loups ont disparu dans les années 1920 (Pullianen 1993) jusqu'à ce que des afflux depuis la Carélie Russe vers le nord et l'est de la Finlande dans les années 1970 aient conduit à une population établie qui compte actuellement environ 200 individus (Kojola et al. 2006). Cette population était, jusqu'à récemment, concentrée dans la partie centre-est de la Finlande, près de la frontière Russe (Kojola et al. 2006), mais des meutes établies se trouvent maintenant aussi dans la partie ouest du pays (Fig. 1).

Les habitats qui ont été recolonisés par les loups en Finlande ont été significativement altérés par les pratiques de foresterie intensive et les implantations humaines (Löfman et Kouki 2003 ; Kojola et al. 2004, 2006 ; Kaartinen et al. 2005).

En plus de modifier la configuration spatiale du paysage, ces modifications ont eu un impact sur la distribution relative et la densité des espèces proies. La principale proie des loups en Finlande est l'élan (*Alces alces*) (Gade-Jørgensen et Stagegaard 2000 ; Kojola et al. 2004), un fureteur abondant qui préfère les jeunes forêts et bénéficie indirectement des pratiques forestières (Edenius et al. 2002). Dans l'est de la Finlande, une espèce proie supplémentaire importante est le renne sauvage de forêt (*Rangifer tarandus fennicus*), qui préfère les forêts plus anciennes que l'élan, est classé comme menacé et peut être limité par la prédation du loup (Kojola et al. 2004, 2009). Enfin, les loups de la partie la plus septentrionale de l'aire de répartition s'attaquent occasionnellement aux rennes semi-domestiques en liberté (*R. t. tarandus*) (Bisi et al. 2007 ; Kojola et al. 2009). Dans le territoire d'élevage des rennes, qui est séparé du sud de la Finlande par une clôture d'exclusion s'étendant sur tout le pays, il n'existe aucune meute de loups établie (Kojola et al. 2006).

Outre la modification de l'habitat, l'homme a eu un impact sur le paysage sous la forme de routes primaires (pavées) et de chemins forestiers (non pavés). Les routes primaires peuvent entraîner une mortalité directe d'origine humaine, et leur évitement par les loups a été bien documenté (Whittington et al. 2004, 2005 ; Kaartinen et al. 2005 ; Karlsson et al. 2007 ; Jedrzejewski et al. 2008). La réponse des loups aux routes forestières ou à faible fréquentation s'est avérée variable : dans certaines régions, les loups sélectionnent ces caractéristiques en raison de la facilité de déplacement sur leur territoire (Fritts 2003), alors qu'ailleurs, les loups évitent tout signe d'activité humaine, y compris les sentiers de randonnée (Whittington et al. 2005). En plus de fournir potentiellement des corridors de déplacement, la construction de routes forestières et la fragmentation de l'habitat augmentent la quantité d'habitats de transition et la croissance en début de succession des plantes à feuilles caduques préférées par les ongulés brouteurs (Edenius et al. 2002). L'effet de ces modifications sur le comportement de déplacement à petite échelle des loups est inconnu.

En général, le comportement de déplacement territorial des loups est façonné par la nécessité de rechercher et de capturer des proies et de patrouiller et marquer leurs territoires (Mech 1970). La plupart des études sur les mouvements et le comportement de recherche de nourriture des loups dans les forêts boréales ont été limitées aux mois d'hiver, lorsque le suivi des pistes et l'identification des carcasses sont facilités par la visibilité et la possibilité de suivre les traces dans la neige (Ciucci et al. 2003 ; Whittington et al. 2004, 2005 ; Bergman et al. 2006 ; Sand et al. 2006). Au cours des mois d'été, le processus critique d'élevage des petits a lieu et les mouvements des loups sont encore plus limités par la nécessité de retourner régulièrement aux sites de tanières (Mech et Boitani 2003). Il y a eu, cependant, beaucoup moins d'études sur les mouvements estivaux dans les environnements boréaux. Notamment, Sand et al. (2008) ont combiné la télémétrie de terrain et les visites de terrain en Suède pour déterminer que les taux de prédation estivaux peuvent être considérablement plus élevés qu'en hiver, soulignant ainsi l'importance de la période estivale.

Dans cette étude, nous fournissons une analyse détaillée des mouvements, de l'utilisation de l'habitat et de la prédation pendant la période estivale d'élevage des petits en utilisant une combinaison de télémétrie par satellite, de suivi complet sur le terrain et de données de télédétection du paysage, en nous concentrant sur l'exploration de l'impact des caractéristiques de l'habitat

modifiées par l'homme sur le comportement des loups. Nous avons étudié deux loups représentant des meutes distinctes sur deux territoires similaires dans l'est de la Finlande. L'un des territoires, cependant, est traversé par un grand nombre de routes et chevauche partiellement la zone d'élevage de rennes du nord de la Finlande (et est par conséquent traversé par une clôture) alors que le second territoire est largement exempt d'éléments linéaires à fort impact. Nous avons émis l'hypothèse que les mouvements de ces loups seraient en grande partie déterminés par les routes principales et la clôture pour les rennes, ainsi que par les différences dans la disponibilité des proies. Nous avons également émis l'hypothèse que l'utilisation de l'habitat et le comportement de déplacement pourraient présenter des caractéristiques distinctes au cours des différentes phases de déplacement (par exemple, le repérage, la recherche de proies, la mise à mort), mais nous n'avons pas de prédiction sur la direction de ces différences. Enfin, nous avons testé la généralité des résultats sur les deux loups en analysant les données de 23 autres loups qui ont été suivis à distance à une résolution temporelle plus faible dans des zones situées dans toute l'aire de répartition des loups Finlandais.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

L'étude s'est concentrée sur les loups principalement répartis sur une bande dans la partie centrale de la Finlande, avec la plus grande concentration à l'est près de la frontière Russe (Fig. 1). Dans toute la zone d'étude, l'habitat est une forêt boréale de conifères dominée par le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), l'épicéa commun (*Picea abies*) et le bouleau (*Betula pendula* et *B. pubescens*). En raison de l'exploitation forestière extensive, les coupes claires et les jeunes forêts mixtes de succession sont courantes. Le paysage est en outre parsemé de lacs et de tourbières. Environ la moitié des tourbières ont été drainées. L'original (*Alces alces*) et le renne (*Rangifer tarandus* L.) sont les deux espèces résidentes de la zone d'étude (Kojola et al. 2004). Les rennes comprennent la sous-espèce forestière sauvage (*R. t. fennicus*) et le renne semi-domestique en liberté (*R. t. tarandus*). La distribution des rennes sauvages forestiers est limitée au nord par la zone de gestion des rennes semi-domestiqués, séparée physiquement par une clôture s'étendant à travers la Finlande à environ 65°N. Au nord de cette frontière, les loups ne bénéficient d'aucune protection légale et sont couramment tués par les chasseurs locaux (Kojola et al. 2006). Les territoires des deux loups suivis sur le terrain (dénommés F06 et M08) étaient proches de l'extrémité nord-est de l'aire de répartition des loups Finlandais. Le territoire de M08 chevauche partiellement la zone de semi-domestication des rennes.

Capture et manipulation

Les loups ont été capturés et munis de colliers entre 2002 et 2008 au mois de mars selon les méthodes décrites dans Kojola et al. (2006). Les individus ont été capturés à l'aide de motoneiges lorsque la neige était molle et d'une épaisseur d'au moins 80 cm. Les motoneiges étaient conduites à côté des loups, qui étaient capturés à l'aide d'un nœud coulant fixé à un poteau. Les loups étaient placés dans une boîte en bois renforcée par une grille métallique à l'extérieur et munie de portes aux deux extrémités. Les loups ont été maintenus dans la boîte pendant au moins 30 minutes avant de leur injecter un mélange de médétomine et de kétamine dans un rapport de dose de 1/20 (Jalanka et Roeken 1990). Les loups ont été équipés de colliers contenant des récepteurs de système de positionnement global (GPS Plus 2 ; Vectronic Aerospace, Berlin, Allemagne) et des émetteurs de radiobalises à très haute fréquence (VHF) (Televilt, Lindesberg, Suède). La capture, la manipulation et l'anesthésie des loups étaient conformes aux directives émises par le Comité de soins et d'utilisation des animaux de l'Université d'Oulu et aux autorisations fournies par le gouvernement

provincial d'Oulu (OLH- 01951/Ym-23). Entre 2002 et 2008, 47 loups ont été capturés et instrumentés. Les colliers ont transmis des localisations à des intervalles allant de 0,5 à 8h (2 loups à 0,5h, 1 à 3h, 32 loups à 4h, 1 à 6h et 4 à 8h). Les deux loups qui ont été suivis à des intervalles de 0,5h, une femelle en 2006 et un mâle en 2008 (appelés F06 et M08), ont fait l'objet d'un suivi intensif sur le terrain, comme décrit dans la section suivante. Bien que de nombreuses balises aient fonctionné pendant de nombreux mois et certaines pendant des années, nous avons limité notre analyse aux données recueillies en juin et juillet, ce qui correspond à la période de suivi intensif sur le terrain. Au cours de cette période, les balises à faible résolution ont fonctionné avec une fiabilité variable, entre 6 et 42% des localisations étaient manquantes (moyenne 23%, écart-type 10%). Les deux loups ayant fait l'objet d'un suivi intensif, dont l'interface du collier fonctionnait via le Global System for Mobile Communications (GSM) en utilisant le Short Message Service (SMS), ont fourni des repères de localisation beaucoup plus fiables, avec seulement 0,8 et 0,3%, respectivement, des positions de F06 et M08 manquantes.

Collecte de données sur le terrain

Classification des lieux et des comportements de déplacement

Données sur le paysage

Construction d'hypothèses nulles randomisées

Analyses statistiques pour les données détaillées sur les deux loups

Analyses statistiques pour les données à plus basse résolution



Fig. 1. Localisation de la zone d'étude en Finlande. Les polygones représentent les territoires du domaine vital estival des loups, basés sur les polygones convexes minimums (PCM) de tous les emplacements en juin et juillet. Les deux régions plus sombres au nord-est sont les territoires de F06 et M08 (respectivement ouest-est)

RESULTATS

Préférences d'habitat pendant les déplacements

Les deux loups étaient des généralistes de l'habitat dans le sens où aucun type d'habitat n'était complètement exclu, bien que des différences statistiquement significatives par rapport aux ensembles nuls aient été trouvées dans de nombreux cas (Tableau 2). F06 et M08 préféraient tous deux l'habitat boisé ouvert, comprenant respectivement 35 et 44% de leurs lieux de déplacement. Cette préférence était hautement significative pour M08 par rapport aux **habitats généralement disponibles** (RI) et aux **habitats localement disponibles** (RII), et seulement marginalement significative pour F06 (Tableau 2). M08 a montré un évitement général de la forêt de conifères et des tourbières. Cependant, F06 évitait fortement les forêts mixtes et préférait les tourbières (tous deux significatifs uniquement pour RI). Cependant, pendant la chasse, les loups ont montré une faible préférence pour les tourbières, et un évitement significatif lors de la recherche d'un gîte. Les deux loups évitaient les forêts mixtes pendant la chasse par rapport à leurs schémas de déplacement généraux. Les zones boisées ouvertes étaient encore plus préférées lors du retour au bercail, tandis que les tourbières étaient évitées (tableau 2).

Les deux loups ont utilisé les routes forestières, les rivières, les chemins de fer et les lignes électriques plus que prévu par le hasard, M08 ayant une préférence significative pour tous ces éléments, à la fois par rapport à RI et RII, et F06 montrant une préférence significative pour les routes forestières et les chemins de fer. La préférence pour suivre les routes forestières était particulièrement forte, avec >10% des lieux de déplacement sur des routes forestières, soit environ deux fois plus souvent que prévu dans l'une ou l'autre randomisation (Tableau 2). L'utilisation des routes forestières par M08 était plus prononcée lors de la recherche du homesite, tandis que F06 a montré un évitement marginal des routes forestières lors de la recherche du homesite, mais une préférence significative pour l'utilisation des deux lors de la recherche du homesite et de la chasse.

Les mouvements se sont produits beaucoup plus fréquemment que prévu en bordure de tourbière pour les deux loups. F06 a également montré une préférence significative pour les lisières de forêt, alors que M08 a évité les lisières de lac. Cependant, M08 a montré une forte préférence pour les lisières de forêt pendant la chasse, alors que F06 a montré une forte préférence pour les lisières de tourbière.

Le territoire de M08 était marqué par un plus grand nombre de routes primaires que celui de F06 (Fig. 4) : les distances médianes à la route la plus proche (RI) étaient de 1,33 km [intervalle interquartile (IQR) 0,61-2,43] pour M08 et de 2,34 km (IQR 1,09-4,25) pour F06. Aucun endroit de l'aire de répartition de M08 ne se trouvait à plus de 5,6 km d'une route, tandis que la distance maximale possible pour F06 était de 9,3 km. Les lieux de déplacement des deux loups étaient significativement plus éloignés des routes primaires que l'ensemble nul de l'IR, avec des distances médianes de 1,86 km (IQR 0,91-2,89) et 3,45 km (IQR 1,94-5,37), respectivement (M08 : test de Wilcoxon $U = 4,49 \times 10^5$, $n = 878$, $p < 0,001$; F06 : $U = 3,19 \times 10^5$, $n = 724$, $p < 0,001$). Les tanières des deux loups étaient situées à 2,5 et 5,6 km de la route la plus proche pour M08 et F06, respectivement, bien au-dessus du quartile de 75 %.

Composition des proies et sites de prédation

La composition des proies différait entre les deux loups (Tableau 3). Nous avons identifié 40 animaux tués par F06 et 50 animaux tués par M08, ce qui conduit à des taux de prédation moyens

de 0,67 et 0,83 animaux par meute et par jour, respectivement. Sur les 40 animaux tués par F06, 25 étaient des petits rennes sauvages (62,5%), 13 (32,5%) étaient des petits orignaux et 1 était un orignal adulte. Le régime alimentaire de M08 était plus varié, comprenant des élan (16 adultes et 12 faons), des rennes semi-domestiqués (2 adultes et 13 faons), des rennes sauvages de forêt (2 adultes et 1 faons) et 4 lièvres (*Lepus timidus*). Sur la base des estimations de la biomasse comestible des rennes et des élan adultes et faons et des taux de consommation (Sand et al. 2008 ; Kojola, données non publiées), la quantité totale de viande consommée a été estimée à 930 kg pour le groupe de F06 et à 3 294 kg pour le groupe de M08, ce qui correspond à des taux de consommation estimés à 3,20 et 4,98 kg animal⁻¹/jour⁻¹, respectivement.

Il y avait peu de différences statistiquement significatives entre les mouvements de chasse et le comportement de prédation. F06 préférait les tourbières lorsqu'il chassait, les utilisant 17% du temps, mais seulement 7,5% des sites de prédation étaient situés dans des tourbières (Tableau 2). D'autre part, une proportion significativement plus élevée des captures de F06 (45%) s'est produite en bordure de forêt que les mouvements de chasse (33%), qui étaient, hiérarchiquement, plus fréquents que tous les mouvements (30%), l'habitat disponible localement (28%) et tout l'habitat disponible (26,6%). F06 a également tué un peu plus fréquemment sur les bords des lacs. M08 a utilisé les rivières pendant la chasse 27% du temps, mais seulement 14% des sites de prédation ont été trouvés près des rivières. Pour les deux loups, les sites de prédation se trouvaient moins souvent sur les routes forestières (seulement 5 sur 90 cas) que sur les mouvements de chasse, mais ces différences n'étaient pas statistiquement significatives.

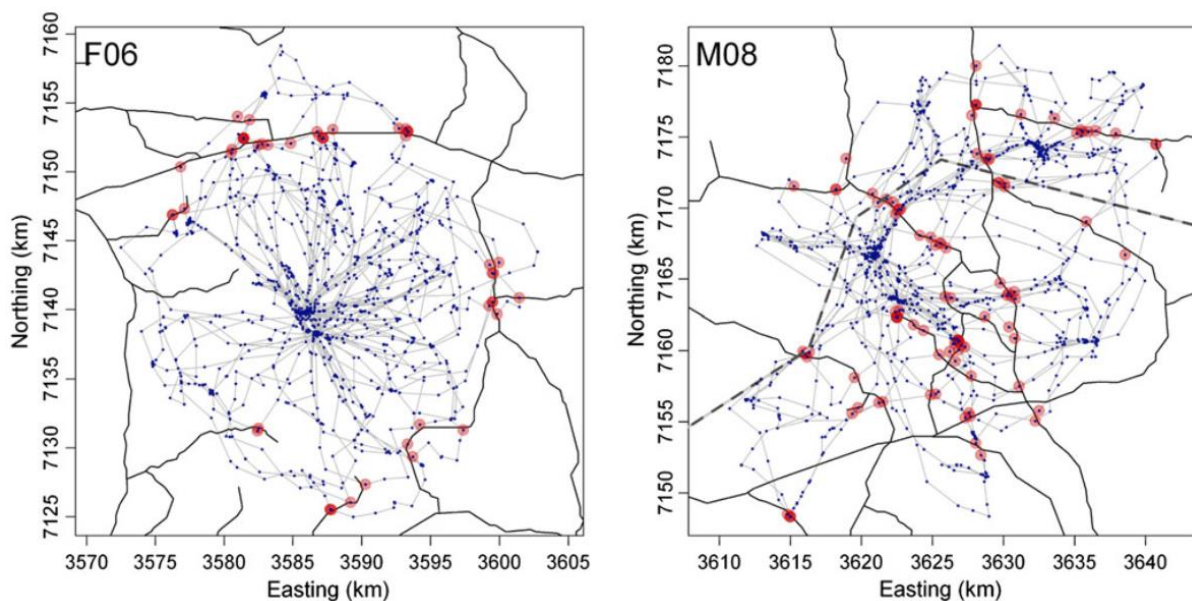


Fig.4 Positions GPS (points) et pistes (lignes fines) de F06 et M08, y compris les routes pavées (lignes épaisses) et les clôtures à rennes (lignes grises en pointillés épais). Les emplacements classés comme étant à proximité des routes (à moins de 45 m) sont indiqués par les grands cercles ombragés

Paramètres de mouvement

La vitesse de déplacement médiane estimée était d'environ 1,7 km/h⁻¹, sans différence entre les deux loups (ANOVA $p = 0,84$). La vitesse maximale de déplacement a été mesurée pendant au moins 2 h était de 6,25 km/h⁻¹. Pour F06 la vitesse était deux fois plus élevée pendant la recherche de la maison que pendant la chasse (test t ; $p = 0,001$), alors qu'aucune différence n'a été détectée pour M08 (Tableau 4). Les mouvements de retour au homesite de F06 étaient beaucoup plus dirigés que les mouvements de chasse ($p < 0,001$), tandis qu'il n'y avait pas de différences significatives

entre le resserrement net des angles de rotation de M08 entre les mouvements de retour au homesite ou de chasse ($p = 0,975$) (Tableau 4).

Budgets temporels

Les budgets temps, définis comme la proportion de temps passé par état comportemental, différaient entre les loups. F06 a passé plus de temps sur le site de la tanière que M08 (50,5 et 41,5%, respectivement, test du chi carré $p < 0,001$), tandis que M08 a passé deux fois plus de temps à se reposer loin du site de la tanière que F06 (18 et 9,6% respectivement, $p < 0,001$). Le temps passé sur les proies ne varie pas entre les loups. La durée du temps passé à chasser était plus élevée pour F06 que pour M08 (12 et 6,5% respectivement, $p < 0,001$), alors que F06 passait un peu moins de temps à chercher sa proie (10,6% contre 8,7%, respectivement, $p = 0,02$).

Test de la généralité des résultats avec des données de résolution inférieure

Après filtrage, les ensembles de données sur les domaines vitaux pour chacun des loups à faible résolution comprenaient une moyenne de 100,5 (SD 17,8, $n = 23$) points de données. Tous les loups évitaient l'habitat de la forêt de conifères par rapport à la RI (Tableau 5), pour 14 d'entre eux la préférence individuelle était statistiquement significative. Au total, 23% de la superficie de l'habitat de tous les territoires des loups étaient constitués de forêt de conifères, alors que seulement 14,5% des emplacements des loups étaient situés dans ce type d'habitat. Vingt des 23 loups préféraient les forêts mixtes ($p < 0,001$) ; 7 d'entre eux ont montré une préférence individuelle significative par rapport à la RI. Dix-huit loups ont préféré les forêts claires ($p < 0,05$), dont 8 ont montré une préférence individuelle statistiquement significative.

Il y avait quelques divergences entre les analyses grossières et détaillées de F06 et M08 (Tableaux 2, 5). Par exemple, les positions de F06 ont montré une légère préférence pour les forêts de conifères par rapport à RI dans l'analyse détaillée, alors que les données de position filtrées automatiquement ont montré un léger évitement.

Nous avons testé l'évitement des routes primaires en comparant la probabilité qu'un emplacement et RI soient à moins de 200 m d'une route primaire (Tableau 5). Pour tous les loups sauf un, la distance médiane des routes était supérieure à celle de la RI (p binomiale $< 0,001$) ; 12 d'entre eux étaient individuellement significatifs. Le loup qui préférait les routes primaires avait presque deux fois plus d'emplacements à moins de 200 m que RI. Ce loup résidait dans l'extrême sud-ouest du territoire (Fig. 1).

Les préférences pour l'utilisation des routes forestières pendant les déplacements ont été testées en comparant la probabilité qu'un emplacement soit à moins de 45 m d'une route forestière avec RI. Quinze des 23 loups ont montré une plus grande préférence pour les routes forestières que pour le RI ($p < 0,05$). Six de ces 15 loups ont montré une préférence individuellement significative, et seul un loup avait une probabilité significativement plus faible de se trouver sur une route forestière par rapport à RI.

Une analyse des schémas de préférence et d'évitement en fonction de la latitude, de la longitude et du sexe n'a révélé aucun effet significatif.

DISCUSSION

Le succès des loups dans les environnements fragmentés et affectés par l'homme dans le monde entier peut être attribué à leur capacité d'adaptation et d'utilisation d'une grande variété d'habitats (Mech 1970 ; Ciucci et al. 2003). Les loups de cette étude pourraient tous être considérés comme des généralistes de l'habitat dans la mesure où tous les habitats disponibles ont été utilisés dans une certaine mesure. Néanmoins, à l'échelle du territoire estival et à l'échelle encore plus fine des déplacements locaux, des schémas de préférence et d'évitement étaient clairement détectables parmi les loups suivis de près, et nombre de ces schémas étaient partagés par tous les loups porteurs de colliers. Dans tous les cas, ces schémas d'utilisation de l'habitat étaient cohérents avec le haut niveau d'adaptabilité et l'utilisation efficace du territoire que l'on attribue généralement aux loups.

La plus importante modification humaine à grande échelle de l'habitat boréal est la fragmentation des forêts contiguës en une mosaïque de coupes à blanc, de bois de transition et de peuplements matures. Presque tous les loups de cette étude ont montré une préférence pour l'habitat boisé ouvert et un évitement des forêts de conifères. De plus, une grande partie des mouvements de chasse et des sites de prédation des loups suivis étaient situés à la lisière d'un habitat boisé ouvert, ce qui indique que la forte fragmentation de la forêt boréale est, au moins localement, choisie par les loups pour chasser. Bien que cela puisse s'expliquer en partie par la facilité de déplacement dans des paysages plus ouverts, il s'agit également d'un reflet probable des préférences des proies et de l'utilisation de l'habitat. En particulier, les élans broutent de préférence dans les coupes à blanc en régénération et dans les peuplements ouverts et homogènes, et leur habitat optimal et leur capacité de charge ont augmenté de façon spectaculaire (Edenius et al. 2002).

Le fait qu'il y avait, en général, peu de différences entre les comportements de chasse et les sites de prédation fournit une faible preuve que les préférences d'habitat de chasse reflètent principalement les lieux de présence des proies plutôt que les zones où les proies sont plus vulnérables. Cependant, la question de savoir dans quelle mesure les lisières de forêt et les zones boisées ouvertes sont associées à des densités plus élevées ou à des vulnérabilités plus grandes des proies d'ongulés reste ouverte et nécessite une étude plus détaillée des préférences d'habitat des proies.

Dans les forêts Européennes comparables qui n'ont pas été aussi modifiées que celles de la Finlande (par exemple, la forêt primitive de Białowieza en Pologne), les chercheurs n'ont signalé aucune préférence pour des types particuliers d'habitat forestier (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998 ; Jedrzejewski et al. 2004). Cela peut s'expliquer par la plus grande diversité des proies, notamment les cerfs rouges (*Cervus elaphus*), les chevreuils (*Capreolus capreolus*), les sangliers (*Sus scrofa*), les carcasses de bisons européens (*Bison bonasus*) et certains animaux d'élevage pour les loups de Białowieza (Jedrzejewski et al. 2002). Une plus grande variété de proies entraînerait une utilisation encore plus généraliste de l'habitat que dans les forêts boréales plus fragmentées avec une sélection limitée de proies d'ongulés comme dans notre étude.

Un autre impact direct de l'homme sur le paysage est l'introduction d'éléments linéaires, y compris des routes primaires plus fréquentées et les établissements associés, un réseau intensif de routes secondaires moins fréquemment utilisées et construites principalement pour les opérations forestières, des chemins de fer et des lignes électriques plus clairsemés, et des barrières telles que la clôture à rennes. L'évitement des routes primaires était une réponse partagée par presque tous les loups de notre étude et était similaire à celle rapportée dans d'autres régions (Fritts 2003 ; Ciucci et

al. 2003 ; Whittington et al. 2004, 2005 ; Kaartinen et al. 2005 ; Jedrzejewski et al. 2008). Les routes primaires représentent un risque possible de mortalité d'origine humaine et une indication de la présence d'établissements ou de fermes. Ce fort évitement est clairement démontré par l'utilisation presque uniforme de l'espace de son territoire par F06, à l'exception d'une large bande d'évitement des trois routes terminales orientées est-ouest à l'extrémité ouest du territoire. Les routes principales n'ont été suivies que très rarement, et il existe un nombre limité de points de passage préférés. En revanche, les deux loups ont occasionnellement suivi les lignes de chemin de fer et les lignes électriques, qui sont très peu utilisées par les humains, lorsqu'ils se déplacent sur leur territoire.

La plupart des études citant l'évitement des routes ne font pas de distinction entre les types de routes (voir cependant Eriksen et al. 2009). Il est important de noter que de nombreux loups en Finlande ont montré une préférence pour les routes forestières, y compris une préférence très significative pour les deux loups suivis sur le terrain. Les routes forestières sont omniprésentes dans la plupart des paysages Finlandais et offrent des couloirs ouverts avec un minimum de perturbations dues au trafic et d'obstacles physiques. En revanche, très peu de loups ont été tués sur des éléments linéaires anthropiques, ce qui suggère qu'ils sont spécifiquement utilisés comme couloirs de déplacement, plutôt que comme attracteurs de proies.

Alors que les schémas généraux d'utilisation de l'habitat étaient cohérents entre de nombreux loups de notre étude, il y avait des différences considérables dans les schémas de déplacement, les budgets d'activité et la sélection des proies pour les deux loups suivis sur le terrain, malgré la similitude et la proximité de leurs territoires. Le domaine vital d'été de F06 était pratiquement exempt de routes principales, de voies ferrées et de lignes électriques. La tanière était située aussi loin que possible de ces grands éléments linéaires, ce qui permettait à F06 de fourrager librement dans n'importe quelle direction à partir de la tanière, contrairement à M08 dont le territoire était traversé par un réseau de grandes routes et la clôture à rennes. Alors que les vitesses moyennes étaient conformes aux vitesses rapportées ailleurs pour les loups (Musiani et al. 1998), les mouvements de retour étaient beaucoup plus rapides et dirigés pour F06 que pour M08, dont l'utilisation de l'espace était largement déterminée par le réseau de routes primaires ainsi que par la tendance à traverser la clôture à rennes et les routes primaires à des endroits spécifiques. D'autres observations concernant les différences d'utilisation de l'habitat sont cohérentes avec l'affirmation selon laquelle l'habitat de F06 a été moins affecté que celui de M08. Par exemple, F06 était beaucoup plus susceptible d'utiliser les rivières pour chasser et se diriger et avait une préférence plus faible pour les routes forestières. Bien qu'il semble y avoir un impact significatif des routes primaires sur la liberté de mouvement de M08, la meute a eu beaucoup de succès, obtenant une biomasse comestible quotidienne plus élevée par loup et élevant avec succès huit petits. Le régime alimentaire de M08 était également complété de manière importante par des rennes semi-domestiques, une proie probablement plus naïve et plus sensible que l'élan et le renne sauvage de la forêt. Ainsi, quels que soient les inconvénients d'un habitat présentant une densité plus élevée de routes primaires et de la clôture à rennes, ceux-ci ont été facilement compensés par les avantages : un réseau de routes forestières facilitant les déplacements, une forte densité d'originaux et la disponibilité de rennes semi-domestiques.

Le fait que l'un des loups était un mâle issu d'une meute plus importante et l'autre une femelle issue d'une meute plus petite constitue un facteur de confusion pour toutes comparaisons des deux loups. D'autres études ont trouvé des différences significatives dans les taux de déplacement spécifiques au sexe. En Pologne, les femelles reproductrices en juin-août se déplaçaient en moyenne de 19 à 20 km/jour⁻¹ contre 27,6 km/jour⁻¹ pour les mâles (Jedrzejewski et al. 2001), et il a été suggéré que les femelles passent significativement plus de temps dans leur tanière car les autres loups de la meute leur fournissent de la nourriture (Theuerkauf et al. 2003). En revanche, nous

n'avons pas noté de différence spectaculaire entre le temps passé par le mâle et la femelle à chasser ou à s'éloigner de la tanière : F06 a passé une quantité comparable de temps à chasser et à se déplacer sur le territoire et était présent sur un nombre comparable de sites de chasse que M08. Cela peut s'expliquer par le fait que la meute de F06 était plus petite, et que la responsabilité de la chasse était nécessairement partagée par plus de membres de la meute. Alternativement, la sélection plus large et plus limitée d'espèces de proies en Finlande peut nécessairement exiger une plus grande participation de tous les membres de la meute, quelle que soit sa taille. Il est clair que la taille de notre échantillon ne nous a pas permis de démêler ces hypothèses, et que notre méthodologie de suivi estival ne nous a pas permis de déterminer dans quelle mesure les loups individuels représentaient les mouvements de la meute entière. Cependant, nous notons qu'aucune différence entre les sexes en ce qui concerne les préférences d'habitat n'a émergé de notre analyse des loups de toute la Finlande.

La composition des proies des deux loups a également été comparée, les proies trouvées sur la piste de M08 étant plus variables en termes d'espèces. Notamment, M08 était le seul loup de cette étude dont le territoire chevauchait partiellement la zone d'élevage de rennes semi-domestiques, ce qui explique la présence de rennes semi-domestiques dans son régime alimentaire, et beaucoup moins de rennes de forêt sauvage que pour F06. La différence dans la prédation des rennes de forêt sauvage pourrait être le résultat d'une préférence active pour les rennes semi-domestiques potentiellement plus naïve ou le reflet de différences dans les densités relatives de proies. M08 a également consommé un plus grand nombre d'animaux adultes de toutes les espèces, alors que les proies de F06 étaient presque entièrement constituées de faons. La concentration hivernale d'élan sur le territoire de M08, en particulier la partie située dans la zone d'élevage de rennes, a été signalée comme étant parmi les plus élevées de la région (Siira et al. 2009). La biomasse estimée consommée par la meute de M08 était trois fois plus importante que celle de F06. Une fois encore, la quantité et la composition par âge des proies peuvent s'expliquer en partie par les différences de taille des meutes, la taille plus importante de la meute de M08 rendant possible la capture de proies plus grandes. La consommation estimée de viande pour les deux meutes (3-5 kg/individu⁻¹/jour⁻¹) se situe dans les normes rapportées ailleurs (Głowacinski et Profus 1997 ; Peterson et Ciucci 2003). Les taux rapportés ici sont également cohérents avec les taux de prédation d'été rapportés par Sand et al. (2008) en Suède et en Norvège, qui ont également observé une forte proportion d'ongulés juvéniles dans le régime alimentaire des petites meutes, et une plus forte proportion d'élan et d'animaux adultes consommés par les grandes meutes.

Il convient de noter que les préférences d'habitat des deux loups ne reflétaient pas les différences observées dans la composition des proies. Les sites de prédation des deux sous-espèces de rennes et d'élan étaient répartis de manière similaire entre la forêt, les bois ouverts, les tourbières et les lisières d'habitat. Cela suggère qu'il serait difficile d'utiliser uniquement les données de télémétrie et de télédétection pour déduire la composition des proies des loups dans les habitats boréaux.

Notre étude confirme que les loups sont des prédateurs généralistes hautement adaptables qui utilisent efficacement le paysage disponible afin de capturer des proies, d'éviter les humains et de maintenir leur territoire (Peterson et Ciucci 2003). Dans les forêts boréales Finlandaises, les loups ont adapté leur comportement pour exploiter avec succès un environnement que l'homme a modifié de manière à la fois bénéfique (fortes densités d'élan, augmentation des zones boisées ouvertes, corridors linéaires facilitant les déplacements) et préjudiciable (routes principales, implantations et autres barrières) pour les loups. Ces observations jettent les bases de l'exploration des questions écologiques et des préoccupations de gestion liées à l'effet de la présence du loup sur les communautés d'ongulés et de forêts, que ce soit par une pression de prédation directe ou par des cas trophiques à médiation comportementale (Fortin et al. 2005).