

Variation de taille de domaine vital dans une population de loups en voie de rétablissement : évaluation de l'effet des facteurs environnementaux, démographiques et sociaux

Oecologia

DOI 10.1007/s00442-013-2668-x

POPULATION ECOLOGY - ORIGINAL RESEARCH

Vol. 173 (3): 813-825

Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors

Jenny Mattisson · Håkan Sand · Petter Wabakken ·
Vincenzo Gervasi · Olof Liberg · John D. C. Linnell ·
Geir Rune Rauset · Hans Christian Pedersen

Résumé

La taille du domaine vital chez les mammifères est une clé écologique et un paramètre important dans la planification de la conservation. Il a été montré qu'elle pouvait être influencé par des facteurs écologiques, démographiques et sociaux dans les populations animales. Les informations sur les besoins d'espace sont particulièrement importantes pour les espèces carnivores qui s'étendent sur de très grandes zones et entrent souvent en conflit direct avec les intérêts humains. Nous avons utilisé les données de localisation de télémétrie à long terme d'une population de loup en rétablissement en Scandinavie pour étudier la variation des tailles de domaines vitaux par rapport aux caractéristiques environnementales et sociales des différentes meutes. Les loups ont montré une variation considérable de taille de domaine vital, qui allait de 259 à 1 676 km². Bien que la densité de loup ait quadruplé durant la période d'étude, nous n'avons trouvé aucune preuve que la concurrence intraspécifique ait pu influencer la taille du domaine vital. Les variations de densités d'original, qui était la principale proie pour la plupart des meutes, n'ont pas influencé la taille du domaine vital des loups. **Les domaines vitaux ont augmenté avec la latitude et l'altitude et ont diminué avec l'augmentation de densité de chevreuils.** Bien que la biomasse des proies n'ait pas influencé la taille des territoires, nos données suggèrent qu'il existe une corrélation entre les **caractéristiques de l'habitat**, le choix des espèces proies et le **succès de chasse possible**, qui se combinent actuellement pour façonner la taille du domaine vital chez les loups Scandinaves.

INTRODUCTION

La taille du domaine vital est l'un des paramètres écologiques fondamental qui peut être décrit pour une espèce donnée et peut être considéré comme un **compromis** entre l'accès aux ressources et aux coûts énergétiques. La taille minimale du domaine vital d'un animal est fondamentalement déterminée par la capacité à obtenir assez de ressources alimentaires pour survivre et réussir à se reproduire (Burt 1943) mais l'utilisation réelle de l'espace est influencée par un ensemble de facteurs beaucoup plus complexe. L'utilisation du territoire chez les mammifères semble être influencée par une combinaison de facteurs écologiques et sociaux, y compris non seulement l'**abondance** et la **prévisibilité des proies** (Loveridge et al., 2009), mais aussi la productivité environnementale (Herfindal et al., 2005), la **masse corporelle** (Harstad et Bunnell, 1979; Swihart et al., 1988; mais voir Nilsen et Linnell 2006), la **densité de population** (Dahle et Swenson 2003, Benson et al., 2006), la **migration des proies** (Mech et Boitani 2003), l'**organisation sociale** (Peterson et al., 1984;

Loveridge et al., 2009), le **stade de population** ou la **phase de colonisation** (Okarma et al., 1998; et al. 2003; Mech et Boitani 2003), l'**influence anthropique** (Rich et al., 2012) et les **variations individuelles** (Jedrzejewski et al. 2007; van Beest et al. 2011). En dehors de son intérêt en tant que paramètre écologique, l'identification des facteurs déterminant la taille du domaine vital est importante dans la planification de la gestion et de la conservation des espèces et des populations. La taille du domaine d'utilisation est souvent utilisée pour concevoir des unités de gestion ou des zones protégées (Woodroffe et Ginsberg 2000) et peut être utilisé comme un outil pour obtenir des estimations de taille de population (Gros et al. 1996), dans lequel des estimations précises de taille du domaine et leur variation sont vitale. La **territorialité**, est un comportement commun chez de nombreux grands carnivores, il en résulte **un chevauchement spatial limité** parmi les individus ou les groupes sociaux, dont la taille du domaine vital peut agir comme un bon proxy pour leur densité locale dans une région. Comprendre le processus derrière la variation des tailles de domaines vitaux peut faciliter

l'extrapolation et aider à créer une prédiction de l'utilisation de l'espace d'une espèce ou de la densité locale dans de nouvelles régions (Herfindal et al., 2005). Cela peut être particulièrement important pour les grands carnivores qui vivent dans de vastes zones et dont la présence provoque souvent des conflits avec les humains (Woodroffe et al., 2005), y compris leur impact potentiel sur les populations de proies.

Le but de cette étude était de déterminer l'influence des facteurs écologiques et sociaux influant sur la taille du domaine vital d'un grand carnivore, le loup (*Canis lupus*). Les territoires du loup sont bien étudiés, chez cette espèce vivant en groupe (Harrington 1987; Vila et al. 1994; Mech et Boitani 2003; Zub et al. 2003) qui utilise souvent des zones beaucoup plus grandes que prévu par rapport à sa taille corporelle (Harstad et Bunnell 1979). Les loups affichent une grande variation de taille de domaine vital, à la fois entre et à l'intérieur des populations. Bien qu'il existe une compréhension générale sur les variations à grande échelle de la taille du domaine vital du loup (voir les commentaires dans Fuller et al. 2003; Nilsen et al. 2005; Jedrzejewski et al. 2007), les mécanismes sous-jacents à une échelle plus fine, et les variations au sein des populations est mal comprise (Rich et al. 2012; Gurarie et al. 2011; Fritts et Mech 1981; Hayes et Harestad 2000). **À l'échelle mondiale, la taille des domaines vitaux du loup a montré une relation négative entre la densité de la biomasse proies et la densité des loups, tandis que la taille de la meute, la latitude et la densité humaine ont tendance à être corrélés avec des domaines vitaux plus importants** (Ballard et al., 1987, Wydeven et al., 1995, Okarma et al. 1998; Fuller et al. 2003; Jedrzejewski et al. 2007; Riches et al. 2012). Cependant, les résultats n'ont pas toujours été cohérents entre les études, suggérant que les mécanismes de façonnage des domaines vitaux sont complexes et susceptibles d'être influencés par plusieurs facteurs sociaux et écologiques en interaction.

La biomasse des proies, par exemple, devrait avoir une influence négative sur la taille du domaine vital seul, mais la **prévisibilité** et la **disponibilité des proies** (Rich et al., 2012), le choix des espèces proies (Fuller et al., 2003) et les caractéristiques du paysage liées au succès de la chasse (Kauffman et al. 2007; Rich et al. 2012; Gervasi et al. 2013) peuvent jouer un rôle tout aussi important dans la modulation de cet effet. Les loups s'attaquent aux ongulés de petite à moyenne taille, ont en général de plus petits territoires et une corrélation plus forte entre la taille du territoire et la densité des proies que ceux qui s'attaquent à de grands ongulés (original *Alces alces* ou bison *Bison bison*, Wydeven et al 1995, Fuller et al., 2003). **Les caractéristiques du paysage**, comme un relief important, peut faciliter la prédation et donc augmenter la biomasse des proies disponibles pour les loups, résultant en de plus petits domaines vitaux, mais peut également servir de refuge pour les proies avec un résultat opposé (Rich et al. 2012).

Bien que **l'accès aux ressources alimentaires** soit considéré comme un facteur clé pour déterminer la taille du domaine vital, les facteurs sociaux peut être tout aussi important, surtout une espèce territoriale. **Au sein des populations, les prélèvements de loups ont eu pour conséquence d'augmenter la taille du domaine vital en créant des troubles sociaux dans les meutes** (Rich et al., 2012), alors

qu'une augmentation de la densité a réduit la taille des territoires, par effet de l'augmentation de la concurrence interterritoriale (Fritts et Mech 1981; Hayes et Harestad 2000), étant donné qu'au moins une partie de la population approchait de la saturation. En outre, de nombreuses espèces montrent une forte variabilité intraspécifique de taille de domaine vital, où une partie substantielle de la variation est liée aux différences individuelles (Loveridge et al., 2009, van Beest et al. 2011).

Utiliser les loups scandinaves comme espèce étudiée, nous a donné l'occasion d'analyser l'utilisation de l'espace dans une population de loups en voie de récupération. En plus d'un grand ensemble de données de télémétrie de 43 loups résidents, entre 1999 et 2011, de vastes systèmes nationaux de surveillance en Norvège et en Suède ont suivi l'établissement de loups pendant le processus de recolonisation et généré un aperçu presque complet de la densité de population et sa distribution (à partir de 1983 avec le premier cas de reproduction confirmée; Wabakken et al. 2001; Vila et al. 2003; Liberg et al. 2005). La population croissante de loups sur la péninsule Scandinave (avait atteint ± 300 loups en 2011; Wabakken et al. 2011) nous donne non seulement la possibilité d'étudier l'influence de la dynamique sociale et l'augmentation de la concurrence entre les meutes, mais a généré une variabilité extensive de facteurs écologiques dans la région d'étude. La situation géographique nordique de la péninsule Scandinave présente un gradient latitudinal distinct (côte et intérieur continental) même dans la relativement petite zone utilisée par la population de loups. De plus, nous avons examiné l'influence de la densité des proies d'ongulés, le choix des proies et les facteurs liés au paysage-proie sur la taille du domaine vital en utilisant des estimations de densité de proies (ongulés) dans un écosystème de proies **multi espèces**.

D'abord, nous avons exploré l'effet de la densité des proies sur la taille du domaine vital des loups, qui devrait être corrélée négativement si l'utilisation de l'espace est principalement façonnée par l'abondance des ressources. Nous l'avons fait pour les deux principales espèces proies (l'original et le chevreuil *Capreolus capreolus*; Sand et al. 2005, 2008), afin de détecter les effets potentiels des différences de taille de corps entre ces deux espèces de proies, sur la mise en forme des domaines vitaux. Deuxièmement, nous avons testé l'influence des caractéristiques environnementales sur la taille du domaine vital, et l'avons comparé avec la productivité corrélée, la disponibilité des impacts anthropiques et leur influence possible sur le comportement des loups. En outre, nous avons inclus des facteurs sociaux (densité de loup et organisation sociale au sein des meutes) pour enquêter sur l'influence et la force de la dynamique sociale par rapport aux facteurs écologiques.

Aire d'étude

La zone d'étude est située dans les parties centre-Sud de la Suède et la Norvège dans la péninsule Scandinave (Figure 1: 59°-62°N, 11°-19°E). La zone se compose principalement de forêts boréales de conifères gérées de façon intensive, entrecoupée avec des tourbières et des lacs. L'épicéa commun (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) sont les espèces d'arbres dominantes, mélangées avec des

quantités variables de bouleau (*Betula pendula* et *Betula pubescens*), de tremble (*Populus tremula*) et d'aulne (*Alnus incana* et *Alnus glutinosa*). La gestion forestière intensive a créé un vaste réseau de pistes forestières (routes en gravier) dans toute la région. L'influence des infrastructures et la proportion de terres agricoles dans le paysage augmente dans le Sud-Ouest, l'Est et les parties Sud de la zone d'étude, tandis qu'elle augmente vers le Nord-Ouest atteignant jusqu'à 1750 m d'altitude. La densité humaine en Scandinavie est en moyenne de 17 humains km², mais de grandes parties de l'aire de répartition des loups ont moins de 1 humain km² (Atlas national suédois 1991; Norvège 2003). Le climat est continental avec une moyenne de températures de -7°C en janvier et 15°C en juillet. Le sol est habituellement recouvert de neige entre décembre et Mars avec une profondeur de neige générale de 30-60 cm au milieu de l'hiver (Atlas national suédois 1991; Statistics Norway 2003). L'orignal et le chevreuil sont les deux ongulés les plus communs dans les territoires des loups et sont de loin les principales proies pour les loups Scandinaves (Sand et al., 2005, 2008). Tous les loups avaient accès aux deux espèces, mais avec une variation spatiale dans les densités et le rapport entre les deux espèces. Le cerf rouge (*Cervus elaphus*), le renne sauvage (*Rangifer tarandus*), le daim (*Dama dama*) et le sanglier (*Sus scrofa*) sont apparus localement, mais n'ont pas été observés comme espèces proies importante parmi les meutes étudiées.



Fig. 1 Study area with home ranges of radio-collared wolves (dark polygons) in Sweden and Norway, 1999–2011. The distribution of scent-marking pairs and packs in the Scandinavian wolf population, all years combined, is displayed by the grey area (20-km buffer zones around centre point of each home range). Black crosses shown locations of resident solitary wolves outside the main distribution

RESULTATS

Nous avons observé une grande variation de taille de domaine vital entre les meutes, même en excluant les deux valeurs aberrantes mentionnées ci-dessus (259-1676 km², tableau 1). Les domaines vitaux estimés en utilisant la méthode du MCP étaient significativement plus grands que la correspondance estimées avec OREP (t test apparié, $t_{58} = 5.38$, $P < 0,0001$) ou avec la méthode des noyaux ($t_{58} = 13.14$, $P < 0,0001$). Il y avait une grande stabilité d'une année à l'autre dans utilisation de l'espace (chevauchement moyen entre les intervalles annuels: MCP, $84 \pm 8\%$ SD; OREP, $81 \pm 9\%$; noyau, $76 \pm 12\%$).

Table 1 Annual home range size (km²) of Scandinavian adult, scent-marking wolves monitored between 1999 and 2011, estimated as minimum convex polygons (MCP), objective restricted edge polygons (OREP) and fixed kernels (Kernel)

Home range	Mean	SE	Minimum	Maximum
MCP (100 %)	1,017	73	259	1,676
OREP (100 %)	916	74	259	1,676
Kernel (95 %)	708	57	141	1,089

Mean and SE were based on the number of unique packs ($n = 27$). Two outliers were removed before calculating the mean (MCP, 3,525 and 2,589 km²)

Taille des territoires et densité des proies

Les variations de densités de chevreuil dans les domaines vitaux des loups (0,0-4,0 chevreuil km⁻²; SE = 0,30, $n = 16$) étaient beaucoup plus grande que celle observée pour la densité des orignaux (0,86-1,74 orignal km⁻², écart-type = 0,069, à l'exclusion d'une valeur aberrante à 3,4 orignaux km⁻²). La taille du domaine vital du loup n'a pas été corrélée avec la densité de l'orignal mais était corrélée négativement avec la densité chevreuil (figure 3). L'exclusion de deux meutes où les loups consommaient principalement des chevreuil n'a pas changé les corrélations (figure 3, ESM, tableau S3). La méthode d'estimation des territoires n'a pas influencé le résultat (ESM, Table S3). La biomasse moyenne des ongulés en hiver pour tous les domaines vitaux était de 401 kg/km² (± 160 écart-type, sur la base du poids moyen des populations locales, orignal = 271 kg, chevreuil = 22,6 kg; B. Zimmerman et al., Données non publiées) et en raison de grande différence de taille entre les espèces proies, la biomasse était principalement entraîné par la densité d'orignal. La biomasse des proies était stable le long du gradient de latitude dans la zone d'étude (linéaire régression, $r^2 = -0,07$, $p = 0,87$).

Effets de performance des modèles sur la taille du domaine vital

Plusieurs variables étaient corrélées (VIF [>3]; ESM: tableau S4), il fallait donc faire preuve de prudence avec certaines variables incluses dans le même modèle. Pour les variables décrivant le statut social, nous avons choisi de garder la taille de meute plutôt que l'organisation sociale (simple paire ou meute). Les meutes de loups Scandinaves sont petites (par rapport aux autres populations) résultant en un statut reproducteur fortement corrélé avec la taille de la meute

(c'est-à-dire, taille de meute non reproductrice = 1-3 loups; meute reproductrice = 3-10 loups) empêchant ainsi ces deux variables d'être incluses dans le même modèle. L'ensemble des modèles incluant la reproduction variable en été (binaire) a indiqué que cette variable était non informative pour toutes les méthodes d'estimation du domaine vital, nous avons donc conservé la taille de la meute dans les modèles finaux. Parmi les variables environnementales, la densité de chevreuils était négativement corrélée avec l'altitude et la latitude et positivement corrélée avec la proportion croissante de culture de terre ouverte. Nous avons choisi de conserver la densité de chevreuils et la latitude dans le modèle global, car il était possible de combiner ces variables ($VIF < 3$). Un examen préalable d'indice de densité de chevreuil en utilisant le modèle global, justifie l'utilisation d'une transformation réciproque de la variable [chevreuil, non transformé ($\Delta_i = 2.44$) ou log-transformé ($\Delta_i = 1.9$)].

Selon les modèles finaux, la latitude et la densité de chevreuil étaient les variables les plus importantes expliquant la variation dans la taille du domaine vital (tableaux 2 et 3). La taille des territoires a diminué avec l'augmentation de la densité de chevreuils et avec une latitude croissante. L'importance de la densité de chevreuils et la latitude étaient stables dans l'estimation de tous les types de domaine vitaux. La densité des routes secondaires était positivement liée à la taille du domaine vital estimée par les OREPs (Tableau 3) et était presque aussi importante que la densité de chevreuils (tableau 2) mais a eu moins d'effet pour les autres types d'estimations. Un effet de la taille de meute sur la taille du domaine vital était principalement observé lors de l'utilisation des estimations de noyau (Kernel), où la taille du territoire a diminué avec l'augmentation du nombre de loups dans la meute (Tableau 3). La densité locale de loups n'influence pas la taille du domaine vital. Pour évaluer si les variables environnementales exclues peuvent mieux expliquer la variation de la taille du domaine vital que la variables choisies, nous avons utilisé le modèle final pour chaque gamme d'estimateur (tableau 2) et avons remplacé l'index de densité de chevreuils avec la proportion de terres cultivées ouvertes, et avons gardé toutes les autres variables constantes. Le modèle incluant la densité de chevreuils a mieux expliqué les variations de taille de domaine vital que le modèle avec la proportion de terres cultivées ouvertes (MCP, $\Delta_i = 5,71$, OREP, $\Delta_i = 2,26$, noyau, $\Delta_i = 1,68$).

Le processus a été répété avec la latitude remplacée par l'élévation altitudinale qui a amélioré les modèles pour toutes les estimations (MCP, $\Delta_i = -1,19$; OREP, $\Delta_i = -1,10$; noyau, $\Delta_i = -3,36$). Au total, ces résultats suggèrent que la taille du domaine vital est influencée par un gradient de productivité dans le paysage ce qui se reflète dans la densité de chevreuils et par l'élévation de l'altitude. En outre, nous avons observé de grandes variations entre les meutes de taille de domaine vital (c.-à-d. R^2 des effets aléatoires), compris entre 0,55 et 0,65 pour MCP, 0,54-0,55 pour OREP et 0,37-0,53 pour le noyau.

Le choix de l'estimateur de domaine vital n'a pas fortement influencé le résultat principal des modèles. Cependant, nous avons utilisé la sélection de modèle des polygones concaves (OREP) qui inclus moins de modèles ($\Delta AIC_c < 2$) que pour les méthodes des polygones convexes (MCP) plus couramment utilisés.

L'inclusion de zone dans les MCP, qui ne sont pas réellement utilisées par les loups, peuvent dans une certaine mesure confondre les résultats. Par exemple, l'effet positif des routes principales sur la taille du domaine vital lors de l'utilisation de MCP, mais pas pour l'OREP, est probablement un effet que ces routes fonctionnent comme une barrière «naturelle» pour les mouvements de loup qui n'est pas utilisée mais est toujours inclus dans les plages MCP.

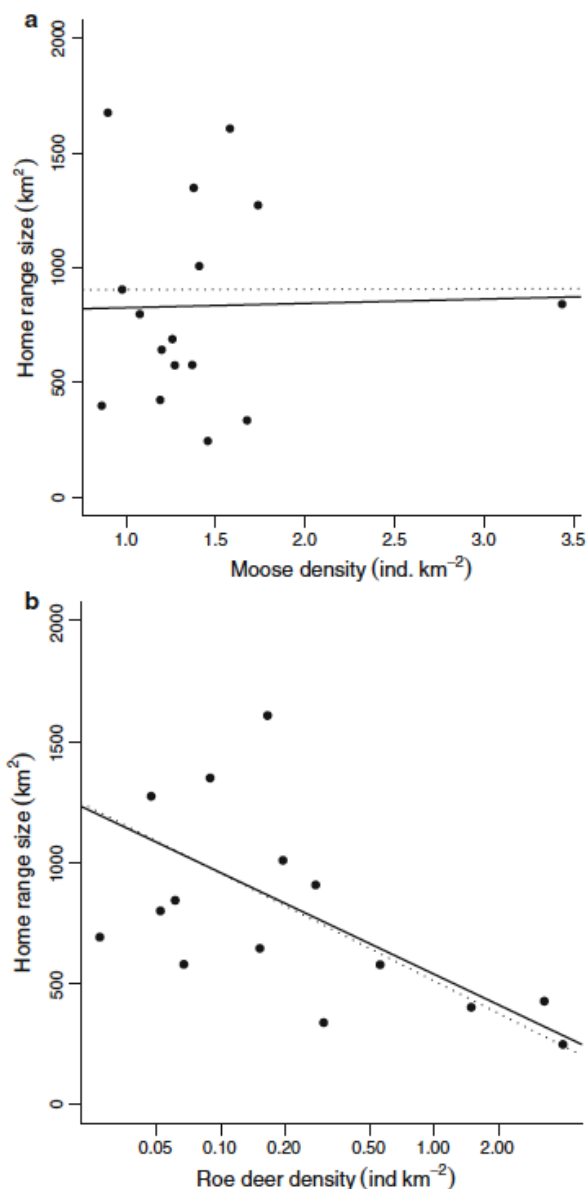


Fig. 3 Annual home range size (outlier restricted edge polygon) of Scandinavian wolves in relation to a moose density and b roe deer density (logarithmic scale). Solid regression lines include all sampled packs ($n = 16$), dotted regression lines exclude two packs mainly preying on roe deer ($n = 14$)

DISCUSSION

Les loups scandinaves montrent une grande variation de taille de domaine vital, même les plus petits (260 km²) sont plus grand que la taille moyenne en Europe continentale (150-240 km², Ciucci et al., 1997, Okarma et al., 1998; Jedrzejewski et al. 2007; Kusak et al. 2005), alors que les tailles supérieures (1 680 km²) se rapprochent de la taille des populations de loups d'Alaska et du Yukon (Hayes et Harestad 2000; Adams et al. 2008). D'importantes variations de taille de domaine vital à l'intérieur ou entre les populations existent parmi les loups où qu'ils se trouvent (Adams et al., 2008; et al. 2003; Jedrzejewski et al. 2007), variations encore confirmées dans cette étude.

Une combinaison de **facteurs écologiques corrélés**, plutôt que les facteurs sociaux, a expliqué la plupart des variations observées de taille de domaine vital à l'intérieur de la population Scandinaves. **La densité de chevreuil, l'altitude et la latitude étaient toutes des variables importantes prédisant la taille du domaine vital du loup.** La densité de chevreuil était négativement corrélée avec l'altitude et la latitude et positivement corrélée avec les terres cultivées ouvertes. Ces corrélations reflètent probablement à la fois la sensibilité des chevreuils à la profondeur de la neige et leurs préférences pour les zones agricoles qui augmentent les opportunités de recherche de nourriture (Mysterud et al. 1997, 1999; Gervasi et al. 2013). Dans le processus de compréhension pourquoi nous trouvons des territoires plus petits dans les zones de hautes densités de chevreuils, avec une altitude moyenne inférieure et une plus grande proportion de terres cultivées ouvertes, **nécessite de considérer séparément les différents composants ainsi que les interactions entre elles.** La latitude a précédemment été observé pour influencer la taille du domaine vital parmi les populations de loups (Okarma et al., 1998; Jedrzejewski et al., 2007). La disponibilité des ressources est généralement considérée comme **force motrice** expliquant la variation dans la taille des domaines vitaux des animaux (Burt 1943) et ces observations étaient principalement expliquées par une diminution de la productivité primaire et de la biomasse-proies avec une latitude croissante. Jedrzejewski et al. (2007) ont trouvé que la taille des territoires a augmenté avec la latitude, aussi indépendamment de la densité des proies sur une grande échelle géographique. Dans notre zone d'étude, la baisse de la productivité primaire avec la latitude ne se reflète pas dans une diminution de la biomasse des ongulés mais représentait plutôt un gradient environnemental notable d'une mosaïque de terres cultivées ouvertes et de forêt dans le sud, à une taïga de conifères plus homogène avec augmentation de l'altitude et des profondeurs de neige en hiver plus au Nord. **Cela suggère qu'un autre mécanisme que la biomasse de proies pures est susceptible de conduire une variation de taille domaine vital parmi les loups Scandinaves.**

Appliquer les domaines vitaux des loups Scandinaves aux données d'Amérique du nord (Fuller et al., 2003) a montré un écart par rapport au schéma général. La taille moyenne des domaines vitaux en Scandinavie était beaucoup plus grande que dans les zones Nord Américaines avec des niveaux de biomasse de proies correspondants (Figure 4). L'original est la proie principale pour une grande partie de la population de loups Scandinaves (Sand et al., 2005, 2008) sauf pour quelques

meutes où les chevreuils sont leurs proies principales. Même si nous excluons les meutes où les loups étaient connus pour se nourrir principalement de chevreuils, les domaines vitaux sont restés des valeurs aberrantes. **Cela montre que la biomasse des proies n'est pas un facteur limitant pour les loups Scandinaves**, encore soutenu par le fait que la population de loups d'espace restreint sur l'île Royale peut survivre dans les limites d'un tiers de la taille de ceux documentés dans notre étude, bien que la densité de proie (original) est similaire et les tailles de meute généralement plus grandes (Sand et al. 2012). **Une explication alternative pourrait être que la taille du domaine vital reflète la disponibilité des proies plutôt que la biomasse des proies.** Cependant, les loups Scandinaves s'attaquent à l'original et sélectionnent fortement les faons (Sand et al., 2005, 2008) et en raison d'un régime de chasse très sélectif, la population d'originaux contient une proportion relativement plus importante de faons par rapport aux populations nord-américaines (Sand et al. 2012). Par conséquent, il est peu probable que la variation de disponibilité en proies d'original puisse expliquer l'écart observé de taille moyenne des domaines vitaux des loups Scandinave (Figure 4). Le choix des proies est plus susceptible d'être une importante source de variation de taille de domaine vital au sein de la population de loups Scandinave. Même si la densité d'original était un prédicteur faible de taille de domaine vital, un effet de la densité des proies était apparent en ne considérant que le plus petit ongulé, comme le chevreuil.

Les loups sont des **prédateurs flexibles et opportunistes** (Peterson et Ciucci 2003; Gurarie et al. 2011) et les loups Scandinave sont susceptibles de s'attaquer opportunément au chevreuil. Le remplacement (*switching*) de la principale espèce proie (l'original) pour la plus petite (chevreuil) peut donc être attendu avec une densité de chevreuils croissante (Eklund 2012), ce qui pourrait expliquer la diminution de taille des domaines vitaux à basses latitudes (Fuller et al., 2003). Alors que les modèles de prédation sur l'original sont fortement influencé à la fois par l'âge de l'original et les caractéristiques de l'habitat (Wikenros et al., 2009, Sand et al., 2005, 2008; Gervasi et al. 2013), la petite taille du chevreuil ne peut pas exiger une sélection de certain individus ou d'un habitat spécifique. **Si la disponibilité des proies est plus important que l'abondance** (Rich et al., 2012), le manque de réponse des tailles de territoires à la densité de l'original **peut s'expliquer en partie par la relation entre le succès de la prédation et l'habitat** (Gervasi et al. 2013).

Les domaines vitaux à plus haute altitude étaient plus grands, ce qui suggère que l'altitude a une certaine influence sur les déplacements des loups. Dans notre zone d'étude, une altitude plus élevée est corrélée avec un habitat accidenté et avec la latitude. Dans le Sud, le paysage est presque plat tandis que plus au Nord la topographie devient de plus en plus accidentée et raide. Ces habitats caractéristiques peuvent avoir un effet à la fois sur le comportement de déplacements des loups et sur le comportement des proies et **l'accessibilité** des proies pour les loups. Rich et al. (2012) ont suggéré que les difficultés accrues pour la chasse au cerf expliquaient **la corrélation positive entre la taille du domaine vital du loup et un indice de robustesse.** Il est également possible que la latitude, et l'élévation altitudinale, reflètent un gradient de

densité de certaines espèces de proies plus petites (non-ongulés) que nous n'avons pas pu mesurer. Bien qu'il n'y ait aucune preuve que ces espèces non ongulés constituent des parties importantes de l'alimentation du loup, ils peuvent avoir des influences plus subtiles pour certaines périodes clés ou sur des modèles de mouvement à plus grande échelle.

La population de loups scandinaves a constamment augmenté au cours des années de l'étude et un effet de densité de population sur la taille du domaine était prévu, mais pas observé. L'absence d'effet de densité, contrairement à observations chez plusieurs autres espèces de carnivores (Dahle et Swenson 2003; Benson et al. 2006) y compris les loups (Fritts et Mech 1981; Hayes et Harestad 2000; Rich et al. 2012), suggère que la population est toujours en phase de recolonisation et n'a pas encore atteint le seuil où la densité est devenue un facteur limitant pour l'utilisation de l'espace. Cela peut être confirmé par le faible nombre de mortalités intraspécifiques observées parmi les loups Scandinaves (Wabakken et al., 2009) par rapport à l'Amérique du Nord (Mech 1994; Mech et Boitani; 2003; Adams et al. 2008). Encore, quelques meutes dans le centre de l'aire de répartition des loups Scandinaves avaient jusqu'à cinq meutes voisines, ce qui pourrait avoir un effet limitatif sur l'utilisation de l'espace. Cependant, l'effet inverse de la densité peut être masqué par certains domaines vitaux plus petits et isolés de la population principale (figure 1). La concurrence intra-spécifique apparemment faible, observée entre les loups Scandinaves, contribue probablement à un faible coût de maintien des grands domaines vitaux pour les loups.

D'après Powell (2000), le domaine vital d'un animal ne devrait pas être plus grand que la taille à laquelle les avantages reçus dépassent le coût de maintien. Les éléments linéaires (comme les routes forestières et les lignes sismiques conventionnelles) ont été montré pour faciliter les déplacements des loups lorsqu'il sont utilisés comme voies de

déplacement à faible énergie (Eriksen et al., 2009; Gurarie et al. 2011; Latham et al. 2011). Les densités élevées de ces éléments peut réduire le coût du maintien d'un large domaine vital, expliquant la corrélation positive entre domaine vital et la taille des routes secondaires. Alternativement, cette corrélation pourrait être une réponse à une perturbation humaine plus importante (Rich et al. 2012), mais comme la plupart des routes secondaires ne sont utilisées qu'occasionnellement par les bûcherons, les chasseurs et pour d'autres utilisations récréatives, l'explication est moins probable. Des recherches antérieures ont montré que les loups Scandinaves choisissent de s'installer dans les zones de forêt de conifères continue, riche mais avec de faibles densités de zones urbaines, de routes et de terres (Karlsson et al., 2007). Cependant, l'augmentation de la population de loups Scandinaves a depuis résulté en de plus en plus de meutes à proximité de zones à forte influence anthropique. Cette exposition peut entraîner une adaptation comportementale des loups à la présence humaine (Gurarie et al., 2011, Bateman et Fleming, 2012). Nos résultats montrent que les domaines vitaux étaient, en général, beaucoup plus petit dans les zones plus développées (c'est-à-dire dans les zones à forte densité de chevreuils) suggérant que la qualité de la ressource dans certaines zones est assez élevé pour permettre une diminution plutôt drastique (<85%) de taille de territoire, mais est toujours suffisant pour soutenir une reproduction parmi les loups. De plus petits territoires dans les zones habitées par l'homme permettent des densités de loups plus élevées avec le potentiel de déclencher une augmentation de conflit humain-loup dans le futur. Il y a probablement un grand débat dans un proche avenir sur la répartition souhaitée des loups, étant donné que les conflits sociaux avec les loups sont déjà intense (Skogen et al., 2013) et que les objectifs politiques appellent à une nouvelle augmentation du nombre de loups en Scandinavie.

Grande variabilité de taille de territoire : 259 à 1676 km²

Grande stabilité des limites territoriales d'une année à l'autre

Taille du domaine vital corrélé avec la densité de chevreuils

La taille des territoires dépend aussi de la disponibilité des proies et de leurs **accessibilités**

Pas d'effet de densité sur la taille des territoires : densité encore faible