

Preuve d'une sélection économique du territoire chez un carnivore coopératif

PROCEEDINGS B

royalsocietypublishing.org/journal/rspb

Research



Cite this article: Sells SN *et al.* 2021 Evidence of economical territory selection in a cooperative carnivore. *Proc. R. Soc. B* **288**: 20210108.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0108>

Received: 14 January 2021

Accepted: 1 February 2021

Evidence of economical territory selection in a cooperative carnivore

Sarah N. Sells¹, Michael S. Mitchell², Kevin M. Podrutzny³, Justin A. Gude³, Allison C. Keever¹, Diane K. Boyd⁴, Ty D. Smucker⁵, Abigail A. Nelson⁶, Tyler W. Parks⁷, Nathan J. Lance⁸, Michael S. Ross⁸ and Robert M. Inman³

¹Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Wildlife Biology Program, University of Montana, 205 Natural Sciences Building, Missoula, MT 59812, USA

²US Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Wildlife Biology Program, University of Montana, 205 Natural Sciences Building, Missoula, MT 59812, USA

³Montana Fish, Wildlife and Parks, 1420 E. 6th Street, Helena, MT 59620, USA

⁴Montana Fish, Wildlife and Parks, 490 North Meridian Road, Kalispell, MT 59901, USA

⁵Montana Fish, Wildlife and Parks, 4600 Giant Springs Road, Great Falls, MT 59405, USA

⁶Montana Fish, Wildlife and Parks, Livingston, MT 59047, USA

⁷Montana Fish, Wildlife and Parks, 3201 Spurgin Road, Missoula, MT 59804, USA

⁸Montana Fish, Wildlife and Parks, 1400 South 19th, Bozeman, MT 59718, USA

SNS, 0000-0003-4859-7160

Résumé

En tant que résultat de la sélection naturelle, les animaux sont probablement adaptés pour sélectionner les territoires de manière économique en maximisant les avantages et en minimisant les coûts de la possession du territoire. La théorie et les précédents empiriques indiquent qu'un avantage primaire de nombreux territoires est l'accès exclusif aux ressources alimentaires, et que les coûts primaires de la défense et de l'utilisation de l'espace sont associés à la compétition, aux déplacements et au risque de mortalité. Un modèle mécaniste récemment développé pour la sélection économique de territoires a fourni de nombreuses prédictions testables empiriquement. Nous avons testé ces prédictions en utilisant des données de localisation de loups gris (*Canis lupus*) dans le Montana, aux États-Unis. Comme prévu, les territoires étaient plus petits dans les zones où la densité de proies, de concurrents et de routes peu fréquentées était plus élevée, et pour les groupes de plus grande taille. La taille des territoires a augmenté avant de diminuer de façon curviligne avec l'augmentation de la rugosité des terrains et des mortalités dues aux récoltes. Notre étude fournit des preuves de la sélection économique des territoires comme mécanisme causal sous-jacent aux modèles écologiques observés chez un carnivore coopératif. Les résultats montrent comment un large éventail de conditions environnementales et sociales influencent le comportement économique et l'utilisation de l'espace qui en résulte. Nous nous attendons à ce que des réponses similaires soient observées chez de nombreuses espèces territoriales. Une approche mécaniste permet de comprendre comment et pourquoi les animaux choisissent des territoires particuliers. Ces connaissances peuvent être utilisées pour améliorer les efforts de conservation et prévoir avec plus de succès les effets des actions de conservation.

1. CONTEXTE

Le comportement fondamental et visible de la territorialité intéresse depuis longtemps les écologistes. La territorialité se produit lorsqu'un animal défend une partie ou la totalité de son domaine vital (la zone utilisée pour la recherche de nourriture, l'accouplement et l'élevage des jeunes) [1] et se manifeste chez de nombreuses espèces de divers taxons [1-4]. Les écologistes ont souvent étudié la territorialité à l'aide d'une approche empirique, mais celle-ci ne permet

généralement pas de comprendre les **mécanismes de causalité** (c'est-à-dire les processus sous-jacents qui déterminent les décisions des animaux quant à l'endroit où ils s'installent et ce qu'ils défendent).

Les modèles **mécanistes** offrent une approche alternative à l'étude de la territorialité. Ces modèles visent à comprendre les mécanismes sous-jacents à l'utilisation de l'espace et offrent la possibilité d'étudier les mécanismes immédiats et ultimes du comportement. Les modèles mécanistes sont souvent basés sur une approche de marche aléatoire [5,6]. La plupart des modèles spécifiques à la territorialité s'appuient sur Lewis & Murray [7], dans lesquels des équations différentielles partielles modélisent le mouvement diffus et la réponse **advective** vers le centre d'un territoire en réponse à des marques olfactives étrangères [5,6]. La théorie de la recherche optimale de nourriture n'a généralement pas été abordée dans ces modèles [5]. En utilisant une méthode différente centrée sur la théorie de la recherche optimale de nourriture plutôt que sur le mouvement, Mitchell & Powell [8] ont présenté un nouveau modèle **mécaniste** de sélection optimale de parcelles à inclure dans un domaine vital. L'application de leur modèle a révélé que les ours noirs (*Ursus americanus*) structurent les domaines vitaux de manière optimale en ce qui concerne la distribution spatiale des ressources alimentaires [9,10]. Ce modèle était limité aux domaines vitaux des espèces non territoriales, car la concurrence était représentée implicitement par la dépression des ressources (c'est-à-dire la concurrence d'exploitation) plutôt que de simuler explicitement la concurrence dynamique entre les animaux territoriaux (concurrence d'exploitation et d'interférence).

Sur la base de Mitchell & Powell [8], un modèle de territoire mécaniste récemment développé [11] a représenté l'hypothèse selon laquelle les animaux sont adaptés pour sélectionner les territoires de manière **économique** (figure 1). Le modèle est basé sur la sélection optimale de parcelles individuelles à inclure dans un territoire. **Au fur et à mesure que les populations simulées augmentaient, les animaux simulés utilisaient une règle de comportement pour maintenir des territoires économiques en sélectionnant et en défendant des parcelles de territoire qui maximisaient les valeurs nettes de la propriété, représentées par les bénéfices alimentaires moins les coûts de défense et d'utilisation du territoire** (coûts associés aux déplacements, à la compétition et au risque de mortalité). Les territoires ont été sélectionnés pour répondre à un seuil de besoins en ressources de la manière la plus économique possible (c'est une approche de minimisation de la surface [8]). Les détenteurs de territoires continuent à défendre et à modifier leurs territoires en réponse aux décisions prises par les concurrents voisins, ce qui permet une interaction entre les congénères. Le modèle a produit de nombreuses prédictions empiriquement testées (tableau 1), notamment qu'une plus grande abondance de nourriture et une plus grande densité de compétiteurs conduiraient à des territoires plus petits. Il a également été prédit que la taille du territoire varie souvent de façon inverse à la capacité concurrentielle lorsque la densité de la population est élevée, et qu'elle augmente souvent avant de diminuer de façon curviligne en réponse à des niveaux plus élevés de risque de mortalité. **Une réponse curviligne suggère qu'il existe des compromis de plus en plus économiques avec d'autres avantages et coûts, par exemple en abandonnant les zones à haut risque de mortalité et en acceptant des coûts de compétition plus élevés en recouvrant d'autres territoires** [11].

L'alignement des prédictions du modèle mécaniste avec la réalité apporterait des preuves de la sélection économique des territoires comme mécanisme causal sous-jacent aux modèles écologiques observés [11]. Nous avons donc cherché à déterminer si le modèle prédisait et expliquait correctement les schémas d'utilisation de l'espace d'une population réelle. Nous avons

testé les prédictions du modèle en utilisant les loups gris (*Canis lupus*) dans le Montana, aux États-Unis, comme étude de cas.

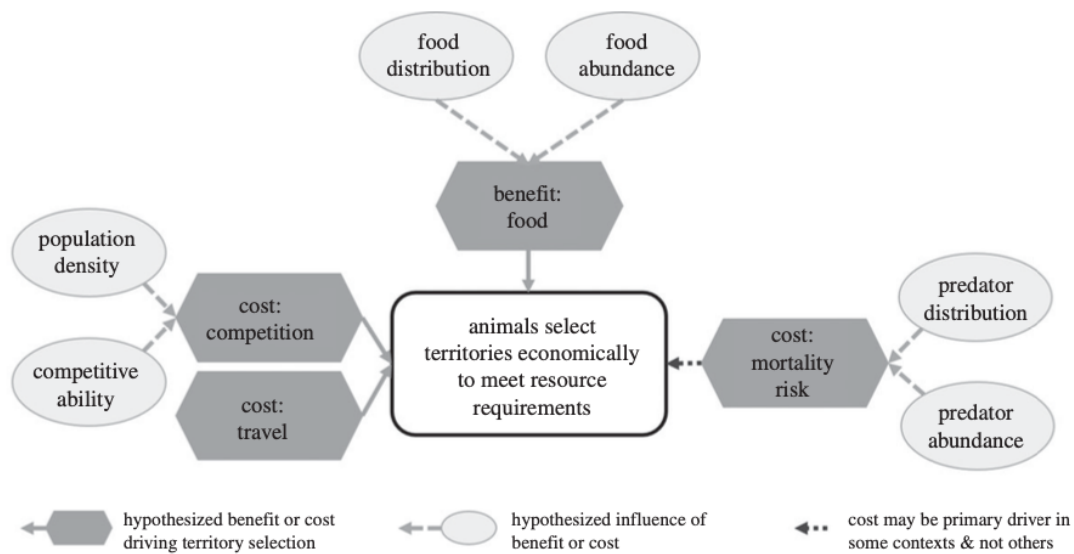


Figure 1. Hypothèses sous-jacentes au modèle de territoire mécaniste de Sells & Mitchell [11]. Les territoires qui maximisent les avantages et minimisent les coûts de propriété devraient conduire à une meilleure forme physique [12-14]. Par conséquent, en tant que produit de la sélection naturelle [15], les animaux sont vraisemblablement adaptés pour sélectionner des territoires de manière économique [12]. Les territoires économiques doivent être suffisamment grands pour fournir les ressources nécessaires à la survie et à la reproduction, sauf dans les cas où des ressources supplémentaires augmentent la valeur adaptative [8-10]. L'un des principaux avantages de nombreux territoires est probablement l'accès exclusif aux ressources alimentaires [2, 12, 16, 17], car la nourriture est essentielle à la survie et à la reproduction. Les coûts primaires sont probablement la compétition [12,16,17] et les déplacements [8-10] car la compétition est inhérente à la territorialité et l'énergie est nécessaire pour accéder aux ressources et les défendre. Les détenteurs de territoires ayant une faible capacité de compétition peuvent payer des coûts plus élevés pour se mesurer à des congénères plus compétitifs [18-20]. Le risque de mortalité peut également constituer un coût primaire s'il affecte la façon dont les animaux sélectionnent et utilisent leur territoire [21,22]. D'après Sells et Mitchell [11]

Les hypothèses du modèle mécaniste sont facilement étendues aux loups (tableau 1) [11]. Cette espèce fortement territoriale maintient des territoires toute l'année [23]. Les ongulés constituent l'essentiel du régime alimentaire des loups [24,25]. Les groupes sont généralement constitués d'un couple reproducteur dominant et de sa progéniture pluriannuelle qui coopèrent pour défendre le territoire, chasser et élever les petits. Les grands groupes de carnivores peuvent avoir une plus grande capacité de compétition [18-20] et donc des coûts de compétition réduits avec les groupes voisins. Les loups sont des prédateurs qui parcourent de longues distances, et ces déplacements sont énergétiquement coûteux. Selon le concept de territoires économiques [11], les zones dont la possession est plus coûteuse nécessitent plus d'avantages pour compenser le coût, ce qui se traduit par des territoires plus grands. Pour les prédateurs coureurs, un terrain accidenté peut augmenter les coûts de déplacement [26]. Il est également possible que l'augmentation des coûts de déplacement finisse par ne plus être rentable, de sorte que la taille du territoire diminue de manière curviligne à des niveaux élevés de rugosité, comme dans la réponse prévue au risque de mortalité [11]. Les routes peu fréquentées par l'homme peuvent à l'inverse offrir des voies plus efficaces pour traverser le territoire [21,27-29]. Une plus grande efficacité peut augmenter les valeurs économiques nettes de sorte que moins d'espace satisfait les besoins en ressources. Alternativement, une forte diminution des coûts de déplacement pourrait rendre économique des zones éloignées, en particulier si les ressources sont distribuées de manière hétérogène, ce qui conduirait plutôt à des territoires plus grands.

Le risque de mortalité peut également influencer l'utilisation de l'espace [11]. Pour les loups, l'homme est généralement la principale source de mortalité [30,31] et des prélèvements ont été effectués dans notre système d'étude au cours de la dernière décennie. Les loups sont intelligents et adaptables [32] et évitent souvent les humains [33-35]. Qu'il soit permanent ou limité à des moments spécifiques de la journée ou des saisons, l'évitement des sites associés à un risque de mortalité plus élevé pourrait nécessiter l'expansion du territoire pour maintenir sa valeur économique, jusqu'à ce que les compromis dans d'autres coûts et avantages deviennent plus économiques [11]. Nous avons émis l'hypothèse que le coût du risque de mortalité augmentait avec la densité des routes peu fréquentées (qui peuvent également faciliter les déplacements des loups, mais aussi des chasseurs, des trappeurs et d'autres amateurs de loisirs), la densité humaine et le nombre de congénères récemment tués.

Tableau 1. Hypothèses et prédictions d'un modèle mécaniste pour la sélection économique de territoires [11], et preuves de ces modèles dans les territoires de loups gris. 3 Oui = résultats cohérents avec l'hypothèse (les intervalles de confiance [IC] à 90 % excluent 0) ; non = pas de soutien ; l'IC chevauche 0

hypothesis: animals select territories economically based on benefits and costs:	prediction for territory size ^a	variable	grey wolves: results consistent with hypothesis?	
food resources are a primary benefit structuring space use	↓ where prey abundance ↑	ungulate _{summer}	yes	
		ungulate _{winter}	yes	
competition is a primary cost structuring space use; additionally, smaller groups pay higher costs to compete	↓ as # nearby competitors ↑	competitor _{density}	yes	
		↓ as group size ↑ at high population densities	group _{size}	yes
travel is a primary cost structuring space use; in our system, rugged terrain is more costly and low-use roads are less costly	↑ where ruggedness ↑ to offset this cost	ruggedness	yes	
		alternatively, <i>n</i> -curvilinear response to ruggedness	ruggedness ²	yes
		↓ where road density ↑ given lower costs ^b	roads _{low-use}	yes
mortality risk is a primary cost structuring space use	n-curvilinear response	roads _{low-use} ²	no	
		density _{humans} ²	no	
		harvest _{mortalities} ²	yes	

2. ZONE D'ETUDE

Notre zone d'étude comprenait l'étendue nord des Montagnes Rocheuses américaines dans l'ouest du Montana (figure 2). Les altitudes variaient entre 554 et 3938 m [36]. Le nord-ouest du Montana était accidenté et montagneux, avec des forêts denses et un climat typique du nord-ouest du Pacifique. Le sud-ouest du Montana est caractérisé par des contreforts ondulés et des montagnes escarpées, où les arbustes et les graminées passent aux conifères et à la végétation alpine à des altitudes croissantes. Les basses collines ondulées et les canyons montagneux accidentés du centre-ouest du Montana présentaient un mélange de forêt montagnarde, de désert arbustif, de prairies intermontagneuses et de plaines alpines. Le nombre annuel de groupes de loups vérifiés par le Montana Fish, Wildlife and Parks (MFWP) était de 134 (2014), 126 (2015), 118 (2016), 124 (2017) et 129 (2018). Les principales proies des loups étaient les wapitis (*Cervus canadensis*), les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulot (*O. hemionus*) et l'élan (*Alces alces*). Les autres grands carnivores étaient les coyotes (*C. latrans*), les pumas (*Puma concolor*), les ours noirs et les grizzlis (*U. arctos*). La population humaine du Montana était d'un peu plus de 1 062 000 personnes en 2018

(census.gov). De 2014 à 2018, la saison de chasse aux loups s'est déroulée chaque année du 1^{er} septembre au 15 mars et a entraîné 205 à 259 mortalités par an par chasse et piégeage.

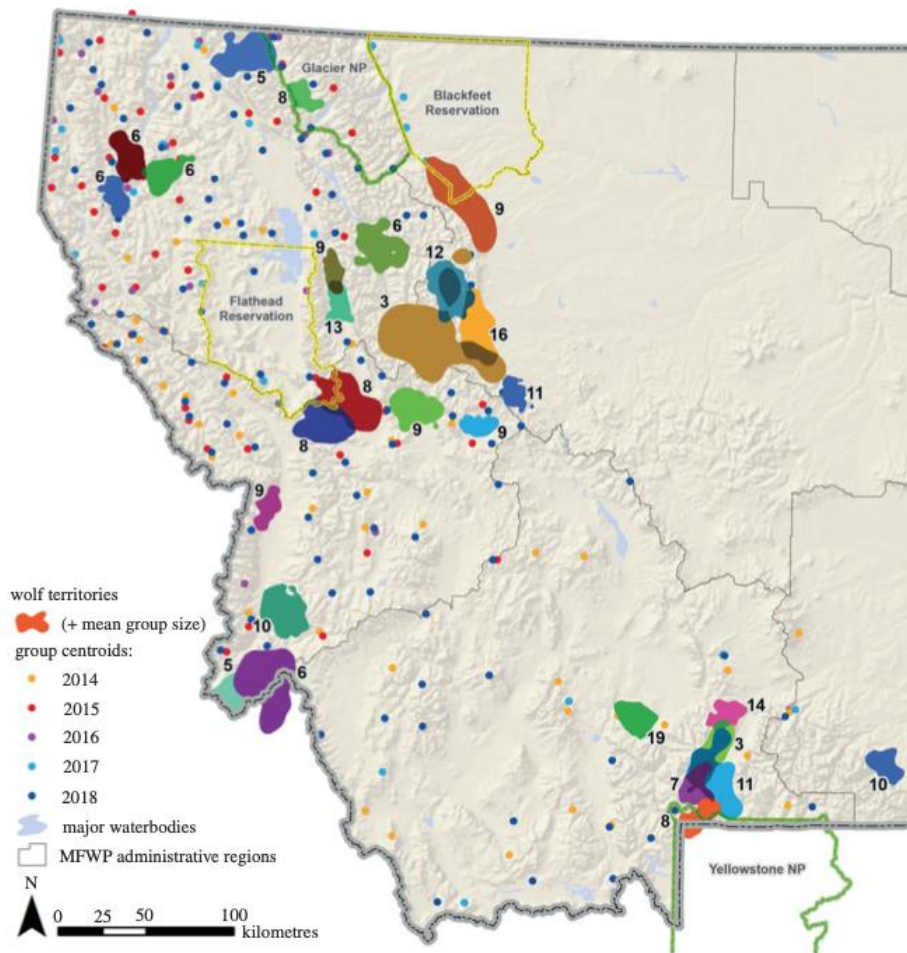


Figure 2. Emplacements des 28 territoires annuels estimés pour les loups munis de colliers. Les chiffres adjacents correspondent à la taille moyenne des groupes au cours de deux années suivant la capture. (Version en ligne en couleur)

3. METHODES

a) Données de localisation des loups et territoires

De 2014 à 2019, le MFWP a capturé des loups à l'aide de pièges à pied ou de captures aériennes par hélicoptère pour déployer des colliers à système de positionnement global (GPS). Les loups capturés ont été équipés de colliers GPS programmés pour recueillir la latitude et la longitude toutes les 3 à 13 h pendant 2 à 5 ans (en fonction des caractéristiques du collier et de la durée de vie prévue de la batterie).

Les spécialistes des loups du MFWP ont déterminé l'appartenance au groupe de chaque individu muni d'un collier. Un loup était considéré comme un **résident** de son groupe tant que ses déplacements se faisaient dans un groupe localisé, y compris les **incursions** limitées, définies comme le départ et le retour au groupe. Nous avons considéré qu'un loup n'était plus résident s'il ne revenait pas sur son territoire, ou si ses incursions devenaient fréquentes (ce qui précipitait presque toujours une dispersion complète ; les incursions fréquentes étaient définies comme le début d'une nouvelle incursion moins d'un mois après le retour d'une précédente). En se dispersant, l'individu pouvait soit mourir, soit rejoindre un nouveau groupe en localisant à nouveau ses

mouvements. Les disperseurs réussis étaient identifiés comme membres du groupe le plus proche ou se voyaient attribuer une nouvelle identification de groupe si le groupe ne chevauchait pas un centroïde de territoire connu.

Nous avons estimé la taille des territoires à l'aide d'estimations de densité de noyau (KDE) [37] adaptées au volume pour les individus qui sont restés résidents de groupes pendant plus ou moins 70 % d'une année (des périodes plus courtes peuvent ne pas délimiter des territoires complets). Nous avons utilisé le logiciel R [38] avec le package AdehabitatHR [39], un KDE de 95 % et un paramètre de lissage de 100 % de la largeur de bande de référence. Ceci a permis de réduire les îles et les lacunes tout en excluant les incursions extra-territoriales, fournissant ainsi une estimation des limites du territoire en utilisant des méthodes similaires à celles utilisées dans notre système d'étude [22] et pour d'autres grands carnivores (e.g. [40-44]). Pour chaque individu muni d'un collier, nous avons généré des KDE pour chaque année séquentielle. Nous avons également généré des KDE à 90% pour permettre des comparaisons avec des estimations antérieures de la taille des territoires dans le Montana [22]. Nous avons exclu deux individus dont les territoires se trouvaient en grande partie ou entièrement en dehors du Montana (au-delà desquels les données de covariation n'étaient pas facilement disponibles), trois individus qui semblaient être de passage et deux individus dont les colliers fonctionnaient de manière intermittente (transmettant moins d'une fixation tous les 5 jours en moyenne).

(b) Variables explicatives

Nous avons généré des variables explicatives pour représenter le bénéfice des ressources en proies et les coûts de la compétition, des déplacements et du risque de mortalité en utilisant R [38]. Nous avons représenté les ressources en proies par les indices de densité des ongulés d'été et d'hiver, la compétition par la densité des compétiteurs et la taille des groupes, les déplacements par la rugosité du terrain et les densités de routes peu fréquentées, et le risque de mortalité par les densités de routes peu fréquentées, les densités humaines et les mortalités dues à la récolte (tableau 1). Pour la densité des compétiteurs, la taille des groupes et la mortalité due à la récolte, nous avons calculé la moyenne des données de l'année civile au cours de laquelle le collier a été déployé (année T) et de l'année suivante ($T + 1$), car les colliers ont été déployés à des moments variables de l'année. Nous avons utilisé l'année la plus récente des données disponibles pour ces variables dans les cas limités où les données n'étaient pas disponibles.

Nous avons estimé les densités d'ongulés dans chaque KDE. Dans chaque cellule de grille de km^2 i délimitée comme habitat estival du cerf (fieldguide.mt. gov), nous avons calculé un indice de densité estivale du cerf comme suit :

$$\text{deer(summer)}_i = (N_R \div \Sigma_{\text{area}}) \times (\text{CPUE}_i \div \text{CPUE}_R).$$

N_R est l'estimation moyenne sur 10 ans de l'abondance des cerfs de Virginie et des cerfs muets dans la région administrative du MFWP (R) où i est situé. Σ_{area} est la superficie estimée de l'habitat d'été du cerf dans la région R . CPUE_i était la moyenne des captures par unité d'effort (CPUE ; récolte de mâles/jours de chasse) dans le district de chasse du MFWP dans lequel i se trouvait, et CPUE_R était la moyenne régionale des CPUE, basée sur les enregistrements de récolte du MFWP de 2008 à 2017. Nous avons répété ces calculs pour un indice de densité hivernale des cerfs, et pour les indices de densité estivale et hivernale des wapitis. Les moyennes régionales à long terme constituaient les données d'abondance des ongulés les plus fiables pour notre zone d'étude et ont fourni une estimation préliminaire de la densité (la première moitié de la formule). La seconde

moitié de la formule a permis d'ajuster cet indice légèrement à la baisse ou à la hausse en fonction des PUE relatives, qui sont généralement en corrélation avec l'abondance des cerfs et des wapitis [22,45] et sont mieux comparées au sein des régions administratives étant donné les facteurs spatialement similaires qui peuvent affecter le succès de la chasse (par exemple le terrain, la végétation, l'accessibilité, etc.). Nous avons calculé un indice de densité d'orignaux pour chaque cellule i délimitée comme habitat saisonnier des orignaux, comme suit

$$\text{densité d'orignaux (saison)}_i = N_{\text{HD}} \div \Sigma_{\text{HD area}}$$

Le NHD était l'estimation par le MFWP de l'abondance des orignaux dans le district de chasse (HD) dans lequel i tombait, et la zone SHD était la zone d'habitat estival ou hivernal des orignaux dans ce HD. Dans les cas limités où les estimations de densité n'étaient pas disponibles dans des territoires chevauchant partiellement des parcs nationaux, des réserves tribales ou des états voisins (figure 2), nous avons interpolé les indices d'ongulés par pondération de distance inverse en utilisant le paquet `gstat` de R [46]. Nous avons lissé chaque indice en utilisant des fenêtres mobiles pondérées de $9 \times 9 \text{ km}^2$. Nous avons ensuite calculé la densité globale des ongulés en additionnant les indices d'ongulés pour chaque saison. Notre résolution de 1 km^2 a permis d'estimer la valeur moyenne des indices à l'intérieur de chaque frontière KDE.

La densité des concurrents était basée sur les groupes voisins. Chaque année, les spécialistes du loup du MFWP ont suivi tous les groupes de loups connus afin d'estimer les centroïdes des territoires (figure 2). Nous avons défini les voisins comme des groupes dont les centroïdes de territoire se trouvaient à moins de 25 km d'une frontière KDE [22]. Pour chaque KDE, nous avons calculé le nombre moyen de groupes voisins au cours des années T et $T + 1$. En suivant [22], nous avons standardisé le nombre de voisins en tant que densité de compétiteurs pour 100 km^2 dans la zone du territoire (parce que les plus grands territoires ont tendance à avoir plus de voisins ; [22]).

La taille des groupes correspondait à la moyenne des tailles rapportées l'année T et $T + 1$ (figure 2). Les spécialistes du loup du MFWP ont rapporté la taille des groupes chaque année civile. Nous avons inclus les prélèvements connus (récolte, dispersion, etc.) car ces individus étaient présents pendant une partie de l'année.

Nous avons estimé la rugosité du terrain à l'aide de la mesure de rugosité vectorielle [47] en utilisant le package R `spatialEco` [48] et les données d'élévation dérivées du package `elevatr` [49]. Les valeurs les plus élevées estimées par cet indice représentent un terrain plus accidenté. Nous avons calculé la rugosité moyenne au sein de chaque KDE. Nous avons également utilisé l'ensemble de données routières le plus récent (`geoinfo.msl.mt.gov`) pour calculer la densité moyenne de routes à faible usage dans chaque KDE.

Nous avons calculé la densité humaine moyenne par KDE sur la base des données du recensement 2010 (`geoinfo.msl.mt.gov`). Nous avons identifié le nombre de lieux d'abattage signalés par les chasseurs (loups tués par la chasse et le piégeage) au sein de la KDE au cours des années T et $T + 1$.

(c) Analyses

Nous avons analysé les tendances de la taille du territoire à l'aide de modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) dans R [38] en utilisant le paquetage `lme4` [50], `dplyr` [51] et `AICcmodavg` [52] et nous avons représenté les résultats avec `ggplot2` [53], `jtools` [54] et `cowplot` [55]. Nous avons

d'abord créé des GLMM simples pour chaque variable en tant qu'effet fixe unique plus un effet aléatoire pour l'identité du groupe (famille = gaussienne, lien = log). Nous avons inclus des termes quadratiques pour la rugosité et chaque variable de risque de mortalité afin de tester une relation curviligne (tableau 1). Nous avons considéré que les prédictions étaient soutenues si les intervalles de confiance (IC) à 90 % de l'estimation du coefficient de l'effet fixe ne recouvraient pas 0.

Pour analyser les variables qui expliquent le plus parcimonieusement les modèles de taille des territoires, nous avons créé des GLMM complexes avec plusieurs effets fixes plus un effet aléatoire pour l'identité du groupe (matériel supplémentaire électronique, annexe SA). Nous avons commencé par un modèle global contenant toutes les variables, puis nous avons développé 14 modèles réduits contenant chaque combinaison à 1, 2 et 3 voies des avantages et des coûts (c'est-à-dire la nourriture seule, la nourriture et la compétition, etc.) Nous avons identifié les modèles les plus soutenus en utilisant le critère d'information d'Akaike corrigé pour la petite taille de l'échantillon (AICc) [56] avec un seuil de $\Delta AICc = 2$ [57]. Les résultats étaient basés sur des variables centrées et échelonnées (les unités correspondantes étaient des écarts types par rapport à la moyenne).

4. RESULTATS

Des colliers GPS ont été déployés sur 93 loups et ont permis de collecter des données du 1^{er} janvier 2014 au 20 mai 2019. La durée moyenne de déploiement des colliers était de 10,2 mois, principalement en raison de l'échec des colliers ($n = 36$), de la récolte ($n = 21$) et d'autres mortalités ($n = 22$). Sur 15 dispersions identifiées, 9 ont conduit à rejoindre ou à former d'autres territoires, 3 ont donné lieu à des mortalités et 3 à des émigrations vers des États voisins.

A partir des données de localisation des loups, nous avons estimé 43 territoires de 28 groupes (figure 2). Après avoir calculé la moyenne par groupe, la taille moyenne des territoires était de 582,02 km² pour 95 % des KDE, et les territoires étaient très variables autour de cette moyenne (figure 3 et tableau 2). Les colliers ont été fixés en moyenne 1,8 fois par jour et les estimations de la taille du territoire n'ont pas varié en fonction du nombre de fixations ($p = 0,487$).

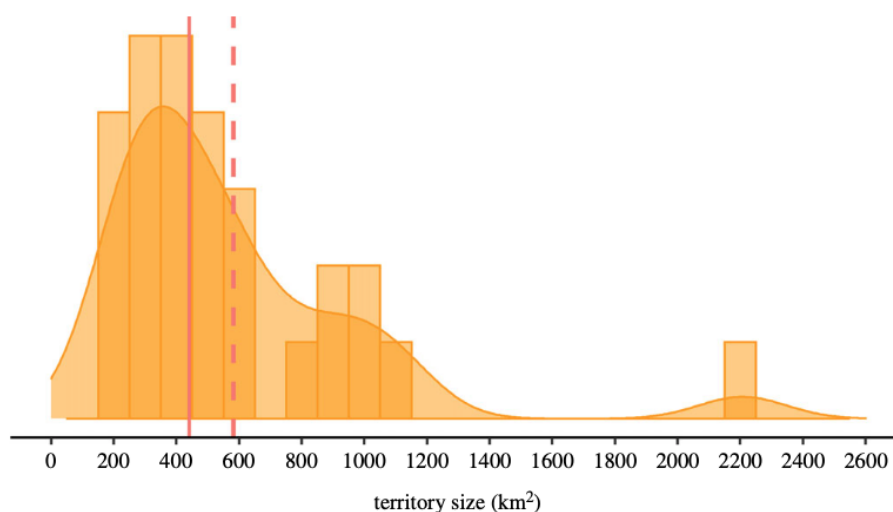


Figure 3. Histogramme de 28 tailles de territoires de loups, superposé à un graphique de densité, taille moyenne (ligne verticale pointillée) et taille médiane (ligne verticale pleine). (Version en ligne en couleur)

Tableau 2. Tailles moyennes des territoires de loups

measurement	n groups	\bar{x} area (km ²)	s.d. (km ²)	min (km ²)	max (km ²)	median area (km ²)
95% KDEs	28	582.02	420.21	187.71	2207.42	441.37
90% KDEs	28	440.89	390.86	137.82	1592.00	341.70

Notre analyse primaire a révélé que les territoires étaient plus petits dans les zones où les densités d'ongulés et de concurrents étaient plus élevées, et pour les groupes de plus grande taille (figure 4). Les territoires avaient une réponse n-curviligne à la rugosité du terrain (c'est-à-dire qu'ils augmentaient puis diminuaient de manière curviligne), avec des probabilités logarithmiques inférieures à celles du modèle linéaire (matériel électronique supplémentaire, annexe SA). La plus grande densité de routes à faible usage était associée à des territoires plus petits. Il n'y avait aucune preuve d'une réponse curviligne aux routes à faible usage ou aux densités humaines. La taille du territoire avait une réponse n-curviligne aux mortalités dues à la récolte.

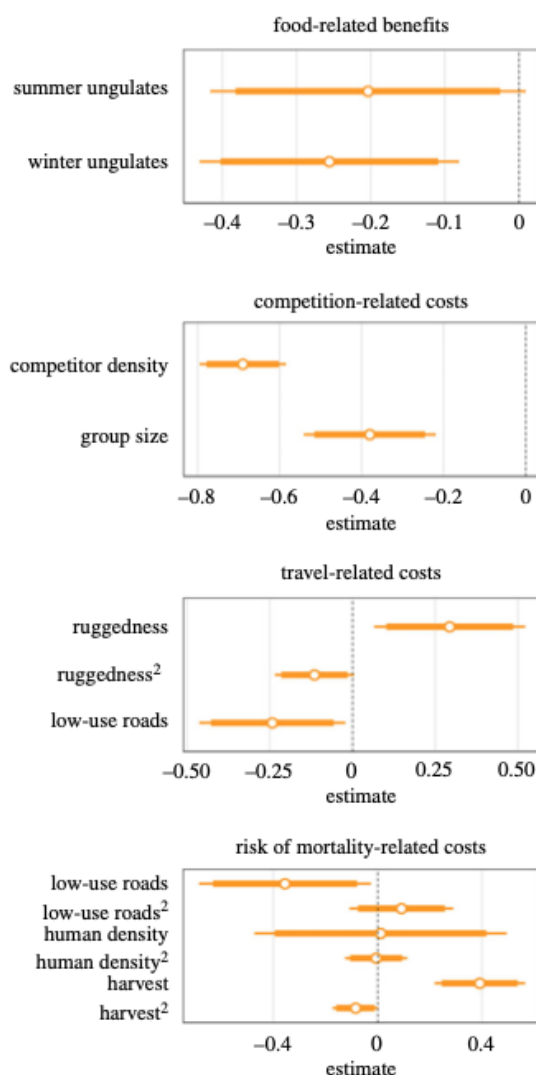


Figure 4. Tendances associées à l'utilisation annuelle de l'espace. Les lignes représentent les intervalles de confiance (IC) à 90 %, les queues fines représentent les IC à 95 % et les points représentent les estimations moyennes. Les termes quadratiques ont permis de tester une réponse curviligne. (Version en ligne en couleur)

Le GLMM le plus complexe n'avait aucun modèle concurrent inférieur à 2 $\Delta AICc$ (matériel supplémentaire électronique, annexe SA). Le modèle comprenait des variables pour la nourriture, la compétition et le risque de mortalité (figure 5). La taille du territoire avait une relation négative avec l'indice d'ongulés d'hiver, la densité des compétiteurs et la taille du groupe, et des relations ambiguës avec l'indice d'ongulés d'été, la densité humaine et les mortalités dues à l'exploitation.

5. DISCUSSION

Les territoires qui maximisent les avantages et minimisent les coûts de propriété devraient conduire à une meilleure *fitness* [12-14]. Par conséquent, en tant que produit de la sélection naturelle [15], les animaux sont vraisemblablement adaptés pour sélectionner les territoires de manière économique [12]. Nous avons testé les prédictions d'un modèle mécaniste récemment développé pour la sélection de territoire [11] afin de déterminer si le modèle explique les modèles observables d'utilisation de l'espace. Les loups gris ont servi d'étude de cas. Contrairement à de nombreux modèles mécanistes d'utilisation de l'espace fondés sur un cadre de marche aléatoire [5], ce modèle est fondé sur la théorie de la recherche optimale de nourriture et donc sur une approche évolutionniste de la compréhension du comportement. L'intégration de la théorie de la recherche optimale de nourriture dans les modèles mécanistes d'utilisation de l'espace est cruciale pour la compréhension des mécanismes proximaux et ultimes du comportement spatial [5]. Il est important de noter que pour la conservation, les déductions basées sur des mécanismes causaux sont les plus fiables pour prédire les effets des actions de conservation et des changements environnementaux. Notre étude fournit des preuves que la sélection économique des territoires est un mécanisme causal qui sous-tend les modèles écologiques observés chez un carnivore coopératif. Les modèles d'utilisation de l'espace observés empiriquement étaient conformes aux hypothèses et aux prédictions du modèle. Comme prévu, les territoires étaient plus petits dans les zones présentant une plus grande densité de proies, de concurrents et de routes peu fréquentées, et pour les groupes de plus grande taille. La taille des territoires a augmenté avant de diminuer de façon curviligne avec la rugosité du terrain et la mortalité due à la récolte. Les résultats montrent comment un large éventail de conditions environnementales et sociales influencent le comportement économique et l'utilisation de l'espace qui en résulte.

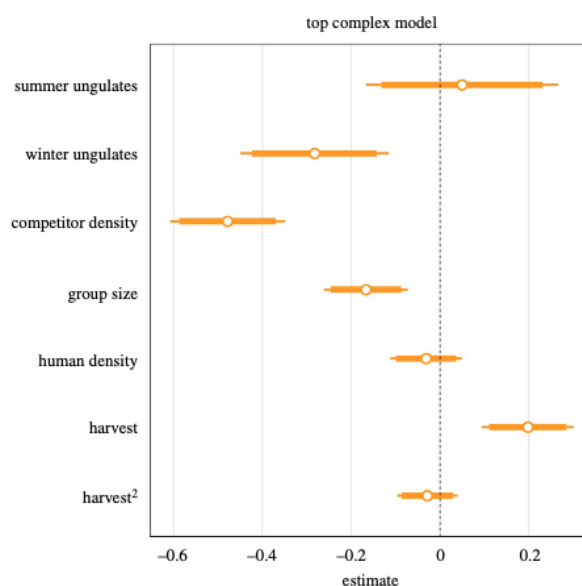


Figure 5. Variables du modèle complexe supérieur pour l'utilisation de l'espace. Les lignes représentent les IC à 90 %, les queues fines les IC à 95 % et les points les estimations moyennes. (Version en ligne en couleur)

L'accès exclusif aux ressources alimentaires est souvent considéré comme l'un des principaux avantages de la territorialité [2,12,16,17], mais les effets qui en résultent sur l'utilisation de l'espace peuvent être complexes. Conformément aux prédictions du modèle mécaniste [11], l'utilisation de l'espace diminue lorsque la densité des proies augmente (figure 4). Ceci est cohérent avec d'autres populations de loups [58-60] et de nombreux mammifères territoriaux allant d'autres prédateurs supérieurs (par exemple les lions, *Panthera leo* [44]) à de petits mammifères (par exemple les tamias de l'Est, *Tamias striatus* [61]). Cependant, d'après notre modèle complexe supérieur (figure 5), la taille des territoires dans notre système pourrait être davantage déterminée par les ressources alimentaires disponibles en hiver qu'en été. Bien que des données plus précises sur les ressources alimentaires pourraient révéler l'importance des densités d'ongulés en été, ces résultats sont conformes à l'attente selon laquelle la variation temporelle des ressources alimentaires influence les décisions relatives à l'utilisation de l'espace. Cela a également été démontré pour les lions dont l'utilisation de l'espace semble être déterminée par les différentes espèces de proies au fil des saisons [44]. Les ongulés de notre système sont partiellement migrateurs, et l'aire d'hivernage peut contenir des agrégations plus importantes dans des zones confinées. La dispersion des individus dans notre système atteint son maximum en hiver [62], ce qui signifie que de nombreux territoires sont sélectionnés lorsque les ressources en proies hivernales sont probablement prioritaires. Les sites de mise-bas sont également sélectionnés lorsque de nombreux ongulés se trouvent sur le territoire hivernal. Les loups peuvent donc optimiser leur utilisation de l'espace en fonction des proies disponibles en hiver, puis en été. Dans notre système, cela peut contribuer à une dépendance accrue envers les petites proies en été (par exemple les castors, *Castor canadensis* [25]). Les effets variables des changements saisonniers des ressources alimentaires doivent être pris en compte lors de la prédiction de la façon dont l'utilisation de l'espace par les animaux répondra aux conditions environnementales changeantes.

La concurrence est inhérente à la territorialité et devrait constituer un coût prioritaire de l'utilisation de l'espace [11,12,16,17]. Les coûts associés à la compétition réduisent les taux de gain net de l'espace contesté, que ce soit par une compétition d'exploitation ou d'interférence. Pour les individus non territoriaux qui tentent d'exploiter les mêmes ressources alimentaires, il est probable que de plus grands domaines vitaux soient nécessaires pour répondre aux exigences des ressources, car les gains nets diminuent avec l'augmentation de la concurrence [8]. En revanche, lorsque les avantages l'emportent sur les coûts de la défense, le fait de réussir à repousser les concurrents d'un territoire peut protéger les ressources alimentaires afin de conserver une plus grande valeur nette et ainsi réduire la surface nécessaire. Lorsque les concurrents s'installent à proximité et se disputent l'espace, la **compression** du territoire est économique car les limites du territoire deviennent de plus en plus coûteuses à maintenir [11]. Comme prévu, les territoires de notre système étaient plus petits dans les zones où les territoires voisins étaient plus denses (figure 4 et tableau 1). Comme prévu également, les territoires étaient 26 % plus petits que ceux observés à des densités de population plus faibles [22]. Dans d'autres systèmes similaires, les territoires ont diminué jusqu'à 68% lorsque la densité des territoires a augmenté [63]. De même, parmi les autres mammifères territoriaux, les écureuils roux (*Tamiasciurus hudsonicus*) [64] et les blaireaux européens (*Meles meles*) [65] ont étendu leurs territoires lorsque des zones vacantes sont apparues. En raison de la **compression** et de l'**expansion** des territoires en réponse à une concurrence fluctuante, on ne peut pas supposer que les populations dont la distribution spatiale est relativement stable présentent une dynamique stable en matière de concurrence et de densités à l'intérieur.

Les détenteurs de territoires ayant une capacité compétitive moindre peuvent payer des coûts plus élevés pour se mesurer à des congénères plus compétitifs [11]. Chez les carnivores sociaux, la capacité de compétition semble liée à la taille du groupe [18-20]. Comme prévu si le coût de la compétition varie inversement à la taille du groupe (figures 4 et 5 ; tableau 1), les territoires étaient plus petits pour les groupes de plus grande taille dans cette population à forte densité (estimée à 16 individus pour 1000 km² dans l'aire occupée [66]). Ce schéma peut être contre-intuitif à première vue si l'on suppose que les groupes plus importants ont besoin d'une plus grande superficie pour fournir des ressources alimentaires suffisantes. Cependant, des territoires plus grands ne fournissent pas nécessairement plus de ressources, en particulier après avoir pris en compte les coûts énergétiques liés au maintien d'un grand territoire. Si les animaux défendent des zones pour satisfaire leurs besoins énergétiques, les territoires seront plus petits dans les zones disposant de plus de ressources alimentaires (tableau 1). Les groupes plus grands peuvent au contraire tuer des proies à un taux plus élevé pour satisfaire les besoins fluctuants en ressources, comme cela a été observé dans un système voisin [67]. Cette relation négative entre la taille du groupe et la surface utilisée a été rapportée pour les loups ailleurs [68] et chez d'autres mammifères sociaux, y compris les dingos (*Canis lupus dingo* [69]). Cependant, on s'attend à ce que ce schéma diffère selon que les animaux sociaux territoriaux sont **contractionnistes** (c'est-à-dire qu'ils limitent la taille du groupe à ce qui peut être maintenu sur le territoire) ou **expansionnistes** (c'est-à-dire qu'ils étendent un territoire pour accueillir plus de membres du groupe [11,44,70]). Les loups et les dingos semblent être **contractionnistes** ; en revanche, l'expansionnisme a été observé chez d'autres carnivores tels que les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta* [71]), les lions [44,72] et les loups éthiopiens (*Canis simensis* [73,74]). Le modèle mécaniste prédit des territoires plus grands avec des besoins en ressources croissants, mais il s'appliquerait explicitement aux expansionnistes s'il était modifié pour inclure une composante démographique et une fonction permettant d'échelonner les besoins en ressources en fonction de la taille du groupe [11].

Chez les animaux territoriaux, la compétition peut jouer un rôle particulièrement important à certaines périodes de l'année. Les pics saisonniers de concentration de proies attireraient probablement les concurrents, rendant la capacité de compétition particulièrement importante à ces moments-là. De plus, si les jeunes mettent de nombreux mois à atteindre leur taille définitive et à être capables de se déplacer sur le territoire, ils contribueront probablement peu à la compétition pour l'espace jusqu'à ce qu'ils aient grandi. Chez les espèces fécondes comme les loups, qui produisent en moyenne 5 à 6 petits chaque printemps [32], les capacités compétitives des groupes ont le potentiel de changer rapidement et d'atteindre leur plein potentiel lorsque les jeunes atteignent leur taille adulte en hiver [23,32]. La dynamique de la pression concurrentielle entre voisins dans de tels systèmes est susceptible d'être en constante évolution étant donné la fluidité de la capacité concurrentielle des groupes voisins. Si les groupes ont besoin d'augmenter leur capacité compétitive pour défendre l'espace, ils peuvent aussi être plus disposés à accepter des immigrants aux périodes les plus compétitives de l'année. La décision de nombreux individus de se disperser en hiver dans notre système [62] pourrait être influencée par une acceptation accrue des immigrants par les groupes potentiels.

Les déplacements constituent probablement l'un des principaux coûts de la territorialité, car il faut de l'énergie pour accéder aux ressources et les défendre [8-11]. Les coûts de déplacement sont influencés par de nombreuses variables environnementales et par les traits évolutifs d'une espèce [26,75]. Dans notre système, nous nous attendions à ce que les coûts de déplacement augmentent avec la rugosité du terrain et diminuent avec les routes peu fréquentées (tableau 1) [21,27-29].

Comme prévu, l'utilisation de l'espace augmente puis diminue de façon curviligne avec la rugosité du terrain (figure 4), ce qui suggère que des territoires plus grands aident à compenser les coûts de propriété jusqu'à ce que de tels compromis deviennent non rentables [11]. De même, les territoires étaient plus petits dans les zones où les routes peu fréquentées étaient plus nombreuses (figure 4), ce qui suggère que les routes peu fréquentées diminuent le coût de la possession d'un territoire en réduisant le coût des déplacements. Il a été démontré que les loups favorisent les caractéristiques linéaires créées par l'homme pour se déplacer, ce qui peut diminuer les coûts énergétiques de la locomotion et permettre une plus grande efficacité lors de la chasse ou de la défense de l'espace [21,27-29]. Bien que l'on puisse s'attendre à ce que des déplacements moins coûteux favorisent l'agrandissement des territoires, nos résultats prouvent que les zones comportant des routes peu fréquentées augmentent la valeur économique d'un territoire, de sorte que moins d'espace est nécessaire pour répondre aux besoins en ressources. D'autres grands carnivores préfèrent également les routes pour se déplacer et les utilisent pour augmenter la vitesse de déplacement et les distances journalières, notamment les ours noirs [29]. L'augmentation de la vitesse de déplacement des prédateurs peut avoir un impact sur les populations de proies, ce qui est préoccupant pour le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) en Amérique du Nord [28,29]. Des territoires plus petits dans des zones où la densité de routes peu fréquentées est plus élevée peuvent permettre aux densités de prédateurs d'atteindre des niveaux plus élevés que ceux qui seraient observés sans ces influences humaines, ce qui peut influencer davantage les populations de proies. Ces interactions entre les modifications anthropiques du paysage, l'utilisation de l'espace par les prédateurs et les effets sur les proies constitueront des défis pour les défenseurs de l'environnement et les gestionnaires des terres lorsqu'ils évalueront les effets de la construction et de l'entretien d'éléments linéaires comme les routes.

Le risque de mortalité peut également constituer un coût primaire de la territorialité s'il affecte la manière dont les animaux sélectionnent et utilisent leurs territoires. Comme prévu (tableau 1) [11], la taille des territoires dans notre système a augmenté et diminué de manière curviligne avec l'augmentation de la mortalité liée à la récolte (figure 4). Comme de nombreux grands carnivores, l'espèce que nous avons étudiée évite souvent les humains et les zones associées à des risques humains [33-35]. La réponse curviligne suggère que l'évitement des zones perçues comme présentant un risque de mortalité élevé peut nécessiter une expansion du territoire pour compenser les ressources perdues par l'évitement. Finalement, cette expansion peut devenir non rentable, entraînant la contraction des territoires au fur et à mesure que d'autres compromis sont faits [11]. Les variables liées à la présence humaine ont eu des effets ambigus (figure 4), ce qui prouve que les risques directs de mortalité peuvent influencer l'évaluation économique de l'utilisation de l'espace plus que la seule présence humaine dans les populations gérées par la récolte. La capacité d'influencer le comportement spatial ainsi que la taille et la densité des territoires qui en résultent peut être utile aux défenseurs de l'environnement qui cherchent à gérer les populations de prédateurs ou de proies.

Comme toute étude, la nôtre comportait diverses hypothèses et offre des pistes pour de futures recherches. Nous avons sélectionné 95 % de KDE pour délimiter les territoires sur la base d'approches similaires utilisées pour d'autres grands carnivores, et d'autres méthodes (par exemple les polygones convexes minimums) peuvent révéler des modèles différents [76]. Nous avons supposé que nos données de covariables étaient de qualité suffisante pour détecter des modèles et nous nous attendons à ce que certaines variables puissent démontrer des relations plus fortes ou plus précises avec la taille du territoire si des données plus détaillées étaient disponibles. Il existe

également une opportunité continue de comparer et de contraster les forces prédictives de cette approche par rapport à d'autres approches de modélisation mécaniste employées pour étudier et expliquer l'utilisation de l'espace par les animaux. Enfin, notre étude actuelle visait à évaluer les preuves d'une utilisation économique de l'espace dans un seul système. Nous pensons que les recherches futures continueront à accumuler des preuves de la sélection économique du territoire dans d'autres systèmes. Le modèle mécaniste fournit une base pour de futures modifications et extensions afin de continuer à comprendre l'utilisation de l'espace par les animaux [11].

6. CONCLUSION

Nous présentons des preuves que l'utilisation économique de l'espace est un mécanisme causal sous-jacent aux modèles écologiques observés chez un carnivore territorial et coopératif. Les conditions environnementales et sociales peuvent fortement influencer le comportement économique et l'utilisation de l'espace qui en résulte. Comme la territorialité affecte directement la dynamique de la population, un changement des conditions environnementales et sociales peut avoir de profondes répercussions sur une population. Cela peut, à son tour, affecter directement les autres populations de la communauté écologique. Notre approche mécaniste permet de mieux comprendre comment et pourquoi les animaux décident de défendre des territoires particuliers. Ces connaissances peuvent être utilisées pour améliorer les efforts de conservation et prévoir les effets des actions de conservation. Les décisions ont plus de chances d'atteindre les objectifs de conservation lorsqu'elles sont fondées sur une solide compréhension scientifique du comportement des animaux et des effets qui en résultent sur l'utilisation de l'espace et la structure de la population.