

# La défense économique des ressources structure l'utilisation de l'espace territorial chez un carnivore coopératif

## PROCEEDINGS B

royalsocietypublishing.org/journal/rspb

### Research



**Cite this article:** Sells SN, Mitchell MS, Ausband DE, Luis AD, Emlen DJ, Podruzny KM, Gude JA. 2022 Economical defence of resources structures territorial space use in a cooperative carnivore. *Proc. R. Soc. B* **289**: 20212512. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2512>

## Economical defence of resources structures territorial space use in a cooperative carnivore

Sarah N. Sells<sup>1</sup>, Michael S. Mitchell<sup>2</sup>, David E. Ausband<sup>5</sup>, Angela D. Luis<sup>3</sup>, Douglas J. Emlen<sup>4</sup>, Kevin M. Podruzny<sup>6</sup> and Justin A. Gude<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Wildlife Biology Program, <sup>2</sup>US Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Wildlife Biology Program, <sup>3</sup>Wildlife Biology Program, and <sup>4</sup>Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula, MT, USA

<sup>5</sup>US Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, Moscow, ID, USA

<sup>6</sup>Montana Fish, Wildlife and Parks, Helena, MT, USA

SNS, 0000-0003-4859-7160; DEA, 0000-0001-9204-9837; DJE, 0000-0003-2549-7319

### Résumé

Les écologistes cherchent depuis longtemps à comprendre l'utilisation de l'espace et les mécanismes qui sous-tendent les modèles observés dans la nature. Nous avons développé un **paysage d'optimalité** et un **modèle mécaniste** de territoire afin de comprendre les mécanismes d'utilisation de l'espace et nous avons comparé les **prédictions** du modèle à la réalité empirique. Nous avons démontré notre approche en utilisant des loups gris (*Canis lupus*). Dans le modèle, les animaux simulés choisissent des territoires pour acquérir économiquement des ressources en sélectionnant les parcelles ayant la plus grande valeur, en tenant compte des avantages, des coûts et des compromis liés à la défense et à l'utilisation de l'espace dans le paysage d'optimalité. Notre approche a permis de prédire et d'expliquer avec succès l'utilisation de l'espace de premier et de second ordre par les loups, y compris la distribution de la population, les territoires des meutes individuelles et les influences de la densité des proies, de la densité des concurrents, du risque de mortalité due à l'homme et de la saisonnalité. Elle y est parvenue en utilisant des règles comportementales simples et des données limitées pour renseigner le paysage d'optimalité. **Les résultats apportent la preuve que la sélection économique du territoire est un pont mécaniste entre l'utilisation de l'espace et la distribution des animaux sur le paysage.** Cette approche et les gains de connaissances qui en résultent permettent de prédire les effets d'un large éventail de conditions environnementales, contribuant ainsi à la fois à la compréhension écologique fondamentale des systèmes naturels et à la conservation. Nous espérons que cette approche démontrera son applicabilité à divers habitats et espèces, et que ses fondements permettront de continuer à faire progresser la compréhension du comportement spatial.

### 1. CONTEXTE

Les écologistes s'efforcent depuis longtemps de comprendre l'utilisation de l'espace et les mécanismes qui sous-tendent les modèles observés dans la nature. Il s'agit d'étudier pourquoi et comment les animaux choisissent leur domaine vital ou leur territoire, et notamment comment les **avantages**, les **coûts** et les **compromis** affectent l'utilisation de l'espace. De telles connaissances contribueraient à l'écologie fondamentale et aux efforts de conservation, car les écologistes pourraient mieux prévoir comment les conditions environnementales ou les décisions de gestion influencent le comportement des animaux.

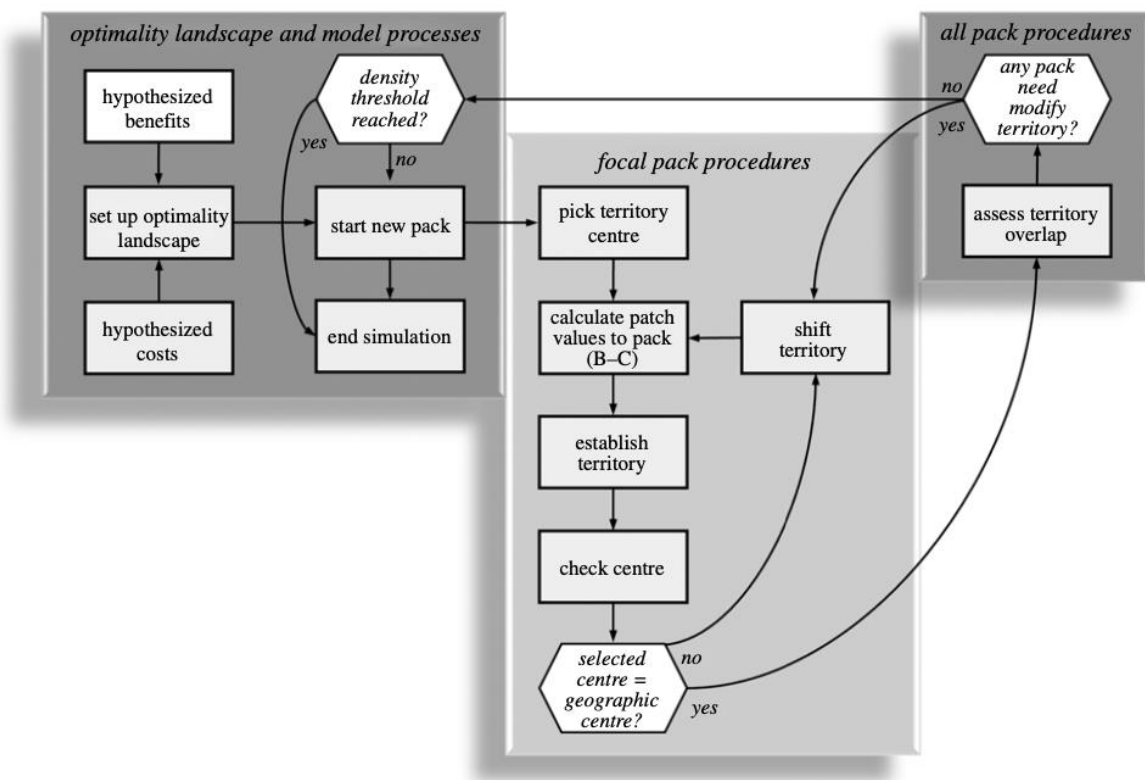
Les approches empiriques couramment utilisées ont permis de mieux comprendre l'utilisation de l'espace par les animaux. Les distributions d'utilisation sont fréquemment utilisées pour résumer l'utilisation de l'espace en tant que probabilités de trouver des animaux à un moment donné [1]. Bien que le temps passé n'explique pas les mécanismes qui régissent l'utilisation de l'espace [2], les analyses empiriques peuvent apporter, par exemple, de nombreuses informations sur les modèles et les processus sous-jacents possibles qui régissent la taille et la forme du territoire, ainsi que l'utilisation de l'espace au sein des domaines vitaux (sélection de deuxième et de troisième ordre, respectivement ; [3]). Les fonctions de sélection des ressources ont été particulièrement populaires pour étudier l'utilisation de l'espace, mais en tant que « descriptions statistiques de la distribution et de l'utilisation des paysages, ... elles ne nous aident pas nécessairement à comprendre pourquoi les organismes sont là où ils sont » [4, p. 271]. Les déductions tirées de nombreuses approches empiriques s'appliquent surtout au moment et au lieu où les données ont été recueillies, en particulier lorsque la recherche utilise des modèles phénoménologiques pour décrire des schémas observables empiriquement sans révéler les mécanismes sous-jacents [5].

Une autre approche cherche à comprendre l'utilisation de l'espace qui découle des mouvements et des interactions des animaux [6-8]. **L'analyse mécaniste du domaine vital** (MHRA) utilise souvent des équations différentielles partielles pour simuler les mouvements de troisième ordre [3] et la structure du territoire ou du domaine vital qui en résulte. L'utilisation de l'espace peut être modélisée, par exemple, en fonction de la présence de limites territoriales [9], de la distance au lieu central [10], de la **capacité de mémoire** [11] ou de la présence de **congénères** [12]. L'MHRA a fait progresser la compréhension de l'utilisation de l'espace par les animaux de deuxième et troisième ordre [3] en testant des hypothèses sur les processus sous-jacents qui conduisent à la formation de territoires. Les responsables de l'MHRA notent cependant qu'une des principales faiblesses de l'MHRA est qu'elle « est généralement basée sur le test du modèle qui s'adapte le mieux aux données parmi un ensemble de modèles hypothétiques, sans chercher à comprendre dans quelle mesure le meilleur modèle est proche de la réalité empirique » [6, p. 7] (mais voir, par exemple, [9, 13, 14]). Une approche connexe utilise des modèles de mouvement **mécanistes** pour explorer les propriétés émergentes par le biais de simulations et a démontré, par exemple, l'influence de la **mémoire** sur l'utilisation de l'espace [15,16].

Une autre approche **mécaniste** de l'étude de l'utilisation de l'espace [8] a été présentée [17] et récemment développée [18] sous la forme de **modèles mécanistes**, spatialement explicites, basés sur des agents, qui cherchent à révéler les mécanismes d'aptitude qui sous-tendent l'utilisation de l'espace. Ces modèles sont fondés sur la théorie de la recherche optimale de nourriture et utilisent donc une approche évolutionniste pour comprendre les mécanismes qui régissent le comportement [8]. L'approche simule le comportement spatial sur un « **paysage d'optimalité** » de cellules de grille qui représente explicitement les avantages et les coûts de la défense de toute cellule particulière pour l'inclusion dans un territoire. Comme démontré dans [18], les animaux simulés sélectionnent les territoires pour inclure les cellules de la grille ayant la plus grande valeur nette, en tenant compte des ressources alimentaires et des coûts de défense et d'utilisation d'un territoire (Figure 1). Cela conduit à des « **territoires économiques** » qui maximisent les avantages par rapport aux coûts de la défense du territoire [18]. Il est important de noter que les animaux simulés s'adaptent continuellement aux décisions des animaux voisins, chacun essayant de défendre le territoire le plus économique possible. Cette approche représente et teste les mécanismes supposés sous-tendre l'extension de premier ordre de l'aire de répartition d'une espèce et la sélection de second ordre du territoire [3] en prédisant ce qui devrait être observé empiriquement si le modèle représente

correctement les mécanismes sous-jacents à la sélection du territoire. Des tests ultérieurs de ces prédictions ont apporté la preuve statistique que les loups gris (*Canis lupus*) sélectionnent des territoires économiques [19].

Le meilleur test des hypothèses, de la capacité de prédiction et de l'utilité de cette approche mécaniste serait d'étendre le modèle pour faire des prédictions quantitatives, spatialement explicites, de l'utilisation de l'espace et de tester la capacité du modèle à prédire la réalité empirique. En conséquence, nous étendons ici le modèle [18] pour faire des prédictions spatialement explicites en utilisant un **paysage d'optimalité** dérivé empiriquement, et nous déterminons dans quelle mesure le modèle prédit la réalité empirique.



**Figure 1.** Cadre du modèle mécaniste de sélection de territoire. Des meutes de loups simulées ont été ajoutées à un paysage d'optimalité représentant le Montana. Les meutes ont établi des territoires en identifiant des parcelles de grande valeur en fonction des avantages et des coûts de propriété. Le chevauchement des territoires incite les meutes à réévaluer si leurs territoires restent économiques, ce qui entraîne des déplacements de territoires au fil du temps

Un paysage d'optimalité fournit une devise basée sur la forme physique pour étudier et comprendre les mécanismes qui régissent le comportement spatial. Il est presque certain que les animaux ne choisissent pas leurs domaines vitaux (zones de recherche de nourriture, d'accouplement et d'élevage des jeunes) ou leurs territoires (parties défendues d'un domaine vital) [20] au hasard ou en choisissant la première option présentée. Au contraire, les animaux devraient être adaptés par la sélection naturelle [21] pour choisir des domaines vitaux économiques qui maximisent les avantages et minimisent les coûts de propriété [22-24]. L'utilisation économique de l'espace devrait donc refléter la distribution des ressources limitantes [17,25]. Ces ressources sont souvent présumées être de la nourriture (**hypothèse de la défense alimentaire**) [26]. Les chercheurs ont également émis l'hypothèse que les espèces territoriales sont principalement régularisées de manière **intrinsèque** (c'est-à-dire que les effectifs sont limités par la territorialité ou les conflits) [27], ou **extrinsèque** (par exemple, la nourriture limite la croissance de la population) [28]. La défense de la nourriture

signifierait toutefois que les populations sont régulées à la fois par des facteurs extrinsèques et intrinsèques (c'est-à-dire par l'exclusion de congénères des territoires sélectionnés pour défendre les ressources alimentaires). Un **paysage d'optimalité** peut tester ces hypothèses d'utilisation de l'espace et révéler la valeur économique de la sélection de différentes zones à inclure dans un domaine vital, en fonction des avantages et des coûts de la propriété.

Notre objectif était de démontrer notre approche et de tester des hypothèses sur l'utilisation de l'espace chez les loups gris du Montana, aux États-Unis. Les loups sont fortement territoriaux et les meutes de loups défendent en coopération l'ensemble de leur domaine vital [29]. **Nous avons émis l'hypothèse que les loups sont adaptés pour sélectionner les territoires de manière économique, et que l'accès exclusif aux ressources alimentaires est le principal avantage de la défense et de l'utilisation de l'espace** [28]. En conséquence, notre modèle représente **l'hypothèse de la défense alimentaire** tout en incorporant des composantes réalistes de l'écosystème et de l'utilisation de l'espace par les loups. En Amérique du Nord, les loups s'attaquent principalement aux ongulés [30]. La nature fortement territoriale des loups [29] devrait faire de la défense (par exemple patrouille, marquage, compétition pour les ressources) un coût primaire de l'utilisation de l'espace. En tant que prédateurs en chasse [30], les coûts associés à la traversée du territoire (par exemple, la distance aux ressources, le terrain accidenté) sont probablement aussi importants [19]. Le risque de mortalité peut également influencer l'utilisation de l'espace, en particulier si les comportements territoriaux augmentent le risque de mortalité (par exemple, en augmentant les mouvements, les vocalisations ou la visibilité). L'homme représente une source primaire de risque de mortalité pour les loups [31] et la présence humaine influence probablement les coûts du risque de mortalité.

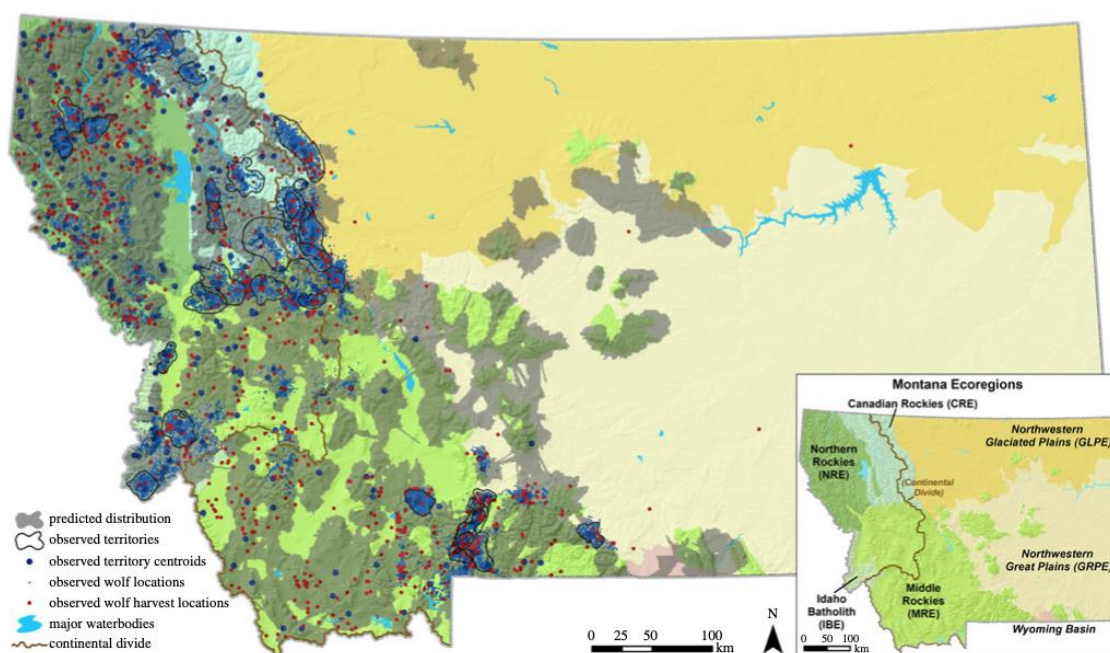
Nous nous attendions à ce qu'une **modélisation mécaniste** de la sélection économique du territoire utilisant un paysage d'optimalité pour représenter ces avantages et ces coûts permette de prédire l'utilisation de l'espace par les loups. Si la nourriture n'est pas le principal avantage de l'utilisation de l'espace par les loups (par opposition, par exemple, à la défense des compagnons, c'est-à-dire **l'hypothèse de la défense des compagnons** [32], ou de la progéniture, c'est-à-dire **l'hypothèse de la défense de la progéniture** [33]), nous nous attendions à ce que le modèle soit peu performant. Nous avons paramétré le paysage d'optimalité avec des indices simples représentant les avantages et les coûts de l'utilisation et de la défense de l'espace. Nous avons appliqué le modèle pour prédire la sélection de **premier ordre** (l'aire géographique des loups dans notre zone d'étude) et la sélection de **second ordre** (les territoires des meutes individuelles) [3], et avons comparé les prédictions aux observations empiriques des territoires de loups de ces dernières années (2014-2019). Nous avons également évalué la capacité du modèle à prédire les exigences spatiales d'une période antérieure (2008-2009) où les densités de meutes étaient plus faibles.

## 2. ZONE D'ETUDE

Notre zone d'étude comprenait le Montana, aux États-Unis (Figure 2), où les altitudes varient de 554 à 3938 m [34] et où les écorégions décrivent des paysages régionalement similaires (epa.gov). Des forêts denses et un climat d'influence maritime caractérisent le terrain accidenté et montagneux de l'écorégion des Rocheuses du Nord. L'écorégion des Rocheuses Canadiennes présente des terrains glaciaires de plus haute altitude. L'écorégion des plaines glaciaires du Nord-Ouest présente un terrain plat et vallonné avec des étangs et des zones humides saisonniers. L'écorégion du batholite de l'Idaho est montagneuse, granitique et en partie glaciaire. L'écorégion des Rocheuses

moyennes a des piémonts ondulés où les arbustes et les herbes font la transition vers des montagnes accidentées avec des conifères et une végétation alpine. Les graminées et les arbustes dominent l'écorégion xérique du bassin du Wyoming. Les plaines semi-arides et ondulées de l'écorégion des Grandes Plaines du Nord-Ouest sont entrecoupées de brèches et de hautes terres boisées.

Après avoir disparu au XX<sup>ème</sup> siècle, les loups ont réussi à recoloniser l'ouest du Montana grâce à l'immigration naturelle et à des réintroductions dans les années 1980 et 1990. En 2008, les densités de loups dans l'ouest du Montana étaient estimées à 4-8 loups/1000 km<sup>2</sup>, et elles ont augmenté à 11-13 loups/1000 km<sup>2</sup> dans les années 2010 (fwp.mt.gov). Les densités dans l'Est du Montana sont restées faibles, à moins de 2 loups/1000 km<sup>2</sup>. Les ressources alimentaires comprenaient le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulot (*O. hemionus*), le wapiti (*Cervus canadensis*) et l'orignal (*Alces alces*). Le cerf de Virginie était l'espèce numériquement prédominante dans les Rocheuses du Nord, tandis que le cerf mulot et le wapiti représentaient généralement des proportions plus importantes des populations d'ongulés ailleurs dans l'ouest du Montana. Le cerf mulot était l'ongulé le plus commun dans l'Est du Montana, et les orignaux étaient généralement peu communs dans tout l'état. La plupart des humains vivaient dans l'ouest du Montana, avec une population à l'échelle de l'État d'un peu plus d'un million de personnes en 2018 (census.gov).



**Figure 2.** Le paysage de l'optimalité représentait le Montana. Différentes écorégions caractérisent le Montana (carte en médaillon). Les prédictions du modèle concernant la répartition du territoire pour 2014-2019 sont indiquées sur une grille de 1 km<sup>2</sup> (ombrage gris) à côté des emplacements observés des loups au cours de cette période. (Figure pour 2008-2009 fournie dans le matériel électronique supplémentaire, p. 31.) (Version en ligne en couleur.)

### 3. METHODES

(a) Paysage d'optimalité et modèle mécaniste...

(b) Application du modèle...

### 4. RESULTATS

Les étapes d'étalonnage du modèle ont permis de tester les variations du modèle qui réduisaient ou renforçaient l'importance des coûts primaires hypothétiques de l'utilisation de l'espace

(compétition, déplacement et risque de mortalité) et les paramètres de R. Tous les C étaient importants pour une prédiction précise (matériel supplémentaire électronique, p. 15).

Le modèle a prédit avec succès la distribution des loups, c'est-à-dire l'utilisation de l'espace de **premier ordre** (Figure 2 ; matériel supplémentaire électronique, p. 24-31). Les distributions observées et prédites pour la période 2014-2019 étaient étendues dans le nord-ouest du Montana et sensiblement inégales dans le sud-ouest du Montana. Le modèle a également prédit la distribution des loups en 2008-2009 (matériel électronique supplémentaire, p. 31). **Les meutes simulées ont largement évité les zones apparemment également évitées par les loups réels.** Le modèle a parfois prédit des territoires dans le centre du Montana (documents électroniques supplémentaires, p. 25 et 26). Ces zones comprennent des chaînes de montagnes insulaires entourées de ranchs où les conflits entre l'homme et le loup peuvent être élevés, ce qui peut diminuer les chances de **persistance** des meutes. Le public a cependant signalé des observations et des prélèvements de loups dans ces zones (matériel supplémentaire électronique, p. 28-30), ce qui indique que les loups les utilisent effectivement.

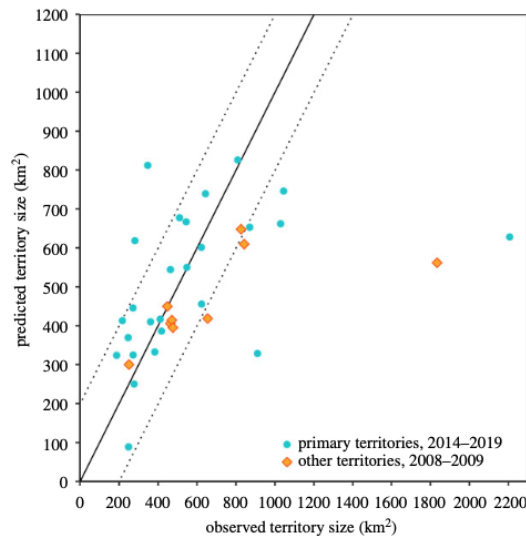
Le modèle a démontré une capacité de prédiction pour la sélection de **second ordre**, malgré une **grande variabilité des tailles de territoire réelles** (moyenne 568 km<sup>2</sup>, écart-type 420 km<sup>2</sup>, médiane 441 km<sup>2</sup>, étendue 188- 2207 km<sup>2</sup>). Les différences médianes entre les tailles de territoire prédites et observées étaient de 129 km<sup>2</sup> pour 26 meutes de 2014 à 2019 (Figure 3 ; moyenne = 212 km<sup>2</sup>, ou 158 km<sup>2</sup> en omettant un grand territoire aberrant observé). Plus précisément, 42,3% des tailles de territoire prédites se situaient à moins de 100 km<sup>2</sup> de la taille observée, 73,1% à moins de 200 km<sup>2</sup> et 80,8% à moins de 300 km<sup>2</sup>.

De plus, pour cinq des sept territoires observés dont les prédictions différaient de plus de 200 km<sup>2</sup>, l'utilisation concentrée de l'espace a été prédite et observée (sur la base de la densité des repères GPS) comme étant plus petite que les limites complètes du territoire estimées empiriquement (Figure 2), un résultat de l'incertitude empirique mesurée par l'estimation de la densité du noyau. Les deux autres loups de ce sous-ensemble étaient des femelles reproductrices probables, qui ont tendance à utiliser moins d'espace que le reste de la meute lorsqu'elles élèvent des petits ; sans surprise, leur utilisation de l'espace prédite était supérieure à celle observée.

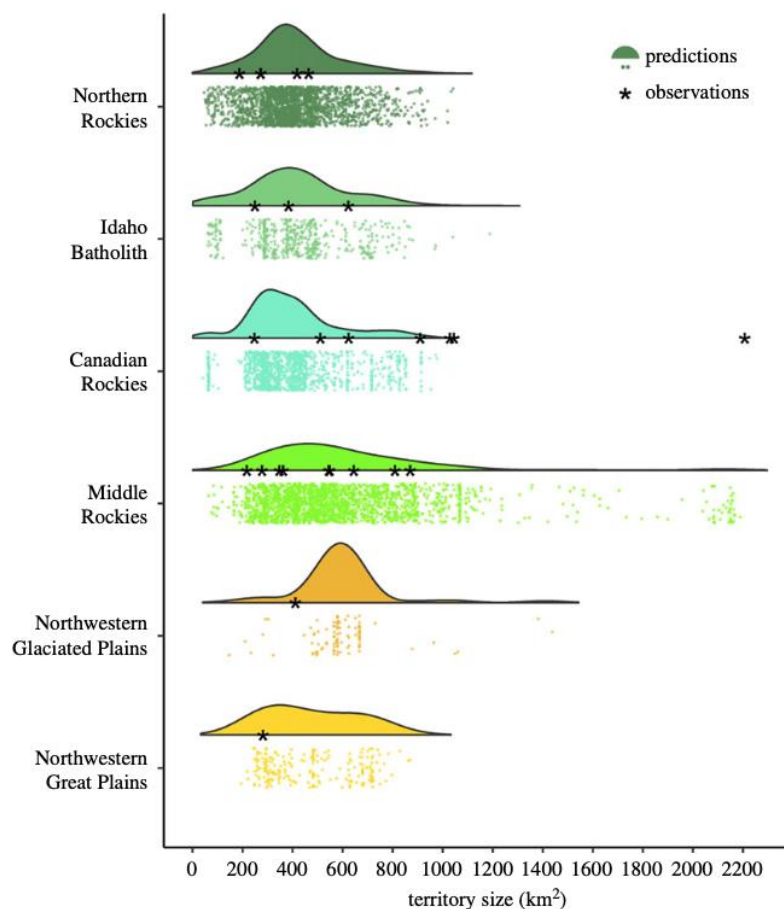
Malgré les tailles de territoires réels très variables observées en 2008-2009 (moyenne 696 km<sup>2</sup>, écart type 467 km<sup>2</sup>, médiane 477 km<sup>2</sup>, fourchette 251-1835 km<sup>2</sup>), la différence médiane entre les tailles de territoires prédites et observées était de 82 km<sup>2</sup> (Figure 3). (La différence moyenne était de 240 km<sup>2</sup>, ou 112 km<sup>2</sup> en omettant un grand territoire aberrant observé). Sur les neuf territoires, 55,6% étaient dans la limite de 100 km<sup>2</sup> des tailles observées, 66,7% étaient dans la limite de 200 km<sup>2</sup>, et seul le territoire aberrant différait de plus de 300 km<sup>2</sup>.

Le modèle a prédit les modèles d'utilisation de l'espace observés empiriquement. Comme cela a été démontré pour les densités de 2014-2019, le modèle a prédit la variation spatiale par écorégion (Figure 4) et pour les réponses à l'abondance de nourriture, à la densité des concurrents et à la densité humaine (Figure 5). La taille du territoire diminue avec l'augmentation de l'abondance de la nourriture et du nombre de meutes voisines, période au cours de laquelle le chevauchement des territoires est censé augmenter. La taille du territoire devait augmenter puis diminuer de façon curviligne avec l'augmentation du risque de mortalité due à l'homme (Figure 5). **Le modèle prévoyait que les territoires saisonniers seraient plus petits et se chevaucheraient moins en été**

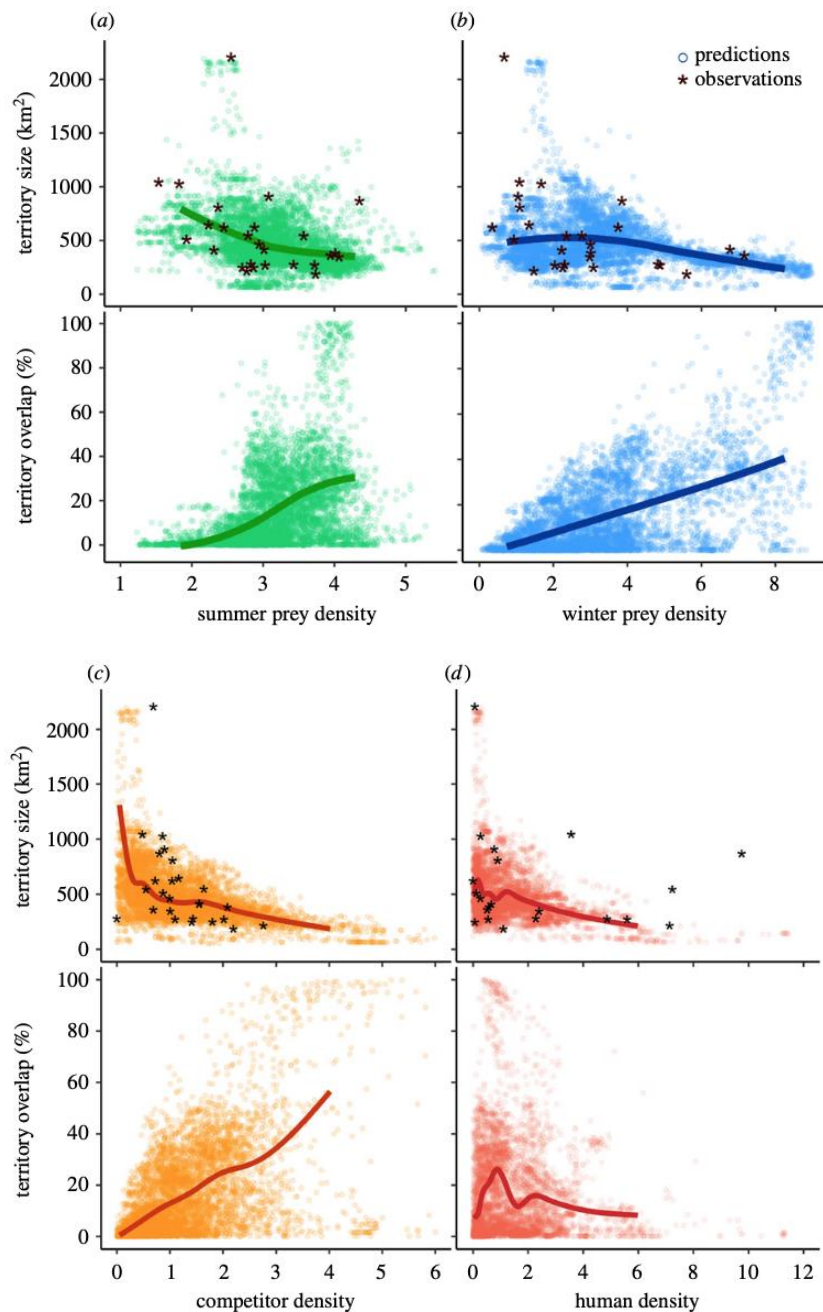
qu'en hiver (Figure 6). Les prédictions pour 2008-2009 correspondaient également aux modèles d'utilisation de l'espace observés empiriquement (matériel supplémentaire électronique, p. 31-34).



**Figure 3.** Tailles de territoire prédites et observées. Les prédictions étaient similaires aux observations des meutes munies de colliers GPS ( $n = 26$  en 2014-2019 ;  $n = 9$  en 2008-2009). La ligne pleine délimite la précision parfaite et les lignes en pointillés délimitent les prédictions à moins de 200 km<sup>2</sup> des tailles de territoire observées.



**Figure 4.** On a prédit que les exigences spatiales variaient en fonction de l'écorégion, comme cela a été observé empiriquement pour les loups munis de colliers GPS entre 2014 et 2019. Les diagrammes de nuages de pluie affichent des diagrammes en demi-violon (densité de probabilité du noyau des tailles de territoires prédites) avec un diagramme à points gommés en dessous (points prédits bruts contribuant au diagramme en violon). (La figure pour 2008-2009 est fournie dans le matériel électronique supplémentaire, p. 32)



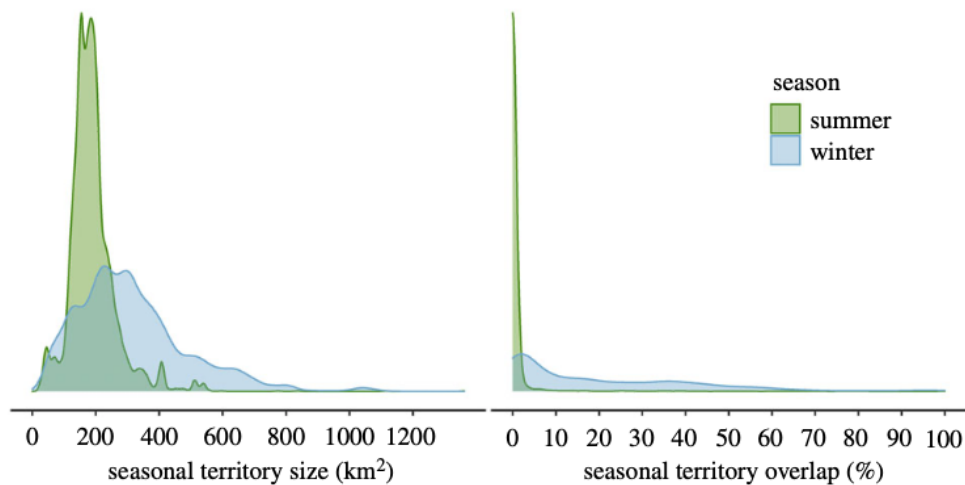
**Figure 5.** Besoins spatiaux prédits pour 2014-2019 alignés sur les observations empiriques en relation avec les densités saisonnières d'ongulés (**a**, **b** ; ongulés/km<sup>2</sup>), de concurrents (**c** ; nombre de voisins/100 km<sup>2</sup> dans la zone du territoire), et les densités humaines (**d** ; humains/mi<sup>2</sup> ; trois observations aberrantes avaient des densités de 26, 30 et 72). Les lignes représentent les moyennes conditionnelles lissées pour les prédictions. (La figure pour 2008-2009 est fournie dans le matériel supplémentaire électronique, p. 33). Les observations du pourcentage de chevauchement n'étaient pas disponibles car cela nécessiterait de déployer simultanément des colliers dans chaque meute du Montana)

## 5. DISCUSSION

Nous démontrons comment un **paysage d'optimalité** et un modèle **mécaniste** centré sur la théorie de la recherche optimale de nourriture peuvent faire progresser la compréhension scientifique des mécanismes qui régissent le comportement spatial. Notre approche apporte la preuve que l'utilisation économique de l'espace est un pont mécaniste pour la distribution et la densité des animaux dans le paysage. **Les territoires des loups étaient économiques en ce qui concerne les avantages de la nourriture et les coûts de la défense et de l'utilisation de l'espace, ce qui est conforme à l'hypothèse de la défense alimentaire [26] et au fait que les loups sont régulés**



par des facteurs intrinsèques [27] et extrinsèques [28]. Des règles simples de sélection économique des parcelles à inclure dans les territoires ont permis d'obtenir des prédictions de premier et de second ordre sur l'utilisation de l'espace [3] qui reflètent la réalité, y compris la distribution des animaux (Figure 2), leurs besoins spatiaux (Figure 3), et la façon dont ceux-ci sont influencés par la densité des proies, la densité des concurrents, le risque de mortalité causé par l'homme et la saisonnalité (Figures 4-6). L'application de ces connaissances permet de prédire le comportement dans un large éventail de conditions écologiques et sociales (matériel supplémentaire électronique, p. 35-38).



**Figure 6.** Les diagrammes de densité montrent que les zones défendues de façon saisonnière étaient censées être plus petites et se chevaucher moins en été qu'en hiver. (Figure pour 2008-2009 fournie dans le matériel électronique supplémentaire, p. 34)

Notre approche des modèles mécanistes d'utilisation de l'espace se concentre sur des règles comportementales simples pour simuler l'utilisation de l'espace de **premier** et de **second** ordre [3] dans le but de comprendre comment et pourquoi les animaux sélectionnent des territoires [17,18]. Contrairement à l'MHRA qui se concentre sur les mouvements d'animaux de deuxième et troisième ordre et sur les équations différentielles partielles [6], **notre approche se fonde sur la théorie de la recherche optimale de nourriture** [8] et intègre simultanément la concurrence dynamique entre les détenteurs de territoires pour rendre compte de la façon dont les concurrents influencent l'économie de la défense de l'espace [6,18]. Sur cette base, nous avons incorporé un paysage d'optimalité pour produire des prédictions spatialement explicites de l'utilisation de l'espace. Il est important de noter que nous n'avons pas seulement trouvé quelle formulation de modèle correspondait le mieux aux données, mais que nous avons également évalué dans quelle mesure les propriétés émergentes du meilleur modèle correspondaient à la réalité empirique, pour une population entière sur une zone de plus de 380 000 km<sup>2</sup>.

Notre modèle d'utilisation de l'espace par les animaux a permis de prédire la distribution de la population et la taille des territoires des meutes individuelles, en l'absence de données détaillées sur les mouvements et la disponibilité des ressources. Il y est parvenu pour l'utilisation récente (2014-2019) de l'espace par de vrais loups (dont les données d'entraînement ont été utilisées lors de l'étalonnage du modèle), ainsi que pour une période antérieure de récupération des loups, à plus faible densité (représentant de nouvelles données omises lors de l'étalonnage du modèle ; Figure 3). La précision des prédictions par meute a varié, mais les prédictions se sont fortement améliorées par rapport aux estimations qui pouvaient être dérivées des tailles de territoire observées de la

population, qui, ces dernières années, étaient en moyenne de 568 km<sup>2</sup> et s'étendaient sur plus de 2000 km<sup>2</sup> (188-2207 km<sup>2</sup> ; s.d. = 420 km<sup>2</sup>).

Notre approche a été conçue pour permettre de tester des hypothèses sur l'utilisation de l'espace par les carnivores. Ce travail apporte la preuve que les territoires des carnivores sont **économiques** en ce qui concerne les avantages et les coûts de l'utilisation de l'espace. Dans ce système, l'utilisation de l'espace semble être particulièrement influencée par les proies et la compétition (Figure 5 ; matériel supplémentaire électronique, p. 36-37), ce qui est conforme à l'hypothèse de la **défense alimentaire** [26] et à l'attente selon laquelle des facteurs extrinsèques et intrinsèques régulent le comportement spatial des carnivores et les densités qui en résultent. Les chercheurs ont précédemment émis l'hypothèse que les populations de carnivores sont principalement dirigées par des facteurs extrinsèques (proies) [28] ou intrinsèques (compétition) [27]. L'hypothèse extrinsèque aurait été soutenue si la calibration du modèle avait identifié une importance minimale ou nulle de la compétition, alors que l'hypothèse intrinsèque aurait été soutenue si les prédictions n'avaient pas correspondu à la réalité (les proies constituant le principal avantage pour défendre l'espace dans le paysage). Logiquement, l'abondance des ressources alimentaires réduit les exigences spatiales lorsque les animaux sélectionnent des territoires pour répondre économiquement aux besoins en ressources ; cependant, ces zones de grande valeur attirent les concurrents. L'escalade de la concurrence impose des coûts supplémentaires pour la défense du territoire, ce qui entraîne généralement une **compression** des territoires lorsque leurs périphéries deviennent non rentables. Le chevauchement entre les territoires augmente simultanément lorsque le maintien de l'accès à des zones relativement riches en nourriture reste économique malgré les coûts de défense de ces sites. L'utilisation économique de l'espace, qui se traduit par des territoires nombreux et fortement comprimés, favorisera la poursuite de la lutte pour l'espace et les **fluctuations** des limites du territoire, car les animaux interagissent pour défendre leur nourriture et répondre à leurs concurrents. Ces dynamiques complexes sont probablement à l'origine de la dérive spatiale des territoires dans le temps, comme cela a été observé chez les loups [36] et d'autres espèces [37]. La distribution globale des territoires peut cependant sembler relativement stable même si les limites des territoires se déplacent à l'intérieur (matériel supplémentaire électronique, p. 38). Pour la conservation, cela signifie que la distribution d'une population est susceptible d'être fortement découplée de sa taille, de son taux de croissance et de sa viabilité à long terme, et d'en être un mauvais indicateur.

Parce que ce travail apporte la preuve que la **défense alimentaire** détermine l'utilisation de l'espace dans notre système d'étude, il offre des preuves contre la défense du partenaire ou de la progéniture en tant qu'unique moteur principal de la territorialité, comme le proposent les hypothèses de défense du partenaire [32] et de la progéniture [33]. Comme nous avons explicitement modélisé la défense des ressources alimentaires, la capacité de prédiction de notre modèle aurait été faible si la défense du partenaire ou de la progéniture était le principal avantage de la territorialité. L'inclusion des compagnons ou de la progéniture dans le paysage d'optimalité pourrait renforcer la capacité prédictive, et notre approche fournit une base pour des tests futurs. Par ailleurs, l'hypothèse de la **défense des partenaires** devrait prédire un moindre chevauchement des territoires en hiver pour protéger les opportunités d'accouplement [32], alors que le modèle prédit que le chevauchement devrait être plus important en hiver (Figure 6), comme cela a été rapporté empiriquement [38]. De plus, alors qu'une prédiction clé de l'hypothèse de défense de la progéniture était que la nourriture ne devait pas affecter la taille du territoire [33], nous montrons que la nourriture influence la taille

du territoire et que notre paysage d'optimalité tenant compte des ressources alimentaires prédit le comportement spatial des loups (Figures 2-5).

Les besoins spatiaux et les densités animales qui en résultent sont très variables car les conditions locales sont rarement stables dans l'espace et dans le temps (Figures 4-6 ; matériel électronique supplémentaire, p. 36-38) ; cependant, ce que les besoins spatiaux révèlent peut-être contre-intuitif. Nous pouvons supposer que les grands territoires indiquent un plus grand succès dans la défense de l'espace, mais les petits territoires ont tendance à révéler les zones les plus désirables d'un paysage lorsque les animaux défendent économiquement l'espace pour satisfaire les besoins en ressources. Par exemple, le nord-ouest du Montana est densément peuplé de cerfs de Virginie qui utilisent de petits domaines vitaux et migrent souvent sur de courtes distances entre l'hiver et l'été. Cette base de ressources **stable** permet aux territoires des loups d'être toujours relativement petits (Figure 5 ; matériel électronique supplémentaire, p. 37). Notamment, les loups ont recolonisé naturellement ces mêmes zones pour la première fois dans les années 1980. **En revanche, les ressources dispersées et fluctuantes sont à l'origine de territoires relativement grands, comme ceux observés ailleurs dans le Montana où prédominent les wapitis et les cerfs muets migrateurs.** Les grands territoires révèlent que des **compromis** économiques sont obtenus malgré des coûts plus élevés pour maintenir et utiliser plus d'espace. **Une mosaïque de territoires très dispersés et de faible densité produite par de grands territoires peut avoir des coûts de défense plus faible étant donné le nombre réduit de concurrents voisins.** De telles conditions se sont manifestement produites dans le sud-ouest du Montana et le long de la ligne de partage des eaux, où certains des plus grands territoires (Figure 4) se trouvaient dans des mosaïques de territoires dispersés et distribués de façon inégale (Figure 2).

Les comportements territoriaux entraînent des coûts liés au risque de mortalité (par exemple, en raison de l'augmentation des déplacements et de la signalisation défensive) qui influencent le paysage d'optimalité et les compromis dans l'utilisation de l'espace (Figure 5). Nous avons supposé que les données relatives aux densités humaines représentaient correctement la façon dont les coûts du risque de mortalité causé par l'homme affectent les **valeurs économiques** de l'espace, et d'autres données représentant ces coûts peuvent être informatives. Cependant, la réduction des coûts du risque de mortalité dans le **paysage d'optimalité** a conduit les animaux simulés à s'installer dans les fonds de vallée densément peuplés par les humains et évités par les loups réels. Ces zones étaient probablement économiques pour les loups avant leur exploitation par les humains. Le chevauchement important de l'aire de répartition des loups et des humains dans d'autres pays (par exemple en Italie, où les loups pénètrent dans les établissements humains pour se nourrir la nuit) [30] montre comment les carnivores s'adaptent aux coûts variables du risque de mortalité. Nous pensons que ce coût est réduit dans les zones où le risque de mortalité d'origine humaine est plus faible (par exemple, les parcs nationaux). Cependant, la réduction du risque de mortalité ne suffit pas à rendre les zones économiquement intéressantes pour la défense des territoires.

L'utilisation économique de l'espace peut affecter des dynamiques importantes comme la dispersion et peut donc avoir contribué à l'évolution de la vie en groupe et du comportement coopératif [39]. **Les mosaïques de territoires très serrés et hautement compétitifs peuvent rendre la dispersion moins économique, voire mortelle, en augmentant les risques de rencontres intraspécifiques et d'échec à trouver un espace vacant. En revanche, les mosaïques de territoires clairsemés peuvent permettre aux disperseurs de capitaliser sur les couloirs de déplacement fournis par les espaces interstitiels non défendus.** Les territoires plus vastes peuvent également présenter

moins de risques d'intrusion lorsque les occupants patrouillent ailleurs. Par conséquent, pour les espèces territoriales, les zones moins désirables d'un point de vue économique pourraient contribuer à un plus grand nombre de disperseurs au sein d'une population ou d'émigrants vers les populations voisines. Les mosaïques de territoires hautement compétitifs pourraient voir une dispersion plus tardive, un succès de dispersion réduit, ou plus de mortalité intraspécifique et de rotation dans la propriété du territoire. Ces possibilités constituent des domaines de recherche futurs. La dispersion retardée en réponse à la compétition pour l'espace a été supposée être à la base de l'évolution de la vie en groupe [39], ce qui pourrait bien avoir été le cas pour des animaux comme les loups. Cette évolution a pu se poursuivre par le biais d'une boucle de rétroaction, de sorte que la dispersion retardée a apporté des avantages supplémentaires en matière de défense coopérative de l'espace et d'élevage des jeunes.

L'utilisation économique de l'espace a de vastes implications pour le grand écosystème. La même dynamique spatiale qui affecte la dispersion peut affecter la propagation des agents pathogènes au sein d'une population et leur propagation à d'autres espèces. Les proies et les prédateurs sont également susceptibles de structurer leur propre utilisation de l'espace en réponse à celle d'un prédateur intermédiaire. Par exemple, les populations de proies peuvent se réfugier là où les limites des territoires se rencontrent, comme cela a été supposé et observé pour les cerfs vivant parmi les territoires des loups [40,41]. Les zones où les mosaïques de territoires sont denses présentent des densités accrues de prédateurs et de zones de refuge pour les proies à proximité des propriétaires de territoires. Cependant, des frontières étendues formées par de nombreux petits territoires pourraient créer des zones refuge abondantes que les proies pourraient exploiter.

Comme tous les modèles, le nôtre comporte diverses hypothèses et fournit des pistes de travail pour l'avenir. Nous avons supposé que les besoins en ressources ne variaient pas en fonction de la taille de la meute, en nous basant sur l'hypothèse que les meutes de loups découpent des territoires pour accommoder les grandes meutes [29] ; cette hypothèse pourrait être modifiée lors de futures itérations du modèle. Nous avons supposé que la sélection naturelle avait amené les loups à percevoir instinctivement les coûts et les avantages relatifs de la sélection de différentes zones pour un territoire dans le voisinage général. Cette hypothèse pourrait également être assouplie, mais devrait être raisonnable pour les espèces très mobiles qui semblent explorer des zones avant de s'installer dans des territoires [29]. D'autres coûts ou avantages pourraient être pris en compte dans les itérations futures du modèle (par exemple, les zones de tanières ou de sites de rendez-vous, ou les bases de proies alternatives). Cela augmenterait le nombre d'itérations d'étalonnage requises (matériel supplémentaire électronique, p. 14) et des entrées de données presque identiques en termes de magnitude et d'étendue spatiale remettraient en question le discernement de l'importance des valeurs globales des parcelles. L'application de notre modèle pour prédire l'utilisation de l'espace pour des années spécifiques de récupération des loups reposait sur un moyen d'approximer le degré de compétition rencontré (matériel supplémentaire électronique, p. 6), car la compétition influence fortement l'utilisation de l'espace [18]. Nous avons approximé la compétition en estimant la densité des meutes à partir de l'effort de surveillance ; des alternatives pourraient inclure la modification du modèle pour simuler la sélection près des centroïdes de territoires estimés des meutes observées, ou le développement de modèles empiriques de densités de meutes approximatives.

## 6. CONCLUSION

La compréhension scientifique des mécanismes qui régissent le comportement spatial peut être améliorée en utilisant un paysage d'optimalité et un modèle mécaniste centré sur la théorie de la recherche optimale de nourriture. Notre approche peut être appliquée à des systèmes pour lesquels il est impossible ou peu pratique de collecter des données de suivi approfondi. Les connaissances acquises grâce à notre approche peuvent améliorer les efforts de conservation et prédire les effets des actions de conservation.

Les bases fournies par cette recherche peuvent être appliquées à n'importe quelle espèce. L'approche peut être facilement adaptée à différents contextes en modifiant les règles du modèle ou les entrées de données. Des sous-modèles, par exemple pour les ressources alimentaires, la dispersion et la taille des groupes, peuvent accroître la précision des prédictions et fournir des moyens supplémentaires pour la recherche. D'autres adaptations peuvent également permettre de prédire les mouvements de troisième ordre au sein d'un territoire et de les intégrer à d'autres approches mécanistes telles que l'MHRA (L'analyse mécaniste du domaine vital). L'approche ne se limite pas aux espèces territoriales ; des modifications mineures des coûts de la compétition permettraient d'étendre le modèle aux domaines vitaux en général, ce qui élargirait encore les possibilités d'étudier et de comprendre le comportement spatial des animaux.