

L'efficacité de l'exploitation des ressources fait s'effondrer le domaine vital d'un grand prédateur

ARTICLE Ecology. 2022;103:e3642.
<https://doi.org/10.1002/ecy.3642>

ECOLOGY
ECOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA

Resource exploitation efficiency collapses the home range of an apex predator

Melanie Dickie^{1,2} | Robert Serrouya¹ | Tal Avgar³ | Philip McLoughlin⁴ |
R. Scott McNay⁵ | Craig DeMars¹ | Stan Boutin⁶ | Adam T. Ford²

Résumé

L'optimisation de l'acquisition et de la dépense d'énergie est un compromis fondamental pour les consommateurs, qui se reflète de manière frappante dans la façon dont les organismes mobiles utilisent l'espace. Plusieurs études ont établi que la taille du domaine vital diminue lorsque la densité des ressources augmente, mais l'équilibre des coûts et des avantages associés à l'exploitation d'une densité de ressources donnée n'est pas clair. Nous évaluons comment la capacité des consommateurs à exploiter leurs ressources par les déplacements (appelée « exploitation des ressources ») interagit avec la densité des ressources pour influencer la taille du domaine vital. Nous opposons ensuite deux hypothèses pour évaluer comment l'exploitation des ressources influence la taille du domaine vital sur un vaste gradient de productivité et de densité de caractéristiques linéaires créées par l'homme (routes et lignes sismiques) qui sont connues pour faciliter les déplacements des animaux. Selon l'hypothèse de la facilitation de la diffusion, les caractéristiques linéaires sont censées conduire à une utilisation plus diffuse de l'espace et à des domaines vitaux plus grands. Selon l'hypothèse de l'efficacité de l'exploitation, les caractéristiques linéaires sont censées augmenter l'efficacité de la recherche de nourriture, ce qui se traduit par une réduction de l'espace nécessaire pour répondre aux besoins énergétiques et donc par des domaines vitaux plus petits. En utilisant les données de télémétrie GPS de 142 loups (*Canis lupus*) répartis sur plus de 500 000 km², nous avons constaté que la taille du domaine vital des loups était influencée par l'interaction entre la densité des ressources et l'efficacité de l'exploitation. La taille du domaine vital diminue lorsque la densité des caractéristiques linéaires augmente, ce qui soutient l'hypothèse de l'efficacité de l'exploitation. Cependant, l'effet des caractéristiques linéaires sur la taille du domaine vital diminue dans les zones plus productives, ce qui suggère que l'efficacité de l'exploitation est plus importante lorsque la densité des ressources est faible. Ces résultats suggèrent que les domaines vitaux seront plus petits là où la densité des caractéristiques linéaires et la productivité primaire sont plus élevées, augmentant ainsi la densité régionale des loups.

INTRODUCTION

Maximiser l'acquisition d'énergie tout en minimisant la dépense énergétique est un compromis fondamental auquel tous les organismes sont confrontés (Charnov, 1976). Pour les organismes mobiles, la théorie de la recherche de nourriture s'articule autour des décisions comportementales prises par les animaux pour optimiser ce compromis énergétique, notamment l'effort consacré à la recherche et à l'exploitation des ressources, l'exposition au risque de prédation et les préférences alimentaires (Brown, 1999 ; Pyke et al., 1977). Ces décisions comportementales peuvent se traduire par des schémas de distribution et

d'abondance des consommateurs et des ressources (Fretwell et Lucas, 1969). Par conséquent, la manière dont les animaux utilisent l'espace offre un paradigme riche en informations grâce auquel nous pouvons comprendre les aspects qui limitent l'abondance des organismes.

Un processus clé qui lie les déplacements individuels à l'abondance et à la distribution des espèces est la formation et le maintien des domaines vitaux, c'est-à-dire l'espace utilisé pour répondre aux exigences de l'histoire de vie (Burt, 1943). La taille du domaine vital lie l'utilisation de l'espace à la densité régionale par le biais de « l'emballage » des domaines vitaux (Wang et Grimm, 2007). Tout comme les **compromis** auxquels les consommateurs sont confrontés lorsqu'ils cherchent de la nourriture, la taille d'un domaine vital reflète un **compromis** entre les coûts et les avantages associés à l'acquisition de ressources, telles que la nourriture et les partenaires, sur une période donnée (McNab, 1963). **Pour les espèces qui défendent une partie du domaine vital, c'est-à-dire le territoire, le bénéfice de l'utilisation exclusive des ressources est équilibré par les coûts des comportements défensifs et des interactions agressives** (Brown, 1964 ; Cubaynes et al., 2014). Ainsi, les animaux territoriaux sont censés défendre un domaine vital suffisamment grand pour répondre à leurs besoins, mais pas plus (Calsbeek et Sinervo, 2002). Pour les espèces territoriales et non territoriales, un des principaux déterminants extrinsèques de la taille du domaine vital est la disponibilité des ressources alimentaires, la taille du domaine vital diminuant dans les environnements plus productifs (Kodric-Brown et Brown, 1978 ; Snider et al., 2021).

Alors que la **disponibilité** des ressources est souvent considérée comme synonyme de densité des ressources, la disponibilité est également liée à la capacité du consommateur à exploiter ces ressources par le biais de déplacements (appelés ici « **exploitation des ressources** » ; Pyke et al., 1977). Les processus de rassasiement peuvent également dissocier les changements de densité des ressources des changements de taux de consommation, ce qui complique encore la manière dont la densité des ressources et l'exploitation influencent les domaines vitaux. **Lorsque la densité des ressources est faible, l'exploitation des ressources devient probablement de plus en plus importante pour déterminer les taux de rencontre et de consommation, alors que lorsque la densité des ressources est élevée, le temps de manipulation peut imposer une influence de plus en plus grande sur les taux de consommation** (Holling, 1959*a*). Malgré la **relation inverse** bien connue entre la densité des ressources et la taille du domaine vital, la façon dont la densité des ressources et l'exploitation interagissent pour influencer la formation et le maintien du domaine vital n'est pas claire.

L'exploitation des ressources est influencée par les coûts de déplacement, imposés par **l'hétérogénéité de l'habitat** et la **perméabilité du paysage** (Johnson et al., 1992). Bien que l'on sache que **l'hétérogénéité de l'habitat** peut avoir un impact considérable sur les déplacements (Tucker et al., 2018), le lien entre les coûts de déplacement et la formation et le maintien des domaines vitaux n'est pas clair. **Deux hypothèses** aux prédictions opposées peuvent être invoquées pour prédire comment les consommateurs répondront à la variation des coûts de déplacement. Selon la théorie de la valeur marginale, les consommateurs vivant dans des paysages où les coûts de déplacement sont faibles peuvent réduire le temps de présence dans les parcelles (Cowie, 1977 ; Ford, 1983), ce qui entraîne l'exploitation de parcelles supplémentaires. Par conséquent, les déplacements entre un plus grand nombre de parcelles conduisent à des déplacements diffusifs (Turchin, 1991) et à la formation de grands domaines vitaux (Broadley et al., 2019), ce qui est appelé ici **l'hypothèse de la facilitation**

de la diffusion (Figure 1). Cependant, suivant la **théorie énergétique**, les consommateurs dans les paysages à faible coût de déplacement peuvent au contraire dépenser moins d'énergie pour se déplacer, et sont donc capables de maintenir un bilan énergétique positif tout en exploitant une densité de ressources plus faible (Mitchell et Powell, 2004). Une plus petite surface est donc nécessaire pour maintenir les demandes énergétiques, ce qui conduit à la formation de petits domaines vitaux (Mitchell et Powell, 2004 ; Pyke et al., 1977), appelée ici **l'hypothèse de l'efficacité de l'exploitation** (Figure 1). Les résultats contrastés de la façon dont les coûts de déplacement affectent la taille du domaine vital suggèrent qu'une compréhension plus mécaniste de l'exploitation des ressources est nécessaire, notamment en raison des conséquences importantes pour la compréhension des interactions trophiques dans les paysages en mutation (Lewis et Murray, 1993 ; Morales et al., 2010).

L'altération anthropique de l'habitat a modifié la perméabilité du paysage, ce qui a des répercussions sur les déplacements de nombreux taxons à travers le monde (Tucker et al., 2018). Dans la forêt boréale d'Amérique du Nord, l'une des formes les plus prédominantes d'altération de l'habitat, en particulier dans l'ouest du Canada, sont les caractéristiques linéaires telles que les routes, les lignes sismiques ou les pipelines. Les caractéristiques linéaires facilitent le déplacement des prédateurs comme les loups (*Canis lupus* ; Dickie et al., 2020, 2017), ce qui, selon l'hypothèse, augmente leur taux de rencontre avec les proies, et donc leur taux de prédation (McKenzie et al., 2012). L'augmentation du taux de prédation des loups a des conséquences importantes pour le caribou des bois (*Rangifer tarandus*), qui est en déclin dans une grande partie de son aire de répartition en raison de l'augmentation de la prédation (Serrouya et al., 2021 ; Wittmer et al., 2005). Bien qu'il soit de plus en plus reconnu que les caractéristiques linéaires sont importantes pour faciliter les déplacements des loups (Dickie et al., 2017), la manière dont ce processus s'étend à de larges schémas d'utilisation de l'habitat n'est pas claire. Selon **l'hypothèse de la facilitation de la diffusion**, l'efficacité accrue des déplacements grâce aux caractéristiques linéaires conduirait à la diffusion et à de grands domaines vitaux. À l'inverse, selon **l'hypothèse de la facilitation de l'exploitation**, l'augmentation de l'efficacité des déplacements à partir des caractéristiques linéaires augmenterait l'efficacité de la recherche de nourriture et conduirait à de petits domaines vitaux. **Si les caractéristiques linéaires augmentent la capacité des loups à exploiter une densité donnée de ressources, il peut y avoir une déconnexion entre la densité des ressources et la densité « effective » des ressources** (c'est-à-dire la densité des ressources qu'un consommateur est capable d'exploiter avec succès dans un temps et un espace donné).

Dans cette étude, nous explorons comment la densité des ressources et l'exploitation se combinent pour affecter la taille du domaine vital des loups. Tout d'abord, nous évaluons si la superficie du domaine vital (c'est-à-dire une mesure de la taille) est mieux expliquée par la productivité primaire (c'est-à-dire une mesure de la densité des ressources), la densité des caractéristiques linéaires (c'est-à-dire une mesure de la capacité du paysage à exploiter les ressources), ou l'interaction entre la productivité et la densité des caractéristiques linéaires. **Nous avons prédit que l'effet de l'exploitation des ressources sur la taille du domaine vital dépend de la densité des ressources, de sorte qu'un accès accru aux ressources devient plus important lorsque la densité des ressources est faible.** Ensuite, nous évaluons comment l'exploitation des ressources affecte la taille du domaine vital des loups (Figure 1). Si une densité élevée de caractéristiques linéaires facilite la diffusion à travers un plus grand nombre de parcelles de ressources (**hypothèse de la facilitation de la diffusion**), nous prévoyons

une relation positive entre la superficie du domaine vital et la densité de caractéristiques linéaires. Inversement, si une densité élevée d'éléments linéaires diminue l'énergie nécessaire pour maintenir un bilan énergétique positif (hypothèse de l'efficacité de l'exploitation), nous prévoyons une relation négative entre la superficie du domaine vital et la densité des éléments linéaires. Nous opposons le support de ces hypothèses en utilisant les données de 142 loups avec collier GPS, distribués sur plus de 500 000 km², à travers un large gradient de densité d'éléments linéaires et de productivité primaire.

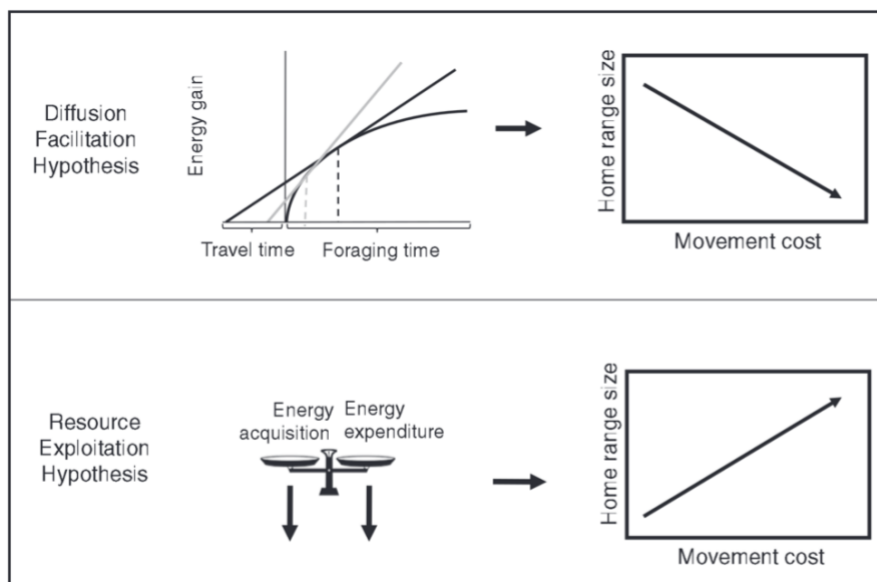


Figure 1 : Schéma conceptuel de la manière dont l'hypothèse de la facilitation de la diffusion et l'hypothèse de l'exploitation des ressources s'opposent pour influencer la taille du domaine vital. Selon **l'hypothèse de la facilitation de la diffusion**, les consommateurs répartissent leur temps entre les déplacements entre les parcelles (à gauche de l'arc plein) et l'exploitation à l'intérieur des parcelles (à droite de l'arc plein). Dans les zones où le coût de déplacement est plus faible (noir = coût plus faible, gris = coût plus élevé), le temps de déplacement entre les parcelles diminue et le moment optimal pour quitter une parcelle (lignes pointillées) est plus faible. Les consommateurs qui passent moins de temps à se déplacer entre les parcelles quittent ces dernières plus tôt, ce qui entraîne déplacements diffusifs. Par conséquent, la taille du domaine vital est négativement corrélée au coût du déplacement. Selon **l'hypothèse de l'exploitation des ressources**, les zones où les déplacements sont moins coûteux entraînent une dépense énergétique moindre et nécessitent une acquisition d'énergie moins importante pour maintenir des bilans énergétiques positifs. Dans les zones où les coûts de déplacement sont moindres, les consommateurs peuvent dépenser moins d'énergie pour survivre et sont donc en mesure de chercher de la nourriture dans des zones plus petites. Par conséquent, la taille du domaine vital est positivement corrélée au coût des déplacements.

METHODES

Zone d'étude

Nous avons utilisé les données de télémétrie GPS recueillies dans le cadre de programmes de recherche antérieurs dans quatre sous-régions du nord-ouest du Canada : le nord-est de la Colombie-Britannique (BC), le nord de l'Alberta (AB N), le nord-est de l'Alberta (AB NE) et la Saskatchewan (SK ; Figure 2). La zone d'étude s'étend sur les **écorégions** des plaines et du bouclier boréaux, ainsi que sur la taïga des plaines et du bouclier, et est représentée par une mosaïque de hautes terres et de tourbières (Annexe S1). La couverture forestière est principalement constituée de conifères (épinette noire *Picea mariana*, épinette blanche *Picea glauca*, pin gris *Pinus banksiana* et mélèze laricin *Larix laricina*), avec quelques forêts de feuillus et mixtes (peuplier faux-tremble *Populus tremuloides*, bouleau blanc *Betula papyrifera* et peuplier baumier *Populus balsamifera*). Le bouclier boréal et la taïga sont représentés par des habitats plus humides, moins productifs et des intervalles de retour du feu plus courts que ceux des

plaines boréales et de la taïga. La zone d'étude subit une altération anthropique de l'habitat via la coupe des forêts pour le bois d'œuvre et l'exploration pétrolière et gazière (Alberta Biodiversity Monitoring Institute, 2018), et la conversion des forêts à l'agriculture (Hobson et al., 2002). La densité de population dans la zone d'étude était inférieure à 1 personne/km². Les sous-régions variaient entre 0,1 et 0,8 personne/km² (Statistique Canada, 2017). Des informations supplémentaires sur l'habitat et l'utilisation humaine de la zone d'étude sont fournies à l'Annexe S1.

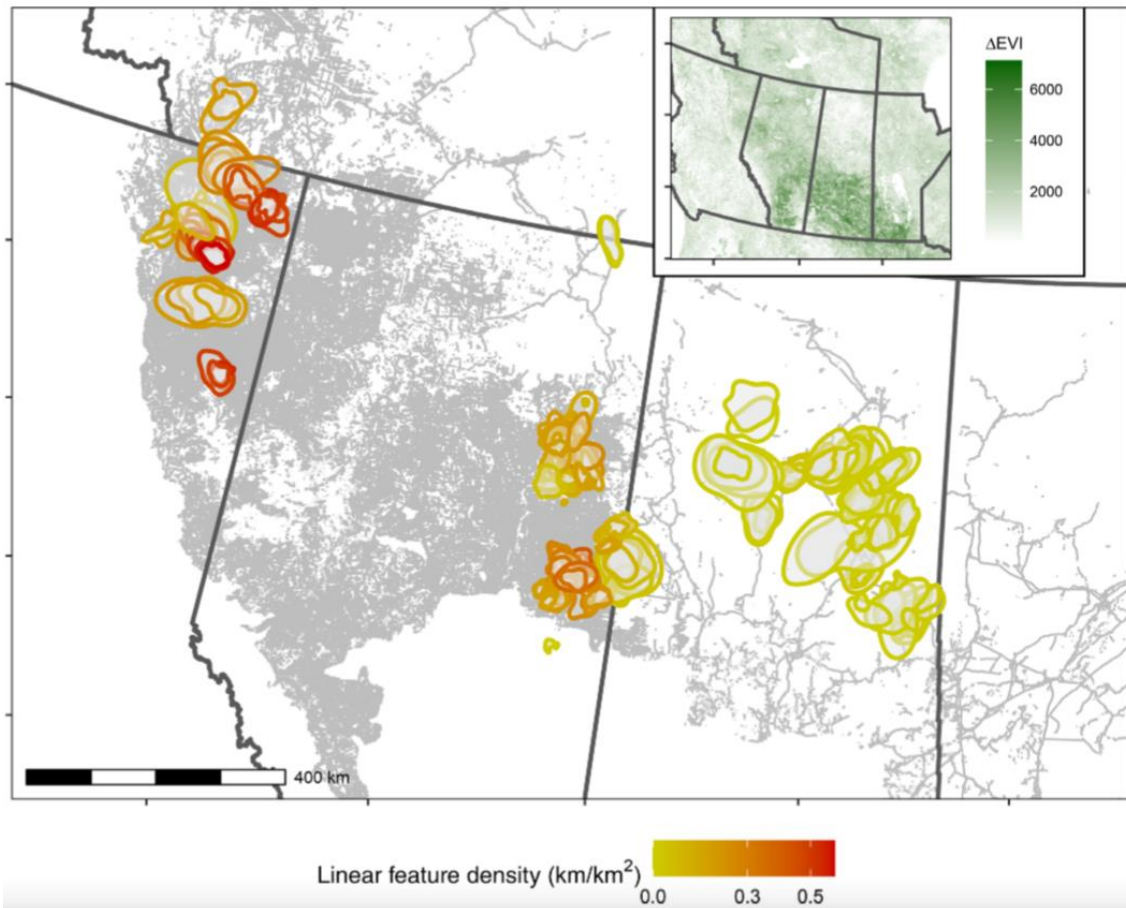


Figure 2 : Domaines vitaux saisonniers des loups, estimés à l'aide d'estimateurs de densité à noyau autocorrélé à 95%, pour une gamme de densité d'éléments linéaires (km/km²) et de productivité primaire (Δ EVI) dans le nord-ouest du Canada. Les lignes grises représentent les caractéristiques linéaires dans la forêt boréale, et les domaines vitaux des loups sont colorés pour représenter la densité des caractéristiques linéaires environnantes dans chaque domaine vital. Les données ont été recueillies auprès de 36 individus en Colombie-Britannique, 34 individus dans le nord de l'Alberta, 44 individus dans le nord-est de l'Alberta et 28 individus en Saskatchewan. La carte en médaillon représente le gradient de productivité (Δ EVI) à travers la zone d'étude, calculé comme étant la valeur médiane de l'EVI dans la saison de feuillaison 2020 moins la valeur médiane de l'EVI dans la saison de défeuillaison 2020. Les lignes noires représentent les provinces et les territoires du Canada

Quantification de la taille du domaine vital

Des données de télémétrie GPS ont été collectées entre 2011 et 2017 auprès de 36 individus de 15 meutes (BC), 34 individus de 10 meutes (AB N), 44 individus de 16 meutes (AB NE) et 28 individus de 19 meutes (SK). Tous les animaux ont été capturés et manipulés selon des protocoles de soins aux animaux approuvés. **Un à sept individus ont été suivis par meute par an, avec une médiane de deux individus.** Les colliers étaient programmés pour récupérer les positions GPS à des intervalles variables, de 5 minutes à 3 heures. Nous avons vérifié visuellement l'absence d'erreurs de localisation, et avons raréfié les données en fonction de l'intervalle le plus important entre les repérages (c'est-à-dire les localisations de 3 heures).

Comme les individus peuvent changer de domaine vital au fil des saisons, nous avons divisé les données en deux saisons, correspondant approximativement à la saison des neiges (novembre à avril) et à la saison sans neige (mai à octobre).

Nous n'avons pas été en mesure de délimiter la partie défendue et non défendue du domaine vital pour quantifier la taille du territoire. Nous avons donc choisi d'évaluer la taille du « domaine vital » des loups selon (Ciucci et al., 1997 ; Mancinelli et al., 2018 ; Mattisson et al., 2013), tout en reconnaissant qu'une partie du domaine vital est défendue. Pour quantifier la superficie du domaine vital, nous avons créé des estimateurs de densité de noyau autocorrélés à 95% (aKDE ; Fleming et al., 2015 ; Noonan et al., 2019) pour chaque individu de chaque saison à l'aide du paquet `ctmm` de R (Calabrese et al., 2016). Avant de créer les aKDE, nous avons supprimé toute combinaison de saison individuelle avec moins de 50 emplacements et évalué et supprimé visuellement les saisons individuelles avec **des incursions extraterritoriales**. Comme suggéré par Calabrese et al (2016), nous avons utilisé le maximum de vraisemblance pour ajuster des modèles de recherche de nourriture indépendants et identiquement distribués, de mouvement brownien, d'Ornstein-Uhlenbeck, d'Ornstein-Uhlenbeck intégré et d'Ornstein-Uhlenbeck, et nous avons sélectionné le modèle présentant le score le plus faible du critère d'information d'Akaike (AIC) (Akaike, 1974). Le nombre de domaines vitaux individuels saisonniers par sous-région d'étude, année et saison est présenté dans l'Annexe S1 : Tableau S1.

Attributs environnementaux

Nous avons quantifié les attributs environnementaux disponibles dans le domaine vital saisonnier de chaque individu. Pour représenter la zone dans laquelle les individus ont défini leur domaine vital, nous avons délimité le centroïde de chaque domaine vital saisonnier par le rayon moyen des domaines vitaux saisonniers (moyenne = 50 km). Nous avons calculé la densité des caractéristiques linéaires à l'intérieur de chacun de ces centroïdes tamponnés en utilisant un ensemble de données de perturbations accessibles au public (Environnement et Changement Climatique Canada, 2012). Cet ensemble de données utilise l'imagerie LANDSAT à une taille de cellule de 30 m, ce qui peut sous-estimer la densité des caractéristiques linéaires qui sont généralement plus petites que cette taille de cellule. Toutefois, ces données sont recueillies de façon uniforme dans tout le Canada boréal, ce qui permet de faire des comparaisons entre les sous-régions étudiées.

Une augmentation de la densité des orignaux (*Alces alces*) a été associée à une augmentation de la densité des loups (Fuller, 1989 ; Serrouya et al., 2021). Cependant, en l'absence d'estimations robustes de la densité des proies dans chaque sous-région d'étude, nous avons utilisé la productivité primaire comme substitut de la densité des ressources. Il a été démontré que les indicateurs de télédétection de la productivité primaire représentent la qualité de l'habitat pour les ongulés (Street et al., 2015). Nous avons utilisé l'indice de végétation amélioré (EVI) comme mesure de la productivité primaire, et supposé que cette mesure était liée à la densité des proies des loups (Bergerud et Elliot, 1986 ; Street et al., 2015). Nous avons testé notre hypothèse selon laquelle la productivité primaire est un indice approprié de la densité des proies des loups en évaluant la relation entre la densité des orignaux et la productivité primaire dans une sous-analyse (Figure 3 ; voir l'Annexe S2 pour les détails méthodologiques).

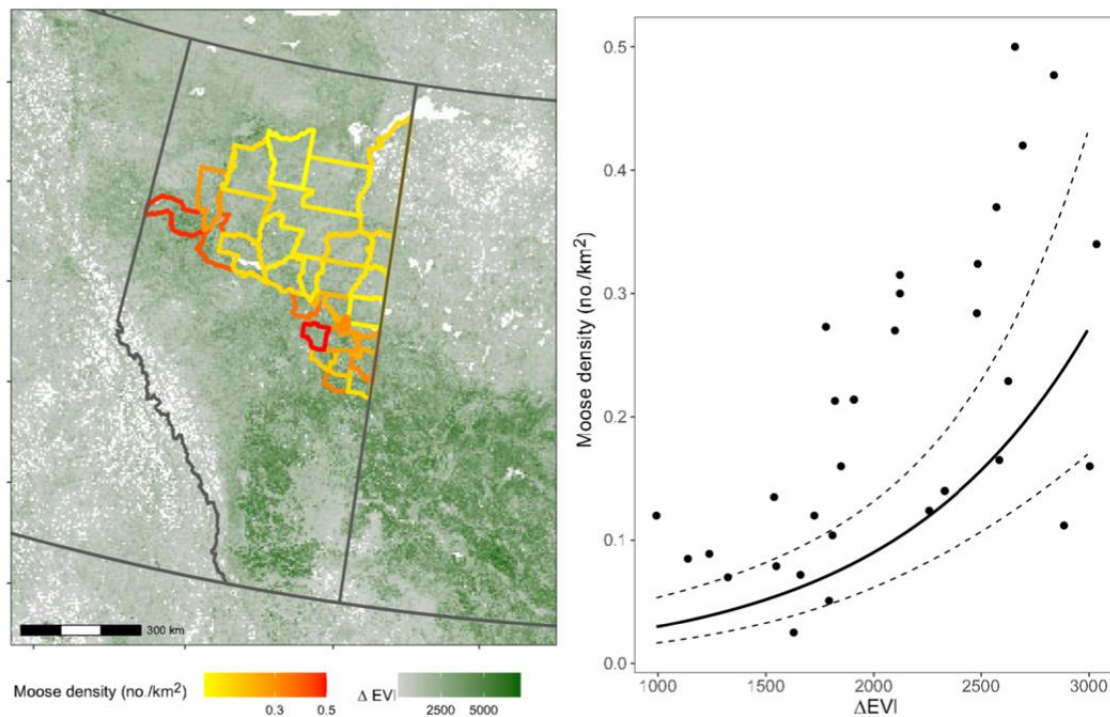


Figure 3 : **Panneau a :** Densités d'orignaux (no./km²) à travers un gradient de productivité primaire (Δ EVI) dans le nord de l'Alberta. Les limites des zones de relevé des orignaux sont colorées pour représenter les densités d'orignaux estimées dans chaque zone de relevé des orignaux à partir de relevés aériens. Le gradient de productivité (Δ EVI) à travers la zone d'étude, calculé comme étant la valeur médiane de l'EVI dans la saison de feuillaison 2020 moins la valeur médiane de l'EVI dans la saison de feuillaison 2020. Les lignes noires représentent les provinces et les territoires du Canada. **Panneau b :** Densité estimée des orignaux (nbre/km²) en fonction de la productivité primaire (Δ EVI moyen) au sein de chaque zone d'étude des orignaux dans le nord de l'Alberta. La ligne pleine représente la relation prédite entre la densité des orignaux et Δ EVI tout en incluant l'année, la méthode de relevé et la région comme effets fixes et en les fixant aux conditions de référence (année = 2014, méthode = échantillonnage à distance, région = boréale). Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95% de la relation prédite

Nous avons extrait l'EVI en utilisant le MODIS Terra Vegetation Indices 16-Day Global, avec une taille de cellule de 500 m. Pour chaque année, la valeur médiane de l'EVI de la période d'ouverture (1^{er} juillet - 1^{er} août) et de la période de fermeture (1^{er} septembre - 1^{er} octobre) a été extraite afin de mesurer la productivité au moment de la croissance maximale de la végétation et lorsque la végétation à feuilles caduques est morte, mais avant les chutes de neige, respectivement. L'EVI médian de la période sans feuilles a été soustrait de l'EVI médian de la période avec feuilles pour calculer la variation de l'EVI (Δ EVI). Pour éliminer les pixels couverts par des nuages ou des ombres, nous n'avons retenu que les pixels classés comme « VI produit, bonne qualité ». Les pixels couverts par l'eau ont été supprimés Hansen et al. (2013).

Cadre analytique

Pour vérifier si la superficie du domaine vital saisonnier des loups était déterminée par la densité des ressources, l'exploitation des ressources ou l'interaction, nous avons comparé le soutien des modèles incluant uniquement la densité des caractéristiques linéaires, Δ EVI uniquement, ou l'interaction de la densité des caractéristiques linéaires et de Δ EVI dans un cadre de comparaison de modèles utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC ; Akaike, 1974). Tout d'abord, nous avons déterminé la structure des effets aléatoires pour tenir compte de la non-indépendance entre les multiples domaines vitaux saisonniers d'un même individu et les individus d'une même meute. Nous avons inclus tous les effets fixes et avons

discriminé l'animal en tant qu'intercept aléatoire, l'animal et la meute en tant qu'intercepts aléatoires, et l'animal imbriqué dans la meute en tant qu'intercept aléatoire en utilisant le maximum de vraisemblance restreint (Zuur et al., 2009). Nous avons ensuite incorporé la structure d'interception aléatoire présentant l'AIC le plus faible dans la sélection ultérieure du modèle. Nous avons également testé **l'effet additif** de la densité des caractéristiques linéaires et de la productivité primaire pour comprendre si l'effet d'interaction était faux.

Pour tenir compte des différences non mesurées entre les quatre sous-régions d'étude, ainsi que des différences entre les années et entre la saison avec et sans neige, nous avons distingué les modèles comprenant des effets fixes et des interactions pour la région d'étude, la saison et l'année en utilisant le maximum de vraisemblance (Zuur et al., 2009). Nous avons inclus la période de suivi, définie comme le nombre de jours pendant lesquels chaque individu a été suivi, avec une échelle de 0 à 1, comme effet fixe dans tous les modèles pour tenir compte de la variation de la durée du suivi. Nous avons ensuite incorporé la structure de base du modèle à effets fixes présentant l'AIC le plus faible dans la sélection ultérieure des modèles afin de comparer le soutien des modèles incluant uniquement la densité linéaire des caractéristiques, ΔEVI uniquement, ou l'interaction entre la densité linéaire des caractéristiques et ΔEVI . Nous avons mis à l'échelle ΔEVI entre 0 et 1 pour le placer sur une échelle similaire à celle de la densité de caractéristiques linéaires, et mis à l'échelle la période de surveillance entre 0 et 1.

Enfin, pour comparer le soutien de l'hypothèse de facilitation de la diffusion et de l'hypothèse d'exploitation des ressources, nous avons évalué s'il existe une pente positive ou négative, respectivement, dans le modèle le plus soutenu ci-dessus. Nous avons tracé les données brutes et les courbes de réponse prédites de la taille du domaine vital en fonction de la densité linéaire des caractéristiques et de l'échelle ΔEVI en utilisant les modèles les plus compétitifs. Nous avons maintenu les autres variables continues constantes à la moyenne, et les effets fixes catégoriels à la catégorie de référence. Nous avons évalué la capacité prédictive du modèle final en utilisant la validation de modèle LOO (Leave One Out) (Zuur et al., 2009).

Taille de la meute et sexe

Des recherches antérieures ont montré que les loups adaptent la taille du territoire, et non celle de la meute, à la densité des ressources locales (Kittle et al., 2015 ; mais voir Messier et Crête, 1985). Cependant, il est possible qu'un domaine vital plus petit supporte une taille de meute plus faible et n'entraîne pas une réponse numérique de la taille de la population de loups à la densité de proies. De plus, les mâles et les femelles diffèrent généralement dans la taille de leur domaine vital (Kodric-Brown et Brown, 1978). Le sexe et la taille de la meute (estimée comme le nombre minimum de membres de la meute) ont été estimés lors des captures mais n'étaient pas disponibles pour tous les individus. De plus, la cohésion de la meute varie selon la saison et, par conséquent, la taille de la meute au moment de la capture ne reflète pas nécessairement la variation saisonnière de la taille de la meute (Metz et al., 2011). Pour ces deux raisons, nous avons utilisé des sous-analyses pour tester si nos interprétations étaient sensibles aux effets du sexe et de la taille de la meute (Annexe S3), mais nous n'avons pas incorporé les analyses du sexe et de la meute dans nos analyses primaires.

Premièrement, en utilisant uniquement les individus pour lesquels la taille de la meute et le sexe ont été estimés, nous avons testé si l'inclusion de ces variables diminuait le score AIC du modèle concurrent supérieur ci-dessus. Ensuite, nous avons modélisé les résidus du modèle concurrent supérieur en fonction de la taille de la meute et du sexe afin d'évaluer si l'écart entre la superficie du domaine vital prédite et observée dans notre analyse principale était influencé par ces variables. Nous n'avons trouvé aucune preuve que la taille de la meute ou le sexe améliorait l'ajustement du modèle ou influençait la relation entre les domaines vitaux saisonniers observés et prédits des loups (Annexe S3).

Accessibilité des données

Toutes les données sont disponibles sur Dryad doi : 10.5061/dryad.ns1m8pth et le code et les données utilisés pour les analyses sont disponibles sur <https://doi.org/10.5281/zenodo.5643218>.

RESULTATS

Productivité primaire (Δ EVI) comme indice de la densité des proies

La densité moyenne des orignaux a augmenté de 1,12 fois pour chaque augmentation de 100 unités de Δ EVI ($\beta = 0,001$, SE = $<0,001$, $p = < 0,001$; Figure 3, Annexe S2 : Tableau S1).

Taille du domaine vital du loup

Le modèle compétitif supérieur comprenait la densité linéaire des caractéristiques, Δ EVI et l'interaction entre la densité linéaire des caractéristiques et Δ EVI, ainsi que la période de surveillance, la saison et la sous-région d'étude comme effets fixes de base, et l'année de meute comme interception aléatoire (Annexe S4 : Tableau S1). Bien que le modèle additif de la densité linéaire des caractéristiques et de Δ EVI ait bénéficié d'un soutien similaire à celui du modèle d'interaction (Annexe S4 : Tableau S1), nous fournissons des tailles d'effet basées sur le modèle d'interaction qui teste explicitement notre hypothèse. Voir l'Annexe S4 : Tableau S2 pour les tailles d'effet et la sortie de modèle pour le modèle additif.

La superficie du domaine vital des loups saisonniers a significativement diminué lorsque la densité des éléments linéaires et Δ EVI ont augmenté (Tableau 1, Figure 4). L'effet de la densité d'éléments linéaires a diminué lorsque Δ EVI a augmenté (Figure 4). Par exemple, lorsque Δ EVI était à la valeur la plus basse observée, les domaines vitaux moyens des loups étaient 2,7 fois plus grands (neige : 21 211 km² à 7 760 km² ; sans neige : 13 354 km² à 4 885 km²) lorsque la densité des éléments linéaires augmentait de 0 à la densité moyenne des éléments linéaires (c'est-à-dire 0,18 km/km²). En comparaison, lorsque Δ EVI était à sa moyenne, le domaine vital moyen des loups était seulement 1,5 fois plus grand (neige : 4 878 km² à 3 186 km² ; sans neige : 3 071 km² à 2 006 km²) lorsque la densité linéaire augmentait de 0 à la densité linéaire moyenne. De plus, la taille du domaine vital des loups était significativement plus petite, en moyenne, pendant la saison sans neige que pendant la saison avec neige, et augmentait avec la période de suivi (Tableau 1).

La densité des caractéristiques linéaires et Δ EVI étaient corrélés à 0,44. Le R² conditionnel de Nakagawa pour le modèle était de 0,73 et le R² marginal de 0,40. Le R² ajusté de la validation du modèle LOO était de 0,35. En moyenne, les domaines vitaux saisonniers observés étaient 1,12 fois (SE = 0,07) plus grands que les domaines vitaux prédits.

Tableau 1 : Effet de la densité des caractéristiques linéaires (km/km²), de la productivité primaire (Δ EVI, échelle entre 0 et 1), de la période de surveillance (nombre de jours de surveillance, échelle entre 0 et 1), de la saison (avec ou sans neige) et de la sous-région d'étude sur la superficie du domaine vital des loups saisonniers (km²). La superficie du domaine vital a été calculée à l'aide de Kernel Density Estimators autocorrélés à 95% et transformés en logarithme. Les estimations du modèle et les intervalles de confiance à 95% sont indiqués pour les modèles à effets mixtes avec l'année de la meute incluse comme interception aléatoire. La saison des neiges et la Colombie-Britannique sont définies comme les catégories de référence. AB NE = nord-est de l'Alberta, AB N = nord de l'Alberta, SK = Saskatchewan

Coefficient	Estimate	- CI	+ CI
Intercept	9.713	8.877	10.550
Monitoring Period	0.431	0.221	0.640
Snow free	-0.463	-0.602	-0.324
AB NE	-1.114	-1.432	-0.796
SK	-1.352	-1.888	-0.817
AB N	-1.484	-1.844	-1.125
Linear feature density	-5.467	-9.403	-1.530
Δ EVI	-2.660	-3.824	-1.497
Linear feature density * Δ EVI	5.704	-0.541	11.948

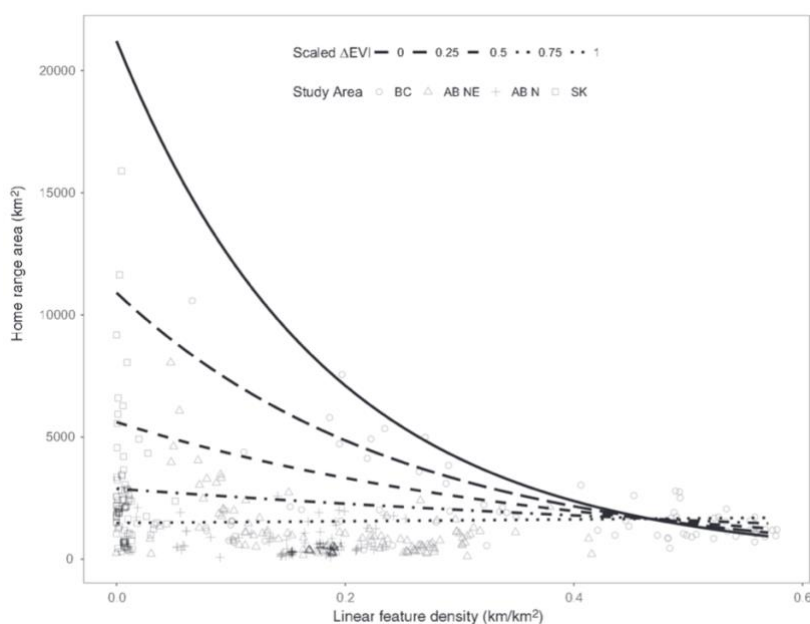


Figure 4 : Domaine vital saisonnier du loup (km²), calculé à l'aide d'estimateurs de densité autocorrélés à 95%, en fonction de la densité des éléments linéaires (km/km²) et de la productivité primaire (Δ EVI, échelle entre 0 et 1) dans chaque domaine vital. Les valeurs brutes sont présentées sous forme de points pour chaque sous-région d'étude, et la relation prédite est indiquée pour les catégories de référence (saison des neiges et BC) avec la période de surveillance fixée à la moyenne. BC = Colombie-Britannique, AB NE = nord-est de l'Alberta, AB N = nord de l'Alberta, SK = Saskatchewan

DISCUSSION

Nous avons évalué si la densité des ressources, l'exploitation des ressources ou l'interaction entre les deux, influençait la taille du domaine vital des loups, qui sont un prédateur ultime dans les forêts boréales d'Amérique du Nord. Nous avons constaté que la taille du domaine vital des loups était influencée par l'interaction entre la densité des éléments linéaires et la productivité primaire, ce qui suggère que les éléments linéaires augmentent la densité « effective » des ressources en augmentant l'énergie gagnée par unité de temps et de distance,

tout en réduisant l'énergie dépensée (Charnov, 1976 ; Pyke et al., 1977). Nous avons ensuite évalué le soutien de **deux hypothèses** concurrentes reliant l'efficacité de l'exploitation à la taille du domaine vital. **La taille du domaine vital du loup a diminué lorsque la densité des caractéristiques linéaires a augmenté, ce qui soutient l'hypothèse de l'efficacité de l'exploitation.** L'effet des caractéristiques linéaires sur la taille du domaine vital a diminué dans les zones plus productives, ce qui suggère que l'efficacité de l'exploitation est plus importante lorsque la densité des ressources est faible. Nos résultats suggèrent que l'accès facilité aux proies peut augmenter la densité de consommation régionale, ce qui est soutenu par des études qui ont trouvé que l'utilisation de l'habitat et la densité des loups augmentaient avec la productivité médiée par les perturbations (Kittle et al., 2017 ; Serrouya et al., 2021).

L'augmentation des déplacements est généralement prévue pour augmenter les taux de rencontre entre les consommateurs et les ressources, augmentant ainsi les taux de prédation (Holling, 1959*a* ; Morales et al., 2010). **Dans le cadre de l'hypothèse de diffusion, les coûts de déplacement pourraient même devenir si faibles que les prédateurs ne consomment que la partie la plus qualitative de la nourriture avant de passer à la proie suivante, ce qui entraîne un surplus de mortalité** (DelGuidice, 1998). Cependant, selon **l'hypothèse de l'efficacité de l'exploitation**, les taux de prédation peuvent au contraire rester constants, voire diminuer, si les déplacements facilités réduisent l'énergie requise pour survivre et se reproduire, comme le suggèrent nos résultats. Bien que les taux de prédation à l'intérieur de chaque domaine vital n'augmentent pas lorsque les besoins énergétiques diminuent, des taux de prédation plus élevés peuvent tout de même être observés à l'échelle régionale, car les petits domaines vitaux des loups peuvent entraîner des densités de loups plus élevées, étant donné qu'un plus grand nombre de domaines vitaux peut être « emballé » dans le paysage (Wang et Grimm, 2007). Les prédateurs plus efficaces peuvent même être en mesure de consacrer plus d'énergie à la reproduction, ce qui entraîne une rétroaction entre la réponse fonctionnelle et numérique (Holling, 1959*b*).

Dans le cas de populations de proies limitées par la prédation, un taux de prédation accru diminuera la densité des proies (Holling, 1959*a*), ce qui aura des conséquences descendantes sur la chaîne alimentaire. L'augmentation de l'efficacité d'exploitation des prédateurs devrait diminuer la densité de proies nécessaire pour qu'une densité de prédateurs donnée soit maintenue (Rosenzweig et MacArthur, 1963), ce qui donne un système qui s'éloigne d'un équilibre stable, devenant ainsi cyclique et plus sensible aux événements stochastiques. Comprendre comment l'exploitation facilitée d'une densité de ressources donnée affecte les taux de prédation, les taux de prédation et les interactions prédateur-proie est fondamental pour prédire les réponses aux changements de paysage.

Les loups sont territoriaux (Mech et Boitani, 2003), et à ce titre, l'agression intraspécifique associée à la défense territoriale diminue la survie et est supposée limiter les populations de loups (Cubaynes et al., 2014). L'augmentation de l'efficacité des déplacements peut également faciliter les comportements de défense du territoire tels que les patrouilles et le marquage olfactif. La réduction du coût de ces comportements peut permettre à certaines espèces de défendre des territoires plus grands, augmentant ainsi l'accès aux ressources (Moorcroft et Lewis, 2006). Sells et ses collègues (2021) ont également observé des territoires de loups plus petits dans des zones où la densité routière était plus élevée, et ont supposé que cet effet était dû à la diminution des coûts de déplacement, tout en soulignant la perplexité quant au fait

que la taille du territoire devrait augmenter en raison de la diminution des coûts défensifs. Comme les petits domaines vitaux ont un rapport périmètre/volume plus élevé, le coût relatif de la défense territoriale peut en fait être plus élevé avec des domaines vitaux plus petits. **Le fait que nous ayons constaté que l'augmentation de la densité des caractéristiques linéaires était liée à des domaines vitaux plus petits suggère que l'efficacité de l'exploitation surmonte le coût supplémentaire des coûts de défense plus élevés.** Avec la disponibilité accrue d'ensembles de données sur les déplacements des taxons, les travaux futurs devraient tester le rôle de la densité des ressources et de l'efficacité de l'exploitation chez les espèces territoriales et non territoriales afin de comprendre le rôle relatif de la défense du territoire.

Notre constatation que les domaines vitaux sont plus petits dans les zones où la densité des ressources est accrue repose sur l'hypothèse que la productivité primaire est une mesure de la densité des proies des loups (Serrouya et al., 2021 ; Street et al., 2015). Nous avons constaté que la densité d'orignaux, une espèce proie principale pour les loups dans ces systèmes (Fuller et Keith, 1980 ; James et al., 2004), augmentait avec l'accroissement de la productivité primaire, soutenant cette hypothèse. Cependant, les populations envahissantes de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) deviennent de plus en plus une espèce proie dominante pour les loups (Latham et al., 2011, 2013). Bien que la productivité primaire soit un indice raisonnable de la densité des ongulés dans la forêt boréale, d'autres espèces proies comme les castors (Latham et al., 2013) ne sont pas prises en compte dans nos analyses. La composition du régime alimentaire influence probablement les gains caloriques par rapport aux coûts caloriques associés à la recherche de nourriture et à la consommation, ainsi que la distribution et l'abondance des parcelles de ressources (Ford, 1983 ; MacArthur et Pianka, 1966). Nous nous attendons à ce que les déplacements entre les parcelles de ressources, c'est-à-dire l'exploitation des ressources, deviennent de plus en plus importants pour les petites proies dont le temps de manipulation est moins long. Cependant, la relation entre la densité des consommateurs, la taille du domaine vital et la densité des différentes espèces de proies doit être étudiée plus avant.

Le lien entre la densité des ressources, l'exploitation des ressources et la taille du domaine vital a des implications concrètes pour la gestion des espèces. **Dans le système que nous présentons ici, la restauration des éléments linéaires est considérée comme une priorité pour la gestion et le rétablissement du caribou des bois, une espèce menacée** (Environnement Canada, 2014). L'interaction entre la densité des éléments linéaires et la productivité primaire suggère que la restauration des éléments linéaires dans les zones de faible productivité aura des effets disproportionnés en diminuant simultanément l'efficacité de la recherche de nourriture et la densité régionale des loups. En revanche, dans les zones à forte productivité, la diminution de la mobilité peut réduire l'efficacité de la recherche de nourriture (Johnson et al., 2019 ; Serrouya et al., 2020 ; Spangenberg et al., 2019), mais n'aura pas d'effet sur la taille du domaine vital et donc sur la densité régionale. Nos travaux s'ajoutent à la demande croissante d'études visant à mieux relier l'écologie du mouvement et la théorie écologique à la conservation (Allen et Singh, 2016).