

## Rien ne vaut son chez-soi ? Une mise à l'épreuve de l'hypothèse d'une dispersion favorisant le lieu de naissance chez les loups Scandinaves

ROYAL SOCIETY  
OPEN SCIENCE

[rsos.royalsocietypublishing.org](https://rsos.royalsocietypublishing.org)

Research



**Cite this article:** Sanz-Pérez A, Ordiz A, Sand H, Swenson JE, Wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B, Åkesson M, Milleret C. 2018 No place like home? A test of the natal habitat-biased dispersal hypothesis in Scandinavian wolves. *R. Soc. open sci.* 5: 181379. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.181379>

Received: 23 August 2018

Accepted: 8 November 2018

## No place like home? A test of the natal habitat-biased dispersal hypothesis in Scandinavian wolves

Ana Sanz-Pérez<sup>1</sup>, Andrés Ordiz<sup>2</sup>, Håkan Sand<sup>3</sup>, Jon E. Swenson<sup>2,4</sup>, Petter Wabakken<sup>1</sup>, Camilla Wikenros<sup>3</sup>, Barbara Zimmermann<sup>1</sup>, Mikael Åkesson<sup>3</sup> and Cyril Milleret<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Inland Norway University of Applied Sciences, Evenstad, 2480 Koppang, Norway

<sup>2</sup>Faculty of Environmental Sciences and Natural Resource Management, Norwegian University of Life Sciences, Postbox 5003, 1432 Ås, Norway

<sup>3</sup>Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, 730 91 Riddarhyttan, Sweden

<sup>4</sup>Norwegian Institute for Nature Research, 7485 Trondheim, Norway

### Résumé

La **dispersion natale** est un mécanisme important pour la viabilité des populations. L'influence des conditions locales ou l'expérience acquise dans l'habitat natal pourrait améliorer la valeur sélective si les individus en dispersion s'établissaient dans une zone présentant des caractéristiques d'habitat similaires. Ce processus, défini comme la « dispersion orientée vers l'habitat natal » (NHBD), a été utilisé pour expliquer les schémas de répartition des grands carnivores, mais les études concrètes qui l'évaluent sont rares. Nous avons cherché à déterminer si l'établissement du territoire du loup gris (*Canis lupus*) était influencé par les caractéristiques de l'habitat de son territoire natal en nous appuyant sur le suivi à long terme de la population de loups Scandinaves. Nous avons mis en correspondance les emplacements des territoires nats et des territoires établis, pris en compte les habitats disponibles le long de la route de dispersion, et comparé leurs caractéristiques pour 271 loups entre 1998 et 2012. Les loups ayant parcouru les distances de dispersion les plus **courtes** se sont établis dans des types d'habitats similaires à leur habitat natal plus souvent que ne le laisserait supposer le hasard, tandis que les loups ayant parcouru de plus **longues** distances ne présentaient pas de NHBD. Ce schéma était cohérent chez les loups mâles et femelles, les femelles présentant davantage de la NHBD que les mâles. Les chances de détecter une NHBD augmentaient avec la taille de l'habitat défini comme disponible. Cela souligne l'importance de prendre en compte les caractéristiques biologiques de l'espèce étudiée lors de la définition de la disponibilité de l'habitat.

**Mots-clés :** *Canis lupus*, dispersion biaisée vers l'habitat natal, disponibilité de l'habitat, sélection de l'habitat, expérience individuelle, Scandinavie

## 1. INTRODUCTION

La **dispersion natale** influence la dynamique des populations, la répartition spatiale, la structure génétique et l'organisation sociale des individus [1], et joue un rôle important dans la viabilité des populations naturelles [2]. La dispersion natale, définie comme le déplacement de la zone natale vers le site de reproduction potentielle, se produit le plus souvent au **stade subadulte** chez les oiseaux et les mammifères [3,4]. Au cours de ce processus, la compétition intraspécifique, le choix du partenaire et la qualité de l'habitat sont des facteurs déterminants pour la décision d'établissement de chaque individu [5]. **Ainsi**, les disperseurs peuvent s'appuyer à la fois sur des indices intrinsèques (démographiques) et extrinsèques (environnementaux) [6,7] pour cibler des sites de reproduction où leur fitness pourrait être maximisée [4,8].

Les indices issus des premiers stades de vie obtenus dans la zone natale peuvent aider les disperseurs à estimer rapidement la qualité de l'habitat et l'adéquation des futurs lieux d'établissement [9,10]. Les conditions locales et l'expérience acquise pendant la phase natale peuvent favoriser des phénotypes adaptés à l'habitat natal, ce qui peut améliorer la valeur sélective si les disperseurs s'installent dans le même type d'habitat [11]. Chez les écureuils volants de Sibérie (*Pteromys volans*), par exemple, l'utilisation de nids de brindilles pour la nidification après la dispersion, plutôt que de cavités d'arbres, reflétait l'utilisation de nids de brindilles sur le site natal [9]. L'avantage serait que les nids de brindilles aident à éviter le parasitisme, une raison majeure de changement de nid chez les mammifères [9]. La dispersion et l'installation finale dans un habitat similaire constituent un processus appelé « **dispersion biaisée par l'habitat natal** » (ci-après NHBD ; [4,9,12,13]). La NHBD peut ainsi être définie comme un mécanisme de sélection de l'habitat au cours du processus de dispersion, influencé par les caractéristiques du territoire natal. La NHBD, également appelé « induction de la préférence pour l'habitat natal » et « empreinte de l'habitat », a été documenté pour un nombre relativement restreint d'espèces (par exemple [10,14]), ce qui a incité à étudier la NHBD chez davantage de taxons (par exemple [10]). Les études sur la NHBD chez les mammifères sont particulièrement rares et se sont principalement concentrées sur les rongeurs (par exemple [15]).

En ce qui concerne les grands carnivores, un lien a été établi entre les schémas de répartition spatiale et la structure génétique spatiale du lynx du Canada (*Lynx canadensis*) [16]. Il est intéressant de noter que la NHBD a été utilisé pour expliquer les différences génétiques entre les populations à travers les paysages ([13, 17], pour les coyotes *Canis latrans*, [18, 19], pour différentes populations de *Canis lupus*, [20], pour les jaguars *Panthera onca*). **Cependant**, l'existence réelle de la NHBD chez les grands carnivores n'a été testée que chez les loups rouges (*Canis rufus*), qui ont montré une NHBD [21], et chez les ours noirs d'Amérique (*Ursus americanus*), qui n'en ont pas montré [22]. Chez les loups rouges, 71% des louveteaux et 82% des individus plus âgés se sont installés dans des zones similaires à leurs habitats natals, ce qui pourrait refléter une sélection en faveur de zones offrant une plus grande disponibilité de proies [21]. La structure sociale, la grande mobilité et le comportement territorial des loups gris en font de bons candidats pour l'étude de la dispersion [1,23]. **Cependant**, les déplacements à longue distance des loups ont rarement été étudiés à petite échelle en raison

de contraintes logistiques et méthodologiques [24], et parce qu'ils impliquent des relations complexes avec les caractéristiques de l'habitat [1,23]. Les loups sont des généralistes en termes d'exigences d'habitat [25], mais des préférences pour les zones plates et boisées [26], les zones arbustives [27] et les habitats choisis par leurs principales espèces proies [28], par exemple, ont été documentées.

La compétition interspécifique, par exemple avec les ours bruns (*Ursus arctos*) [29], et le fait d'éviter généralement l'activité humaine [30] peuvent également influencer l'établissement des territoires de loups. **En effet**, le fait que les loups évitent l'activité humaine [30,31] peut les amener à choisir un type d'habitat particulier indépendamment des caractéristiques de leur habitat natal, c'est-à-dire que plusieurs facteurs peuvent influencer l'existence ou non de la NHBD. **Cependant**, la longue association des jeunes loups avec leurs parents peut améliorer leur capacité à capturer et à maîtriser des proies dans le territoire natal [32], ce qui peut favoriser la sélection de types d'habitats similaires lorsque les loups se dispersent. **De plus**, la NHBD peut favoriser la sélection d'habitats particulièrement riches en proies (sensu [21]).

Une étape essentielle pour étudier la sélection de l'habitat est la définition de la **disponibilité de l'habitat** [33]. Par exemple, la rareté du type d'habitat similaire à celui de naissance dans la zone où un animal se disperse et finit par s'établir peut limiter l'occurrence de NHBD. La prise en compte de la disponibilité permet de différencier si l'absence de NHBD reflète un choix individuel et/ou le manque d'habitats disponibles. **De plus**, l'étendue de la zone considérée comme disponible pour un individu en dispersion peut conduire à différentes interprétations quant à la présence ou à l'absence de NHBD. Bien que la prise en compte de la disponibilité de l'habitat soit centrale dans les études sur la sélection de l'habitat [33], elle a rarement été prise en compte lors de l'étude de la NHBD.

La population de loups Scandinaves s'est rétablie naturellement au début des années 1980 et a augmenté en nombre depuis 1991 [34]. **Cependant**, son expansion a été façonnée par des contraintes, telles que le contrôle légal, le braconnage [35,36] et le faible taux de survie des immigrants traversant la zone de gestion du renne fennoscandien (*Rangifer tarandus*), ce qui limite l'échange génétique entre les loups Scandinaves et la population fondatrice en Finlande-Russie. **En tirant parti du suivi détaillé et à long terme de la population de loups Scandinaves, nous avons testé l'hypothèse de la NHBD, c'est-à-dire que nous avons examiné si les loups en dispersion étaient influencés par les caractéristiques de leur habitat natal lors du choix d'un nouveau territoire où s'établir au sein de l'aire de répartition entre 1998 et 2012 en Scandinavie centrale** (matériel supplémentaire électronique, Figure A1, Annexe 1). À l'aide du pedigree reconstitué de cette population de loups [34,37], nous avons défini le territoire natal comme l'emplacement spatial du territoire où les individus sont nés, et le territoire établi comme l'emplacement du territoire où le premier accouplement réussi avec un partenaire a été détecté. **Nous avons étudié les similitudes entre les territoires nats, disponibles et établis, tout en contrôlant la disponibilité de l'habitat, en caractérisant leurs attributs paysagers à l'aide de plusieurs variables environnementales.** Nous avons émis l'hypothèse que, si les loups Scandinaves pratiquaient la NHBD, ils seraient plus enclins à s'établir dans un territoire présentant des caractéristiques d'habitat similaires à celles de leur territoire natal. Étant donné que la distance de dispersion peut jouer un rôle important dans la similitude des habitats entre les territoires nats et établis [12] et que le sexe influence le processus de dispersion

chez de nombreuses espèces, les mammifères présentant souvent une dispersion favorisant les mâles [38], nous avons vérifié si la distance de dispersion et le sexe pouvaient être des facteurs importants pour détecter la NHBD chez les loups. Comme nous n'avions pas accès aux trajectoires de dispersion réelles des loups, c'est-à-dire que seules les localisations des territoires natus et d'établissement étaient connues, nous avons défini la disponibilité de l'habitat à l'aide de différentes méthodes, car la définition de la disponibilité pouvait également influencer la probabilité de détecter la NHBD.

Outre le fait d'améliorer notre compréhension actuelle des schémas de dispersion des loups pendant une phase de recolonisation et de fournir une nouvelle étude sur l'hypothèse de la NHBD pour les grands mammifères, notre approche pourrait s'avérer utile pour la conservation et la gestion en Scandinavie et ailleurs. En particulier, les informations sur les schémas de dispersion des grands carnivores sont particulièrement importantes maintenant que plusieurs espèces recolonisent d'anciennes aires de répartition dans des paysages dominés par l'homme (par exemple [39]).

## 2. MATERIEL et METHODES

### 2.1. Zone d'étude

La zone d'étude était située dans l'aire de reproduction du loup, au centre-sud de la Scandinavie, et couvrait environ 100 000 km<sup>2</sup> (matériel supplémentaire électronique, Figure A1, Annexe 1). Cette zone est dominée par une forêt boréale de conifères entremêlée de tourbières et de lacs. Les principales essences étaient l'épicéa commun (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), entremêlés de bouleaux (*Betula pendula* et *B. pubescens*) [40]. Les autres types de couverture du sol comprenaient des tourbières, des terres agricoles et des zones d'habitation. La densité de population dans l'aire de répartition du loup était faible, avec moins d'un habitant au km<sup>2</sup> sur de vastes zones [41]. La densité des routes principales (revêtues) était de  $0,19 \pm 0,02$  km/km<sup>2</sup>, et en raison de pratiques de gestion forestière intensive, la densité des routes en gravier était en moyenne 4,6 fois plus élevée [42].

Les principales espèces proies de la plupart des meutes de loups Scandinaves sont l'élan *Alces alces* (par exemple [40,43]) et, dans une moindre mesure, le chevreuil *Capreolus capreolus* [44]. Les espèces de grands carnivores sympatriques présentes dans différentes parties de l'aire de répartition du loup sont l'ours brun [29], le lynx Eurasien *Lynx lynx* [45] et le glouton *Gulo gulo* [41].

### 2.2. Collecte des données

Nous avons utilisé les données du programme de surveillance à long terme des loups en Scandinavie, qui repose sur une combinaison de pistage dans la neige, d'identification par l'ADN et de radiotélémetrie [34,35,41] pour obtenir des informations sur l'établissement réussi de territoires (voir le matériel supplémentaire électronique, Annexe 1 pour plus de détails). Nous avons utilisé les données relatives à 153 couples de loups recueillies entre 1998 et 2012 [36], issues de l'identification génétique annuelle de nouveaux couples reproducteurs suédois et norvégiens [35]. Au cours de cette période, la population de loups a augmenté régulièrement pour atteindre 251 individus (95% CI = 216-299) durant l'hiver 2011/2012 [46].

### 2.3. Définition d'une dispersion réussie

Les loups sont territoriaux et vivent en meutes composées d'un couple reproducteur marquant son territoire par son odeur et de leur progéniture ne marquant pas le territoire [32,41]. La plupart des petits quittent le territoire natal, c'est-à-dire la meute natale, soit vers l'âge d'un an (70%), soit vers l'âge de deux ans (30%) [46]. Nous avons défini la dispersion natale réussie comme la dispersion depuis l'emplacement du territoire natal vers le site où un accouplement réussi a été détecté, c'est-à-dire le territoire établi (matériel supplémentaire électronique, Figure A6, Annexe 2). L'analyse de la filiation s'est appuyée sur les génotypes microsatellites identifiés à partir des excréments et de l'urine trouvés lors du pistage dans la neige [34]. Le pedigree a été utilisé pour identifier les parents de chaque individu ayant réussi sa dispersion, et ainsi déterminer l'emplacement du territoire natal. Parmi les couples de loups détectés pendant la période d'étude, nous avons identifié 271 individus ayant réussi leur dispersion (140 mâles et 131 femelles). Pour chacun d'entre eux, nous avons défini l'emplacement spatial du couple parental comme le centre du territoire natal et l'emplacement du premier accouplement réussi détecté comme le centre du territoire établi.

Pour définir l'emplacement spatial des territoires natals et établis, nous avons utilisé toutes les localisations obtenues grâce au pistage hivernal sur neige des individus identifiés, en combinaison avec les localisations GPS/VHF des individus équipés d'un collier, lorsqu'elles étaient disponibles. Comme nous ne pouvions pas toujours déterminer l'année de naissance exacte de l'individu ayant réussi sa dispersion, nous avons utilisé le centre de gravité de toutes les localisations disponibles du couple parental comme centre du territoire natal et le centre de gravité de la première détection d'un accouplement réussi comme centre du territoire établi. Nous avons ensuite appliqué une zone tampon de 1 000 km<sup>2</sup> autour de chaque centre de territoire (c'est-à-dire la taille moyenne du domaine vital du loup ; [47]) pour estimer la superficie occupée par le territoire [29,36]. Pour les territoires nouvellement établis détectés pendant la saison de surveillance (octobre-février), nous avons supposé que la dispersion avait eu lieu six mois avant la détection du territoire, c'est-à-dire entre la période de surveillance hivernale, lors de laquelle l'individu a été détecté pour la première fois en couple, et la période de surveillance précédente.

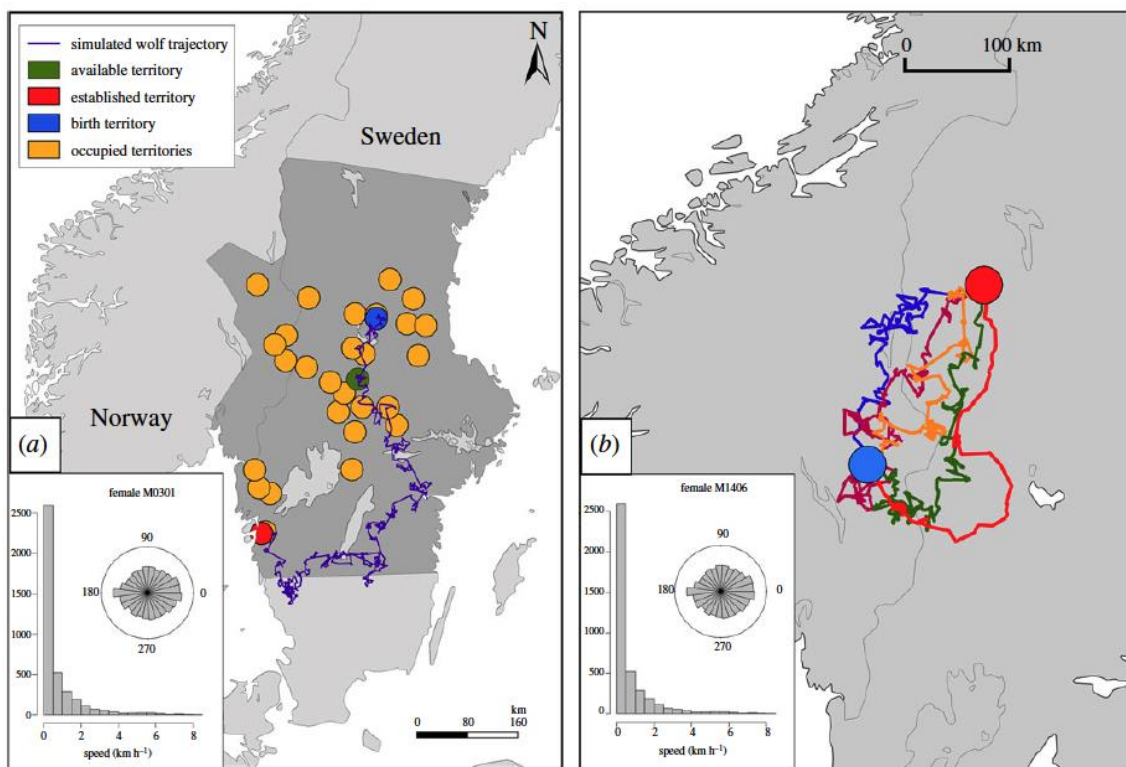
### 2.4. Définition de la disponibilité de l'habitat

Comme nous avons utilisé le pedigree pour obtenir la localisation spatiale du territoire natal et du territoire établi, nous n'avons pas accès à la trajectoire de dispersion ni aux différents habitats disponibles rencontrés par chaque individu lors de sa dispersion. La définition de la disponibilité de l'habitat est cruciale dans les études sur la sélection de l'habitat [33]. Nous avons donc testé l'influence de différentes définitions de la disponibilité de l'habitat lors de l'étude de l'hypothèse NHBD.

#### 2.4.1. Marches aléatoires corrélées

Bien que l'ensemble de la zone d'étude soit en théorie disponible pour que les loups y établissent leur territoire, ceux-ci sont susceptibles de choisir parmi les différents habitats rencontrés au cours de leurs itinéraires de dispersion réels. Nous avons donc utilisé les informations de dispersion disponibles pour certains individus afin de créer des marches aléatoires corrélées (CRW, [48]) entre les territoires natals et les territoires établis pour chacun des 271 individus ayant réussi leur dispersion. Les CRW nous ont permis de définir la disponibilité de l'habitat d'un point de vue individuel. Les CRW ont été simulées à partir des

caractéristiques de déplacement de 13 loups ayant réussi leur dispersion et équipés d'un collier GPS (colliers Simplex et Tellus de Televilt /Followit AB, Suède, et colliers GPS-Plus de Vectronic GmbH, Allemagne) en Scandinavie (Figure 1 ; voir le matériel supplémentaire électronique, Annexe 2.1 et Figures A2 et A3, pour des informations détaillées sur les caractéristiques de déplacement), en utilisant le modèle nul « NMs.randomCRW » du package R `adehabitatLT` [49]. Seules les positions GPS pendant la dispersion (voir le matériel supplémentaire électronique, Annexe 2.1 ; [46]) ont été utilisées comme données observées pour simuler la trajectoire de dispersion. Nous avons utilisé le territoire natal de chacun des 271 loups ayant réussi leur dispersion comme point de départ, et le territoire établi comme point d'arrivée de la trajectoire (voir le matériel supplémentaire électronique, annexe 2.1 pour des informations détaillées sur la création des CRW). Les caractéristiques de déplacement de chacun des 13 loups pendant la dispersion ont été utilisées séparément pour simuler différentes trajectoires et pour prendre en compte les variations individuelles dans le comportement de dispersion [48].



**Figure 1.** Exemples de simulations de marches aléatoires corrélées (CRW) : (a) Trajectoire (ligne bleue) simulée à partir des caractéristiques de déplacement du loup M 03-01 équipé d'un collier GPS (coin inférieur gauche, tiré du matériel supplémentaire électronique, Figure A2, Annexe 2). La trajectoire simulée va du territoire natal (bleu) au territoire établi (rouge) d'un mâle (G 53-10) qui s'est dispersé sur une longue distance. Les emplacements des territoires occupés un an avant l'établissement ( $t - 1$ ) sont indiqués en orange. Le territoire sélectionné au hasard le long de la trajectoire de dispersion simulée est indiqué en vert. La zone d'étude est indiquée en gris foncé. (b) Trajectoire de dispersion réelle (ligne rouge), du territoire natal (bleu) au territoire établi (rouge) du loup M 14-06 équipé d'un collier GPS. Les lignes bleues, orange, roses et vertes représentent des exemples de CRW simulés à partir des caractéristiques de dispersion de la trajectoire GPS du même individu (coin inférieur gauche, tiré du matériel supplémentaire électronique, Figure A2, Annexe 2)

Nous avons échantillonné un point aléatoire pour chaque CRW, en limitant la création des points à la zone qui pourrait raisonnablement être accessible à un disperseur, en tenant compte de l'aire de reproduction de l'espèce en Scandinavie et de la localisation annuelle des territoires de loups existants (voir le matériel supplémentaire électronique, Annexe 2.2). Pour chaque loup ayant réussi sa dispersion, nous avons obtenu 11 points aléatoires extraits de 11

CRW différents (matériel supplémentaire électronique, Annexe 2), ce qui a fourni un échantillon robuste de disponibilité appariée (par exemple [29,42]).

#### 2.4.2. Zones tampons

Les CRW ont l'avantage d'utiliser les caractéristiques de déplacement connues des loups pendant leur dispersion. Comme il s'agit encore d'une définition très approximative de l'habitat disponible rencontré pendant la dispersion, nous avons vérifié la sensibilité de nos résultats à une autre définition de la disponibilité. Nous avons créé 11 points aléatoires, représentant l'emplacement de territoires potentiellement disponibles, répartis uniformément à l'intérieur de zones tampons créées autour d'une ligne droite tracée entre le territoire natal et le territoire établi de chaque individu en dispersion.

Nous avons répété cette approche de manière séquentielle en utilisant des rayons de zone tampon allant de 25 000 à 300 000 m. Nous avons utilisé différentes tailles de zones tampons autour de la ligne droite reliant les territoires natus et établis afin de tester la sensibilité de nos conclusions à la définition de la disponibilité (allant de scénarios où la disponibilité était limitée autour de la ligne droite reliant le territoire natal et le territoire établi, à des scénarios où l'ensemble de la zone d'étude était défini comme disponible).

### 2.5. Variables liées à l'habitat

Pour caractériser les caractéristiques de l'habitat des territoires natus, disponibles et établis, nous avons appliqué une zone tampon circulaire de 1 000 km<sup>2</sup> autour du centre de chaque territoire [29,36], et extrait toutes les variables d'habitat décrites ci-dessous (**Tableau 1**).

*Densité des proies* : le nombre d'élans abattus est un indicateur fiable, mais décalé, de la densité des élans, car la variation temporelle de ce nombre s'explique mieux par la densité des élans de l'année  $t - 1$  que par celle de l'année  $t$  [50]. Nous avons donc utilisé la densité d'élans abattus (nombre d'élans abattus/km<sup>2</sup>) au niveau des municipalités et des unités de gestion en Scandinavie, avec un décalage d'un an [29,36].

*Densité des ours bruns* : des preuves de la concurrence entre les loups et les ours ont été mises en évidence en Scandinavie [29,51,52]. Nous avons utilisé un indice de densité des ours compris entre 0 et 1, indiquant respectivement une faible et une forte densité, basé sur les registres des ours abattus [29].

*Variables liées à l'activité humaine* : nous avons obtenu la densité de population (habitants/km<sup>2</sup>) au niveau des municipalités. Nous avons également utilisé la densité des routes principales (revêtues) et des chemins de gravier (km/km<sup>2</sup>) ainsi qu'un indice d'accessibilité humaine du paysage, basé sur la combinaison des densités de bâtiments et de routes (nombre de bâtiments par km de tronçons routiers) [29,36].

*Variables de couverture du sol* : nous avons utilisé une carte de la végétation (**Tableau 1**) comprenant les types d'habitats les plus importants connus pour influencer la sélection de l'habitat du loup en Scandinavie [29] : forêt, tourbière, montagne, eau, zones agricoles et zones dominées par l'homme. Nous avons utilisé une fenêtre mobile de  $3 \times 3$  avec une résolution de 200 m pour calculer le pourcentage de chaque classe de végétation. Nous avons

fusionné le modèle numérique d'élévation (MNE) de la Suède et de la Norvège. Nous avons également calculé la pente (en degrés) et la rugosité avec une résolution de 25 m en utilisant la fonction « terrain » (package R raster ; [53]) à partir de la couche MNE et d'une fenêtre mobile de  $5 \times 5$ .

*Densité des loups* : nous avons utilisé la densité des couples de loups dans une zone tampon de 40 km de rayon [29,36,47] comme indicateur de la densité des loups.

**Tableau 1.** Résumé des variables relatives à l'habitat utilisées pour caractériser les territoires du loup gris Scandinave et sources d'information correspondantes. Les couches SIG ont été converties en mailles de  $1 \text{ km} \times 1 \text{ km}$

| landscape variables          | description   | source  |
|------------------------------|---|---|
| <i>interspecific</i>         |   |   |
| bear density                 | kemel density estimator based on records of shot bears  | [29]  |
| moose density                | annual harvest density at municipality/ management unit   | www.viltdata.se, Sweden; www.ssb.no, Norway   |
| <i>human</i>                 |   |   |
| human density                | no. of inhabitants per $\text{km}^2$  | www.scb.se, Sweden; www.ssb.no, Norway  |
| main road density            | km of main roads per $\text{km}^2$  | 1:100 000 Lantmateriet, Sweden; N50 kartdata, Staten-skartverk, Norway  |
| secondary road density       | km of gravel roads per $\text{km}^2$  | 1:100 000 Lantmateriet, Sweden; N50 kartdata, Staten-skartverk, Norway  |
| remoteness and accessibility | combination of building and road densities per $\text{km}^2$                                    | [29,46] $200 \text{ m} \times 200 \text{ m}$  |
| <i>land cover</i>            |   |   |
| vegetation                   | percentage of forest, mires, mountains, human-dominated areas, water and agricultural areas.    | [47]; Swedish Corine land cover map Lantmateriet, Sweden, $25 \text{ m} \times 25 \text{ m}$ merged with Northern Research Institute's vegetation map, Norway, $30 \text{ m} \times 30 \text{ m}$ into a $25 \text{ m} \times 25 \text{ m}$ raster. |
| altitude                     | altitude in metres above sea level  | DEM $25 \text{ m} \times 25 \text{ m}$ ; Geographical Data Sweden,  |
| slope                        | slope in degrees  | Lantmateriet; Norge digital, Statens kartverk,  |
| roughness                    | difference in m between the maximum and the minimum value of a cell and its 8 surrounding cells | Norway  |

## 2.6. Définition de la similarité des habitats

L'un des éléments clés de notre étude consistait à identifier la similarité des habitats entre les territoires nats, établis et disponibles. **Tout d'abord**, nous avons effectué une analyse en composantes principales (ACP) sur la matrice contenant les variables environnementales caractérisant les territoires nats, disponibles et établis. Nous avons également inclus l'année en tant que variable continue afin de contrôler un éventuel effet temporel. Toutes les variables ont été normalisées. **Ensuite**, nous avons utilisé la méthode de regroupement par la méthode des  $K$ -moyennes sur les cinq composantes principales de l'ACP pour regrouper les territoires de loups présentant des caractéristiques d'habitat similaires en 6 clusters (matériel supplémentaire électronique, Tableaux A1 et A2 ; Annexe 3 ; Figure A10, Annexe 5). **Par conséquent**, chaque cluster contenait des territoires nats, disponibles et établis qui partageaient des similitudes d'habitat.

Afin de nous assurer que notre définition de la similitude d'habitat n'influçait pas notre capacité à détecter la NHBD, nous avons vérifié si d'autres méthodes de regroupement et

un nombre variable de clusters affecteraient nos conclusions, en utilisant la méthode des *K*-moyennes sur un nombre de clusters allant de 4 à 10. **De plus**, nous avons également utilisé la méthode PAM (Partition Around Medoids), des méthodes de regroupement hiérarchique et une mesure de distance de similitude par rapport à l'habitat natal (voir matériel supplémentaire électronique, Annexe 4) pour définir la similitude des habitats.

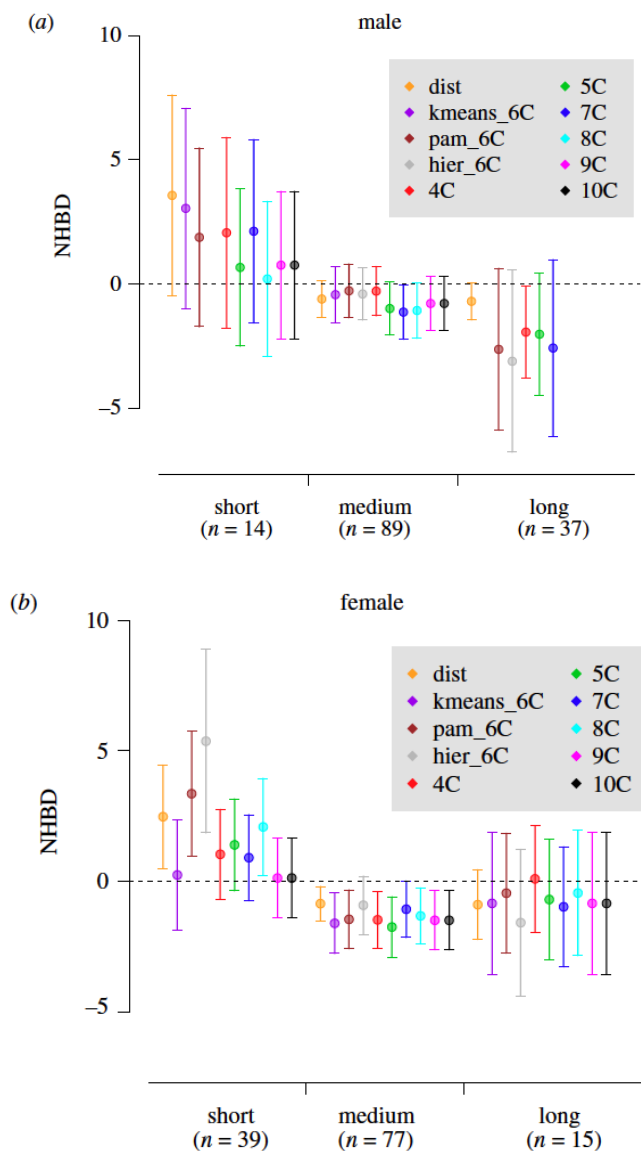
## 2.7. Analyses statistiques

Nous avons utilisé une régression logistique conditionnelle avec la réponse binaire « établi » (1) et « disponible » (0) pour chaque individu afin de vérifier si les individus s'étaient établis ou non dans des territoires présentant des caractéristiques d'habitat similaires à celles de leurs territoires nats (package R survival ; [54]). Le territoire établi a été apparié aux 11 territoires disponibles (1:11) et chaque individu a été utilisé comme « strate » [55]. Nous avons créé la variable binaire NHBD indiquant si chaque territoire disponible et établi d'un individu focal était affecté au même cluster que le territoire natal. Une estimation bêta positive pour la variable NHBD confirmerait l'hypothèse NHBD. En raison de l'influence potentielle de la distance de dispersion (matériel supplémentaire électronique, Figure A5, Annexe 2) sur la sélection de l'habitat (par exemple [56]), nous avons testé l'hypothèse NHBD pour les loups à dispersion courte (moins de 40 km), moyenne (40-200 km) et longue (plus de 200 km). Nous avons également testé l'influence du sexe sur la NHBD. Nous avons choisi de discrétiser la variable de distance de dispersion afin d'éviter d'avoir à calculer une interaction à trois facteurs entre NHBD\*sexe\*distance, tout en contrôlant les effets non linéaires de la distance de dispersion. Nous avons inclus les variables d'habitat décrites ci-dessus pour contrôler l'évitement/la sélection de types d'habitat spécifiques. Nous avons testé la corrélation entre les variables et exclu les zones dominées par l'homme, les terres agricoles, l'altitude, la rugosité, les tourbières et les routes secondaires de tous les modèles (coefficient de Pearson > 0,6). **De plus**, nous avons testé si la densité de loups pouvait affecter la NHBD en incluant un terme d'interaction entre la densité de loups et la variable NHBD. Nous avons vérifié la NHBD à l'aide d'une régression logistique conditionnelle sur différents nombres de grappes, différentes méthodes de regroupement et une mesure de similarité avec le territoire natal (matériel supplémentaire électronique, Annexe 4), et selon différentes définitions de la disponibilité de l'habitat. Nous avons vérifié si les individus sélectionnaient ou évitaient de manière significative le type d'habitat natal en utilisant des valeurs  $p < 0,05$  comme seuil. Toutes les analyses ont été réalisées dans R v. 3.1.1 [57].

## 3. RESULTATS

### 3.1. NHBD

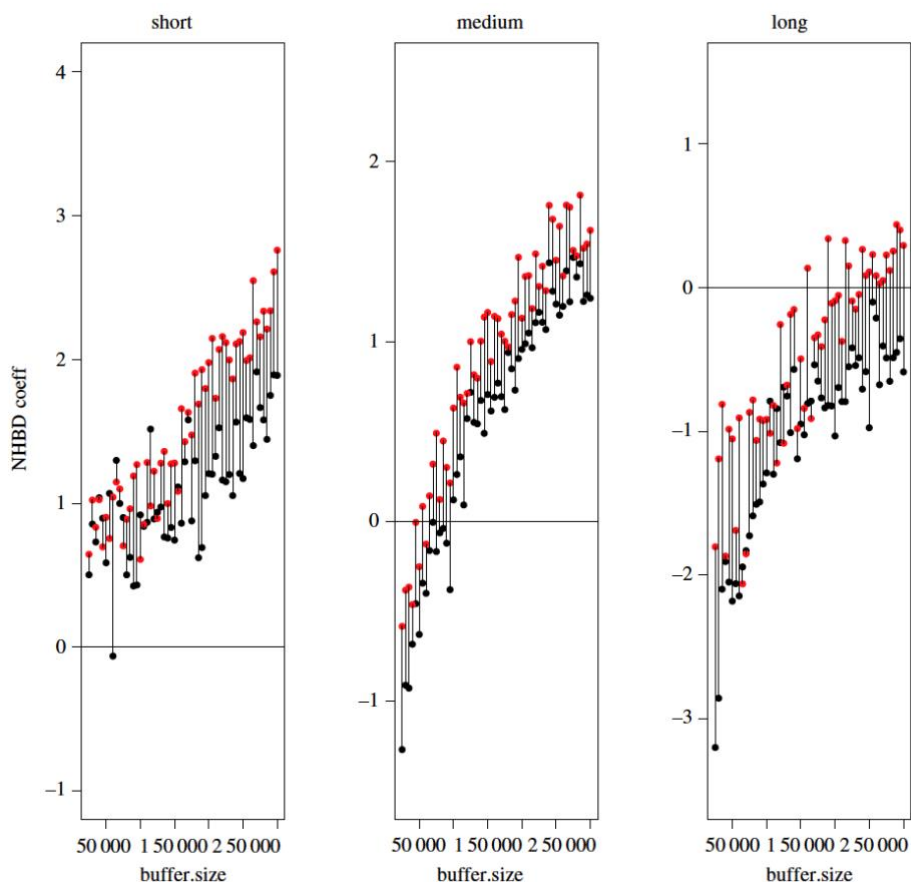
En utilisant l'approche CRW pour définir la disponibilité, les loups de toutes les catégories de dispersion avaient accès à des territoires disponibles présentant à la fois des caractéristiques d'habitat similaires et différentes par rapport à leur territoire natal (matériel supplémentaire électronique, Figure A4, Annexe 2). **Les loups qui se sont dispersés sur de courtes distances depuis leur territoire natal ont montré une NHBD (Figure 2), les femelles à dispersion courte présentant les coefficients de NHBD les plus élevés (Figure 2b).** Il n'y avait **aucune** preuve de NHBD pour les loups se dispersant sur des distances **moyennes et longues (Figure 2)**, les mâles se dispersant sur de longues distances présentant la sélection la plus forte contre leur habitat natal (Figure 2a). Ces conclusions étaient cohérentes, quelle que soit la méthode utilisée pour définir la similitude des habitats (Figure 2).



**Figure 2.** Coefficients ( $\beta$ ) et intervalles de confiance (IC) à 95% de la NHBD pour les loups gris mâles (a) et femelles (b) en Scandinavie (1998–2012). Les valeurs  $< 0$  indiquent une sélection, tandis que les valeurs  $\geq 0$  indiquent un évitement des caractéristiques d'habitat similaires à celles du lieu de naissance lors de l'établissement. La disponibilité a été quantifiée à l'aide du CRW. Les paramètres ont été estimés à partir des régressions logistiques conditionnelles pour les disperseurs à courte (moins de 40 km), moyenne (40–200 km) et longue (plus de 200 km) distance. Pour chaque catégorie de distance de dispersion, les coefficients  $\beta$  de la NHBD pour les différentes méthodes de définition de la similarité des habitats sont représentés par des couleurs différentes : mesure de similarité de distance (dist), division en 4 à 10 grappes avec la méthode des  $k$ -moyennes (kmeans\_6C, 4C–10C), et division en 6 grappes avec les méthodes de regroupement hiérarchique (hier\_6C) et PAM (pam\_6C). Pour les disperseurs à longue distance, 8C et 9C ne sont pas représentés sur la figure en raison de problèmes de convergence. Voir le matériel supplémentaire électronique, Annexe 4, pour plus de détails sur l'utilisation des différentes mesures de similarité des habitats. Les valeurs  $\beta$  pour la mesure dist ont été multipliées par 100 à des fins de lisibilité dans cette figure

En utilisant l'approche par zone tampon pour définir la disponibilité de l'habitat, la probabilité de détecter une NHBD augmentait lorsque les territoires disponibles étaient échantillonnés dans des zones tampons de plus grande taille (Figure 3). Cette tendance était constante pour toutes les distances de dispersion et pour les deux sexes, les femelles présentant systématiquement des coefficients de NHBD plus élevés que les mâles (Figure 3). Les individus à longue distance de dispersion ne présentaient pas de NHBD (Figure 3), quelle que soit la taille de la zone tampon utilisée, ce qui confirme les résultats fournis par l'approche CRW (Figure 2).

Comme pour le CRW, les conclusions étaient cohérentes quelle que soit la méthode utilisée pour définir la similarité des habitats (matériel supplémentaire électronique, Figure A9 ; Annexe 4).



**Figure 3.** Coefficients ( $\beta$ ) de la NHBD pour les loups gris mâles (points noirs) et femelles (points rouges) en Scandinavie (1998–2012). Les valeurs  $> 0$  indiquent une sélection, tandis que les valeurs  $< 0$  indiquent une évitement des caractéristiques d'habitat similaires à celles du lieu de naissance lors de l'établissement. Des segments verticaux relient les coefficients des femelles et des mâles pour une taille de zone tampon spécifique, afin de faciliter l'interprétation visuelle des différences entre les sexes. Les paramètres ont été estimés à partir de régressions logistiques conditionnelles pour les disperseurs à courte, moyenne et longue distance. La disponibilité a été définie en utilisant différentes tailles de zone tampon. La similarité de l'habitat a été définie à l'aide de la méthode des K-moyennes avec une division en 6 clusters (voir le matériel supplémentaire électronique, Figure A9 ; Annexe 4 pour les résultats obtenus avec les différentes méthodes de définition de la similarité de l'habitat)

### 3.2. Influence des variables de l'habitat sur l'établissement du territoire des loups

Les loups ont privilégié les zones forestières ( $\beta = 9,21$  ; intervalle de confiance (IC) à 95% = [5,87, 12,55] ; **Tableau 2**) et les zones de montagne ( $\beta = 11,45$  ; IC = [6,70, 16,20] ; **Tableau 2**) pour établir leur territoire. Les loups ont évité les pentes raides ( $\beta = -0,70$  ; IC = [-0,96, -0,43] ; **Tableau 2**), les zones plus accessibles à l'homme ( $\beta = -0,01$  ; IC [-0,01, -0,004] ; **Tableau 2**) et les zones à forte densité d'ours ( $\beta = -1,20$  ; IC = [-2,12, -0,28] ; **Tableau 2**). Une densité de loups plus élevée augmentait la probabilité d'établissement ( $\beta = 0,36$  ; IC = [0,24, 0,49] ; **Tableau 2**), mais il n'a montré aucun effet d'interaction avec la NHBD ( $\beta = -0,03$  ; IC = [-0,20, 0,141] ; **Tableau 2**).

**Tableau 2.** Coefficients ( $\beta$ ) et intervalles de confiance (IC) à 95% de la probabilité d'établissement d'un territoire pour les loups gris en Scandinavie (1998-2012). La disponibilité de l'habitat a été définie à l'aide de la méthode CRW et la similarité des habitats a été définie à l'aide de la méthode k-means avec une division en 6 clusters. Les paramètres sont estimés à partir de la régression logistique conditionnelle de toutes les distances de dispersion. Les scores du test de Wald ( $z$ ) et les valeurs  $p$  sont indiqués pour chaque variable, les variables significatives étant indiquées en italique

| variables           | $\beta$ | 95% CI            | Z score | p-value |
|---------------------|---------|-------------------|---------|---------|
| NHBD                | -0.34   | [-0.95 to 0.27]   | -1.09   | 0.28    |
| wolf density        | 0.36    | [0.24 to 0.49]    | 5.64    | <0.001  |
| human density       | 0.004   | [-0.001 to 0.01]  | 1.70    | 0.09    |
| forest              | 9.21    | [5.87 to 12.55]   | 5.40    | <0.001  |
| water               | 1.85    | [-1.94 to 5.63]   | 0.96    | 0.34    |
| mountains           | 11.45   | [6.70 to 16.20]   | 4.73    | <0.001  |
| main road           | -0.93   | [-3.59 to 1.73]   | -0.69   | 0.49    |
| bear                | -1.20   | [-2.12 to -0.28]  | -2.55   | <0.05   |
| slope               | -0.70   | [-0.96 to -0.43]  | -5.12   | <0.001  |
| human accessibility | -0.01   | [-0.01 to -0.004] | -3.49   | <0.001  |
| moose density       | -0.87   | [-2.44 to 0.71]   | -1.08   | 0.28    |
| NHBD*wolf density   | -0.03   | [-0.20 to 0.14]   | -0.34   | 0.73    |
| NHBD*sex            | -0.80   | [-1.41 to -0.20]  | -2.63   | <0.01   |

#### 4. DISCUSSION

La détection de la NHBD chez les loups Scandinaves dépendait de la **distance** de dispersion de chaque individu par rapport à son territoire natal et de la définition de la disponibilité de l'habitat. Si nos résultats viennent en partie étayer l'hypothèse de la NHBD, ils la subordonnent à la fois à des caractéristiques biologiques (à savoir la distance de dispersion du loup et son sexe) et à l'approche méthodologique utilisée pour définir la disponibilité de l'habitat. **De manière générale**, les chances de détecter la NHBD augmentaient avec la taille de la zone définie comme disponible pour qu'un individu donné établisse son territoire. **Cependant**, les individus à faible distance de dispersion étaient plus enclins à choisir un habitat similaire à leur territoire natal, quelles que soient les méthodes utilisées (c'est-à-dire les définitions de la similitude et de la disponibilité de l'habitat, Figures 2 et 3). Cette tendance était généralement cohérente tant pour les loups mâles que pour les femelles, ces dernières présentant une NHBD plus marquée que les mâles (Figure 3). **Outre ces résultats inédits concernant la NHBD**, les loups Scandinaves ont privilégié les terrains boisés et montagneux, ainsi que les zones habitées par d'autres loups, mais ont évité les terrains escarpés, les zones plus accessibles aux humains et celles habitées par des ours (Tableau 2) lors de l'établissement de leurs territoires. Ces résultats concordent avec des études antérieures sur la sélection de l'habitat chez le loup [26,28,29].

Les loups Scandinaves ayant effectué une dispersion de **courte** distance s'établissaient dans des types d'habitats similaires à leur habitat natal plus souvent que ne le laisserait supposer le hasard, tandis que les loups ayant effectué une dispersion sur des distances moyennes et longues ne présentaient pas de NHBD (Figures 2 et 3 ; voir le matériel supplémentaire électronique, Annexe 2 pour la définition des distances de dispersion). La probabilité de trouver une similitude entre le territoire natal et le territoire d'établissement est liée à la distance de dispersion, car la disponibilité du type d'habitat natal est généralement plus élevée à proximité du territoire natal (matériel supplémentaire électronique, Figure A8, Annexe 3 ; [12,58]). **Par conséquent**, quelle que soit la cause des variations individuelles dans les distances de dispersion [24,41], un individu ayant effectué une longue dispersion a **moins** de chances de trouver un habitat disponible similaire à son habitat natal. Un individu à **longue** dispersion a probablement rencontré des types d'habitat similaires au cours de la première phase de sa dispersion, c'est-à-dire à proximité de son territoire, comme le permet notre

définition de la disponibilité, mais il peut tout simplement ne pas être en mesure d'effectuer une NHBD, en raison d'un manque d'habitat similaire disponible une fois qu'il s'est éloigné de son territoire natal. **Au contraire**, un individu ayant une distance de dispersion courte est plus susceptible de trouver un habitat disponible similaire à son habitat natal. **Par conséquent**, pour effectuer une NHBD, un individu devrait probablement rester à proximité de son territoire natal. Diverses raisons pourraient expliquer les variations interindividuelles de la distance de dispersion [38], et nous n'avons pas spécifiquement testé si la NHBD en fait partie. **Cependant**, le fait que les individus à dispersion courte aient tendance à privilégier un habitat similaire à leur territoire natal suggère que la NHBD est une raison plausible pour une distance de dispersion courte.

Les loups peuvent utiliser des indices (expérience) obtenus dans l'habitat natal pour réduire le temps consacré à l'exploration de nouveaux environnements [11], mais la durée pendant laquelle ces indices sont utiles peut être limitée, et ce mécanisme pourrait donc n'être efficace que pour les loups se dispersant sur de courtes distances. **Par conséquent**, le fait de ne constater la NHBD que chez les loups se dispersant sur de courtes distances pourrait refléter à la fois la disponibilité de l'habitat et des réponses comportementales. La capacité à manipuler, capturer et traiter la nourriture est améliorée par l'expérience acquise dans l'habitat natal [11] et pourrait expliquer la présence de la NHBD. Les loups vivent en meute et la longue association avec le couple parental pourrait accroître les chances pour la progéniture d'apprendre des aspects du comportement de chasse qui ne sont pas innés [32]. Ce **processus d'apprentissage** pourrait favoriser la sélection d'habitats et/ou de types de proies similaires à ceux du lieu de naissance, ce qui a été invoqué pour expliquer pourquoi les loups rouges choisissaient des habitats riches en proies et similaires à leurs zones natales [21]. **Bien que le loup soit considéré comme une espèce généraliste, une spécialisation en matière de proies et d'habitat a également été observée dans une population de loups gris, où deux groupes génétiques étaient associés à deux types d'habitats différents** [19]. Au-delà du mécanisme potentiel expliquant la NHBD chez les disperseurs sur de courtes distances et son absence chez les disperseurs sur des distances moyennes et longues, nos résultats soulignent l'importance de prendre en compte l'effet des distances de dispersion lors de l'étude de la sélection de l'habitat [56].

Les mammifères présentent souvent une dispersion à prédominance masculine [38], et dans notre étude, on a en effet observé un plus grand nombre de louves se dispersant sur de courtes distances (39 femelles, 14 mâles), un nombre similaire de mâles ( $n = 89$ ) et de femelles ( $n = 77$ ) se dispersant sur des distances moyennes, et un nombre plus élevé de mâles se dispersant sur de longues distances (37 mâles, 15 femelles ; **Figure 2**). **Les femelles ont montré une NHBD plus marquée que les mâles pour toutes nos définitions de la disponibilité de l'habitat (Figure 3)**, ce qui ressemble au schéma observé chez de nombreux mammifères, les femelles étant souvent plus philopatriques envers leur habitat natal que les mâles (par exemple [3]).

La quantification de la disponibilité de l'habitat est au cœur des études sur la sélection de l'habitat. Des recherches antérieures ont montré un biais dans les résultats de la sélection de l'habitat lorsque la méthode d'analyse ne tient pas compte de la réponse fonctionnelle de l'animal, c'est-à-dire de ses choix en fonction de ce qui est disponible [59]. Dans notre étude, les chances de détecter un NHBD augmentaient avec la taille de la zone définie comme

disponible (Figure 3), qui comprenait probablement un gradient plus large et plus contrasté de types d'habitats (voir par exemple la distribution des groupes de types d'habitats dans le matériel supplémentaire électronique, Figure A8, Annexe 3) que les zones plus petites. Une manière idéale d'aborder le problème de la définition de la disponibilité dans les études sur la sélection de l'habitat pendant la dispersion serait de prendre en compte la disponibilité de l'habitat au sein de la route de dispersion observée de chaque individu (par exemple, les trajectoires basées sur le GPS). L'intégration de ces informations est souvent irréalisable en termes financiers et logistiques, et particulièrement difficile pour les animaux discrets [59] ; c'est pourquoi les études intégrant le comportement de dispersion et la disponibilité sont précieuses (par exemple [60]).

Les marches aléatoires corrélées (CRW) que nous avons utilisées constituent une simplification du comportement de dispersion individuel, car elles ne tiennent pas compte de la sélection de l'habitat au cours du processus de dispersion. **Cependant**, nous suggérons que l'échantillonnage de la disponibilité à l'aide des CRW pourrait refléter la manière dont un loup, dans ce cas précis, rencontre et finit par sélectionner un habitat mieux que des zones tampons arbitraires qui conduisent à des résultats NHBD variables, tout en mettant en évidence des schémas utiles (Figure 3). Les CRW, basées sur les itinéraires entre le territoire natal et le territoire établi des loups équipés d'un collier GPS, ont également permis d'éviter d'inclure des habitats qui, bien que théoriquement disponibles pour un loup en dispersion, ne sont pas susceptibles d'être rencontrés au cours de son processus de dispersion, qui se déroule souvent selon des itinéraires directs (matériel supplémentaire électronique, Figures A2 et A3, Annexe 2).

**Néanmoins**, nous avons également créé des zones tampons de taille progressivement plus grande comme méthode alternative pour quantifier la disponibilité de l'habitat et son influence potentielle sur la NHBD. La combinaison des distances de dispersion des loups et de différents scénarios de disponibilité de l'habitat a conduit à une certaine variation dans l'amplitude et la direction de la réponse de la NHBD chez les loups Scandinaves (Figures 2 et 3), ce qui renforce l'importance de définir la disponibilité [33] et l'appel à la prudence lors de l'interprétation des résultats de sélection de l'habitat [59]. La quantification de la disponibilité de l'habitat pour les individus en dispersion est en effet un défi reconnu dans les études sur la sélection de l'habitat [61]. Les rares tentatives antérieures visant à tester la NHBD chez les grands carnivores n'ont pas quantifié la disponibilité de l'habitat, mais ont utilisé un indicateur des types de couverture du sol dans les territoires nats et établis [21], ou ont appliqué une carte antérieure de l'adéquation de l'habitat [22]. Il est intéressant de noter que nos analyses ont montré que les individus ayant parcouru de courtes distances de dispersion pratiquaient davantage la NHBD que ceux ayant effectué des déplacements de moyenne ou longue distance (Figures 2 et 3), quelles que soient nos définitions alternatives de la disponibilité de l'habitat.

La sélection de l'habitat par les loups établissant leur territoire, c'est-à-dire le choix de terrains boisés et montagneux, ainsi que de zones habitées par d'autres loups, et l'évitement des terrains plus escarpés, des zones plus accessibles aux humains et des zones habitées par des ours bruns (Tableau 2), est cohérente avec les études antérieures sur la sélection de l'habitat des loups en Scandinavie [29,31,42] et ailleurs [26,28,62]. Plusieurs études ont en effet démontré l'influence négative des humains sur la présence [29,31] et la mortalité [35,36,41]

des loups en Scandinavie et dans d'autres régions [30]. L'impact important des activités humaines sur les loups Scandinaves, par exemple à travers le braconnage, les mesures de contrôle légales et le faible taux de survie en dehors de l'aire de reproduction [35,36,41], masque ou l'emporte probablement sur les signaux obtenus concernant leurs habitats natals, ce qui peut à son tour réduire la probabilité de mettre en évidence un schéma plus marqué de la NHBD au sein de cette population de loups. Par exemple, les individus pourraient privilégier des habitats particulièrement riches en proies, mais ces zones pourraient être évitées, plutôt que choisies, si les niveaux d'activité humaine sont tout simplement trop élevés.

La NHBD a rarement été signalée chez la faune sauvage en général [63,64], et a le plus souvent été documentée dans des habitats très hétérogènes ([9,12], mais voir [64]). Pour tester la NHBD chez les loups Scandinaves, nous avons utilisé différentes classifications d'habitats à travers différentes méthodes de regroupement et différents nombres de clusters. La tendance observée concernant la NHBD est restée cohérente avec différentes méthodes de définition de la similarité des habitats (Figure 2 ; matériel supplémentaire électronique, Figure A9, Annexe 4), ce qui renforce la robustesse de cette tendance. Nous avons sélectionné les types d'habitats représentant les facteurs les plus importants qui ont influencé la sélection de l'habitat des loups en Scandinavie [29]. **Cependant**, étant donné que la sélection de l'habitat est un processus hiérarchique agissant à plusieurs échelles spatio-temporelles [33], il pourrait exister d'autres types d'habitats importants qui n'ont pas été pris en compte par notre définition des habitats à l'échelle spatiale de notre étude.

Nous avons tenté d'optimiser les informations sur les territoires natals et établis extraites des pedigrees génétiques afin de refléter le mécanisme de dispersion, en tenant compte des distances de dispersion [56] et en intégrant les connaissances antérieures sur le comportement des loups lors de la définition de la disponibilité. Nous encourageons d'autres études à prendre davantage en compte les facteurs susceptibles d'influencer la dispersion, par exemple la dépendance au contexte paysager [65] et les variations individuelles dans le comportement et l'état physiologique des loups [32,66,67]. Nous suggérons également que l'application de notre approche méthodologique aux populations de carnivores vivant dans des paysages plus hétérogènes offre la possibilité de révéler si la NHBD se produit. En Europe du Sud, par exemple, les populations de loups s'étendent des hautes montagnes boisées aux zones agricoles plus basses, principalement dépourvues d'arbres, présentant ainsi des régimes alimentaires contrastés (par exemple [68,69]). Une telle hétérogénéité de l'habitat peut aider à comprendre le rôle des différentes caractéristiques du paysage dans le processus de dispersion des loups et d'autres grands carnivores à travers leur aire de répartition. En effet, tester la NHBD à l'aide des emplacements spatiaux des territoires natals et établis extraits des pedigrees génétiques et/ou en utilisant les emplacements d'animaux équipés de colliers GPS peut fournir des informations essentielles pour la conservation et la gestion. Par exemple, pour délimiter les zones sensibles et éclairer les programmes de réintroduction ou de translocation quant aux types d'habitats que les animaux relâchés seront le plus susceptibles d'occuper (par exemple [10,11]) ; et pour prévoir les fronts d'expansion des populations de grands carnivores actuellement en expansion. Nous encourageons donc les chercheurs à mener des études similaires, car elles peuvent améliorer notre compréhension écologique des processus de dispersion, tout en fournissant des informations essentielles aux praticiens.

# References

1. Ciucci P, Reggioni W, Maiorano L, Boitani L. 2009 Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps. *J. Wildl. Manage.* **73**, 1300–1306. (doi:10.2193/2008-510)
2. Palomares F, Delibes M, Ferreras P, Fedriani JM, Calzada J, Revilla E. 2000 Iberian lynx in a fragmented landscape: predispersal, dispersal, and postdispersal habitats. *Conserv. Biol.* **14**, 809–818. (doi:10.1046/j.1523-1739.2000.98539.x)
3. Greenwood PJ. 1980 Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* **28**, 1140–1162. (doi:10.1016/S0003-3472(80)80103-5)
4. Wauters LA, Verbeylen G, Preatoni D, Martinoli A, Matthysen E. 2010 Dispersal and habitat cuing of Eurasian red squirrels in fragmented habitats. *Popul. Ecol.* **52**, 527–536. (doi:10.1007/s10144-010-0203-z)
5. Clobert J, Galliard L, Cote J, Meylan S, Massot M. 2009 Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.* **12**, 197–209. (doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x)
6. Lima SL, Zollner PA. 1996 Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends Ecol. Evol.* **11**, 131–135. (doi:10.1016/0169-5347(96)81094-9)
7. Matthysen E. 2005 Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* **28**, 403–416. (doi:10.1111/j.0906-7590.2005.04073.x)
8. in contrasting habitats. *J. Anim. Ecol.* **73**, 1024–1034. (doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00884.x)
9. Sacks BN, Mitchell BR, Williams CL, Ernest HB. 2005 Coyote movements and social structure along a cryptic population genetic subdivision. *Mol. Ecol.* **14**, 1241–1249. (doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02473.x)
10. Davis JM. 2008 Patterns of variation in the influence of natal experience on habitat choice. *Q. Rev. Biol.* **83**, 363–380. (doi:10.1086/592851)
11. Mabry KE, Stamps JA. 2008 Dispersing brush mice prefer habitat like home. *Proc. R. Soc. B* **275**, 543–548. (doi:10.1098/rspb.2007.1541)
12. Rueness EK, Stenseth NC, O'donoghue M, Boutin S, Ellegren H, Jakobsen KS. 2003 Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx. *Nature* **425**, 69–72. (doi:10.1038/nature01942)
13. Sacks BN, Brown SK, Ernest HB. 2004 Population structure of California coyotes corresponds to habitat-specific breaks and illuminates species history. *Mol. Ecol.* **13**, 1265–1275. (doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02110.x)
14. Muñoz-Fuentes V, Darimont CT, Wayne RK, Paquet PC, Leonard JA. 2009 Ecological factors drive differentiation in wolves from British Columbia. *J. Biogeogr.* **36**, 1516–1531. (doi:10.1111/j.1365-2699.2008.02067.x)
15. Cullingham CI, Thiessen CD, Derocher AE, Paquet PC, Miller JM, Hamilton JA *et al.* 2016 Population structure and dispersal of wolves in the Canadian Rocky Mountains. *J. Mammal.* **97**, 839–851.
16. Fuller TK, Mech LD, Cochrane JF. 2003 *Wolf population dynamics. Wolves: behavior, ecology, and conservation*, pp. 161–191. Chicago, IL: University of Chicago Press.
17. Wabakken P, Sand H, Kojola I, Zimmermann B, Amemo JM, Pedersen HC, Liberg O. 2007 Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *J. Wildl. Manage.* **71**, 1631–1634. (doi:10.2193/2006-222)
18. Cayuela L. 2004 Habitat evaluation for the Iberian wolf *Canis lupus* in Picos de Europa national park, Spain. *Appl. Geogr.* **24**, 199–215. (doi:10.1016/j.apgeog.2004.04.003)
19. Ciucci P, Boitani L, Francisci F, Andreoli G. 1997 Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *J. Zool.* **243**, 803–819. (doi:10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x)
20. Huck M, Jędrzejewski W, Borowik T, Jędrzejewska B, Nowak S, Mysłajek RW. 2011 Analyses of least cost paths for determining effects of habitat types on landscape permeability: wolves in Poland. *Acta Theriol.* **56**, 91–101. (doi:10.1007/s13364-010-0006-9)
21. Lesmerises F, Dussault C, St-Laurent M-H. 2012 Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *For. Ecol. Manage.* **276**, 125–131. (doi:10.1016/j.foreco.2012.03.025)
22. Ordiz A, Milleret C, Kündberg J, Månsson J, Wabakken P, Swenson JE, Sand H. 2015 Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia.

8. Fretwell SD, Calver JS. 1969 On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* **19**, 37–44. (doi:10.1007/BF01601954)
9. Selonen V, Hanski IK, Desrochers A. 2007 Natal habitat-biased dispersal in the Siberian flying squirrel. *Proc. R. Soc. B* **274**, 2063–2068. (doi:10.1098/rspb.2007.0570)
10. Davis JM, Stamps JA. 2004 The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 411–416. (doi:10.1016/j.tree.2004.04.006)
11. Stamps JA, Swaisgood RR. 2007 Someplace like home: experience, habitat selection and conservation biology. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **102**, 392–409. (doi:10.1016/j.applanim.2006.05.038)
12. Haughland DL, Larsen KW. 2004 Exploration correlates with settlement: red squirrel dispersal severely inbred wolf population. *Mol. Ecol.* **25**, 4745–4756. (doi:10.1111/mec.13797)
35. Liberg O, Aronson Å, Sand H, Wabakken P, Maartmann E, Svensson L, Åkesson M. 2011 Monitoring of wolves in Scandinavia. *Hystrix It. J. Mamm.* **23**, 29–34.
36. Milleret C, Wabakken P, Liberg O, Åkesson M, Flagstad Ø, Andreassen HP, Sand H. 2016 Let's stay together? Intrinsic and extrinsic factors involved in pair bond dissolution in a recolonizing wolf population. *J. Anim. Ecol.* **86**, 43–54. (doi:10.1111/1365-2656.12587)
37. Liberg O, Andrén H, Pedersen H-C, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, Bensch S. 2005 Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population. *Biol. Lett.* **1**, 17–20. (doi:10.1098/rsbl.2004.0266)
38. Prugnolle F, De Meeüs T. 2002 Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. *Heredity* **88**, 161–165. (doi:10.1038/sj.hdy.6800060)
39. Chapron G *et al.* 2014 Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* **346**, 1517–1519. (doi:10.1126/science.1257553)
40. Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Andrén H, Pedersen HC. 2005 Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. *Wildlife Society Bulletin* **33**, 914–925. (doi:10.2193/0091-7648(2005)33[914:UGTAGC]2.0.CO;2)
41. Wabakken P, Sand H, Liberg O, Bjärvall A. 2001 The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Can. J. Zool.* **79**, 710–725. (doi:10.1139/z01-029)
20. Wultsch C, Caragiulo A, Dias-Freedman I, Quigley H, Rabinowitz S, Amato G. 2016 Genetic diversity and population structure of Mesoamerican jaguars (*Panthera onca*): implications for conservation and management. *PLoS ONE* **11**, e0162377. (doi:10.1371/journal.pone.0162377)
21. Karlin M, Chadwick J. 2012 Red wolf natal dispersal characteristics: comparing periods of population increase and stability. *J. Zool.* **286**, 266–276. (doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00876.x)
22. Moore JA, Draheim HM, Etter D, Winterstein S, Scribner KT. 2014 Application of large-scale parentage analysis for investigating natal dispersal in highly vagile vertebrates: a case study of American black bears (*Ursus americanus*). *PLoS ONE* **9**, e91168. (doi:10.1371/journal.pone.0091168)
- 2013 Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* **173**, 813–825. (doi:10.1007/s00442-013-2668-x)
48. Hawkes C. 2009 Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *J. Anim. Ecol.* **78**, 894–906. (doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01534.x)
49. Calenge C. 2006 The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**, 516–519.
50. Ueno M, Solberg EJ, Iijima H, Rolandsen CM, Gangsei LE. 2014 Performance of hunting statistics as spatiotemporal density indices of moose (*Alces alces*) in Norway. *Ecosphere* **5**, 1–20. (doi:10.1890/ES13-00083.1)
51. Tallian A *et al.* 2017 Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents. *Proc. R. Soc. B* **284**, 20162368. (doi:10.1098/rspb.2016.2368)
52. Milleret C, Ordiz A, Chapron G, Andreassen HP, Kindberg J, Månsson J, Tallian A, Wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B, Swenson JE, Sand H. 2018 Habitat segregation between brown bears and gray wolves in a human-dominated landscape. *Ecol. Evol.* **2018**: 00, 1–17. (doi:10.1002/ece3.4572)
53. Hijmans RJ. 2017 raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.6-7. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
54. Themeau T. 2015 A package for survival analysis in S. version 2.38. See: <https://CRAN.R-project.org/package=survival>.
30. Hebblewhite M, White CA, Nietvelt CG, McKenzie JA, Hurd TE, Fryxell JM, Bayley SE, Paquet PC. 2005 Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* **86**, 2135–2144. (doi:10.1890/04-1269)
31. Karlsson J, Brøseth H, Sand H, Andrén H. 2007 Predicting occurrence of wolf territories in Scandinavia. *J. Zool.* **272**, 276–283. (doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00267.x)
32. Mech LD, Boitani L. 2010 *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
33. Johnson DH. 1980 The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**, 65–71. (doi:10.2307/1937156)
34. Åkesson M, Liberg O, Sand H, Wabakken P, Bensch S, Flagstad Ø. 2016 Genetic rescue in a 323–330. (doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07291.x)
60. Schultz CB, Crone EE. 2001 Edge-mediated dispersal behavior in a prairie butterfly. *Ecology* **82**, 1879–1892. (doi:10.1890/0012-9658(2001)082[1879:EMDBIA]2.0.CO;2)
61. Aarts G, Fieberg J, Brasseur S, Matthiopoulos J. 2013 Quantifying the effect of habitat availability on species distributions. *J. Anim. Ecol.* **82**, 1135–1145. (doi:10.1111/1365-2656.12061)
62. Lesmerises F, Dussault C, St-Laurent M-H. 2013 Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf. *Landsc. Urban Plan.* **112**, 18–25. (doi:10.1016/j.landurbplan.2012.12.011)
63. Piper WH, Palmer MW, Banfield N, Meyer MW. 2013 Can settlement in natal-like habitat explain maladaptive habitat selection? *Proc. R. Soc. B* **280**, 20130979. (doi:10.1098/rspb.2013.0979)
64. Merrick MJ, Koprowski JL. 2016 Evidence of natal habitat preference induction within one habitat type. *Proc. R. Soc. B* **283**, 20162106. (doi:10.1098/rspb.2016.2106)
65. Dalziel BD, Morales JM, Fryxell JM. 2008 Fitting probability distributions to animal movement trajectories: using artificial neural networks to link distance, resources, and memory. *Am. Nat.* **172**, 248–258. (doi:10.1086/589448)
66. Sands J, Creel S. 2004 Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Anim. Behav.* **67**, 387–396. (doi:10.1016/j.anbehav.2003.03.019)

42. Zimmermann B, Nelson L, Wabakken P, Sand H, Liberg O. 2014 Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behav. Ecol.* **25**, 1353–1364. (doi:10.1093/beheco/aru134)
43. Howard WE. 1960 Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *Am. Midl. Nat.* **63**, 152–161. (doi:10.2307/2422936)
44. Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson Ö, Pedersen HC, Liberg O. 2008 Summer kill rates and predation pattern in a wolf–moose system: can we rely on winter estimates? *Oecologia* **156**, 53–64. (doi:10.1007/s00442-008-0969-2)
45. Wilkenros C, Liberg O, Sand H, Andren H. 2010 Competition between recolonizing wolves and resident lynx in Sweden. *Can. J. Zool.* **88**, 271–279. (doi:10.1139/Z09-143)
46. Chapron G *et al.* 2016 Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecol. Modell.* **339**, 33–44. (doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.08.012)
47. Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JD, Rauset GR, Pedersen HC.
48. Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS. 2005 Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* **86**, 1320–1330. (doi:10.1890/04-0953)
49. Forester JD, Im HK, Rathouz PJ. 2009 Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. *Ecology* **90**, 3554–3565. (doi:10.1890/08-0874.1)
50. R Core Team. 2016 R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. See: <https://www.R-project.org/>.
51. Wiggett DR, Boag DA, Wiggett AD. 1989 Movements of intercolony natal dispersers in the Columbian ground squirrel. *Can. J. Zool.* **67**, 1447–1452. (doi:10.1139/z89-205)
52. Van Moorter B, Visscher D, Herfindal I, Basille M, Myrsterud A. 2013 Inferring behavioural mechanisms in habitat selection studies getting the null-hypothesis right for functional and familiarity responses. *Ecography* **36**,
53. Cheney CD. 1982 Probability learning in captive wolves. In *Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation* (eds FH Harrington, PC Paquet), pp. 272–281. Park Ridge, NJ: Noyes Publications.
54. Blanco JC, Cortés Y, Virgós E. 2005 Wolf response to two kinds of barriers in an agricultural habitat in Spain. *Can. J. Zool.* **83**, 312–323. (doi:10.1139/z05-016)
55. Apollonio M, Mattioli L, Scandura M, Mauri L, Gazzola A, Avanzinelli E. 2004 Wolves in the Casentinesi Forests: insights for wolf conservation in Italy from a protected area with a rich wild prey community. *Biol. Conserv.* **120**, 249–260. (doi:10.1016/j.biocon.2004.02.021)
56. Sanz Pérez A, Ordiz A, Sand H, Swenson J, Wabakken P, Wilkenros C, Zimmermann B, Åkesson M, Milleret C. 2018 Data from: No place like home? A test of the natal habitat-biased dispersal hypothesis in Scandinavian wolves. Dryad Digital Repository. (doi:10.5061/dryad.76hv890)