

Sélection des tanières de loup, *Canis lupus*, dans les montagnes Rocheuses

Wolf, *Canis lupus*, Den Site Selection in the Rocky Mountains

JON R. TRAPP^{1,6}, PAUL BEIER², CURT MACK³, DAVID R. PARSONS⁴, and PAUL C. PAQUET⁵

¹Environmental Studies Graduate Program, Prescott College, Prescott, Arizona 86301 USA; Corresponding Author: Present address: P.O. Box 1756, Red Lodge, Montana 59068 USA; e-mail jtrapp@cablemt.net

²Wildlife Ecology and Conservation Biology, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona 86011 USA

³Gray Wolf Recovery Project, Nez Perce Tribe, P.O. Box 1922, McCall, Idaho 83638 USA

⁴Carnivore Conservation Biologist, The Rewilding Institute, Albuquerque, New Mexico USA; Present address: 8613 Horacio Place NE, Albuquerque, New Mexico 87111 USA

⁵University of Calgary, Faculty of Environmental Design, Calgary, Alberta, Canada

⁶Present address, P.O. Box 1756, Red Lodge, Montana 59068 USA; e-mail: jtrapp@cablemt.net

Trapp, Jon R., Paul Beier, Curt Mack, David R. Parsons, and Paul C. Paquet. 2008. Wolf, *Canis lupus*, den site selection in the Rocky Mountains. *Canadian Field-Naturalist* 122(1): 49-56.

Résumé

La mortalité des loups, *Canis lupus*, étant la plus élevée au cours des six premiers mois de leur vie, le choix du site de la tanière peut affecter le succès reproductif des populations de loups. Nous avons étudié la sélection de l'habitat de mise-bas à petite échelle (dans un rayon de 100 m du site de mise-bas) en comparant les caractéristiques mesurées sur le terrain de 22 mises-bas dans l'Idaho, le Montana et l'Alberta avec 22 emplacements aléatoires appariés dans les domaines vitaux des meutes. Par ordre d'importance, les loups ont fait leur tanière dans des zones où le couvert végétal, la couverture cachée, la couverture végétale herbacée et les débris ligneux étaient plus importants, et qui étaient plus proches de l'eau que les sites aléatoires appariés. Ainsi, les loups peuvent sélectionner les sites de tanière en fonction de la protection physique et de la disponibilité de l'eau. Nous avons également étudié la sélection de l'habitat de mise-bas à grande échelle en comparant 35 tanières de loups avec 35 sites de contraste appariés dans l'Idaho, le Montana et le Wyoming en ce qui concerne six variables télédétectées (altitude, pente, couverture de la forêt de conifères, rayonnement solaire, distance à l'eau et distance aux routes). Bien que ces variables ne diffèrent pas (P univarié $> 0,10$) entre les tanières et les sites de contraste, un modèle de distance de Mahalanobis utilisant quatre variables télédétectées (pente, élévation, couverture forestière de conifères et rayonnement solaire) suggère que plus de 85% des tanières se trouvent dans des habitats de mise-bas potentiels occupant moins de 12% des zones de rétablissement du loup dans le nord des Rocheuses. Ce modèle peut être utile pour identifier les emplacements probables des tanières dans les zones non encore occupées par les loups. Les zones centrales d'utilisation du loup, y compris les aires de mise-bas, ont montré une intensité d'utilisation plus élevée tout au long de l'année par rapport à l'ensemble du territoire.

INTRODUCTION

De nombreuses études ont porté sur la reproduction et la mise-bas du loup, *Canis lupus* (par exemple, Mech 1970 ; Ballard et Dau 1983 ; Fuller 1989 ; Ciucci et Mech 1992 ; Matteson 1992 ; Unger 1999), mais le choix du site de mise-bas dans les écosystèmes forestiers n'est pas complètement compris (Norris et al. 2002). Comme la plupart des mortalités de petits se produisent au cours des six premiers mois, le choix du site et l'activité autour de la tanière peuvent affecter le succès reproductif de la meute (Harrington et Mech 1982).

Le nombre et la répartition des populations de loups ont augmenté dans les montagnes Rocheuses du Nord depuis les réintroductions dans le centre de l'Idaho et le parc national de Yellowstone en 1995 et 1996 (U.S. Fish and Wildlife Service et al. 2006). La sélection des tanières par les loups recolonisateurs peut refléter la sélection de caractéristiques d'habitat relativement peu contraintes par la tradition, les interactions territoriales ou d'autres facteurs sociaux. Des modèles d'habitat utilisant des données collectées sur une population en voie de recolonisation peuvent être utilisés pour suggérer des facteurs importants dans la sélection des tanières.

Les territoires des loups dans les montagnes Rocheuses du Nord ont une superficie moyenne de plus de 500 km² (U.S. Fish and Wildlife Service et al. 2006), les activités étant concentrées dans la zone de la tanière entre avril et juin. Il n'existe pas de rapports antérieurs évaluant l'importance des aires de mise-bas pendant les 9 autres mois de l'année. Si les aires de mise-bas sont importantes tout au long de l'année, leur localisation peut être utile pour établir des priorités en matière de gestion.

Notre effort est le premier à traiter de la sélection des sites de mises-bas de loups dans le nord des Rocheuses depuis les réintroductions et est basé sur un plus grand nombre de tanières que les études précédentes publiées sur la sélection des sites de mises-bas de loups en Amérique du Nord (Ballard et Dau 1983 ; Ciucci et Mech 1992 ; Matteson 1992 ; Unger 1999 ; Norris et al. 2002). Nos objectifs étaient les suivants : (1) décrire les caractéristiques des tanières utilisées par les loups ; (2) étudier les facteurs influençant la sélection des tanières ; (3) développer un **modèle prédictif** de l'habitat adéquat pour les tanières dans le nord des Rocheuses, basé sur des données de télédétection ; et (4) examiner l'emplacement des tanières par rapport aux limites du domaine vital.

METHODES

Zone d'étude

Cette étude s'est concentrée sur les trois zones de récupération du loup dans les Rocheuses du nord des États-Unis : le nord-ouest du Montana, le centre de l'Idaho et la région du Grand Yellowstone. Les montagnes Rocheuses du Nord s'étendent du nord-ouest du Wyoming aux frontières nord de l'ouest du Montana et de l'Idaho. Cette chaîne de montagnes est délimitée par les Grandes Plaines à l'est et par le plateau Columbia et le Grand Bassin à l'ouest. L'activité volcanique a été le principal facteur de formation de ces montagnes (Kershaw et al. 1998). Les glaciers en régression ont aplani les plaines, creusé de larges vallées et formé des pics spectaculaires. Parmi les pics les plus élevés, citons Gannett Peak dans le Wyoming (4 207 m), Granite Peak dans le Montana (3 904 m) et Borah Peak dans l'Idaho (3 861 m). En raison des changements spectaculaires d'altitude et de latitude, le climat varie considérablement dans la zone d'étude. Chacune des trois zones de rétablissement dépasse 50 000 km² et se compose principalement de terres publiques. Les principales proies des loups dans cette région sont le cerf wapiti (*Cervus elaphus*), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulet (*O. hemionus*) et l'orignal (*Alces alces*).

Caractéristiques des tanières

Les emplacements connus et probables des tanières ont été fournis par la tribu Nez Perce dans l'Idaho, le U.S. Fish and Wildlife Service dans le Montana, et le parc national de Banff en Alberta, Canada. Les tanières ont été trouvées en évaluant les emplacements de télémétrie aérienne des loups munis de colliers pendant la saison des tanières (avril-juin). Les sites probables de tanières ont été intégrés à l'étude seulement après que les équipes au sol aient pu localiser les tanières et

confirmer leur utilisation récente par les loups. Nous nous sommes concentrés sur l'étude des tanières utilisées depuis 2000. Pour réduire l'impact sur les loups, les données ont été collectées après que la télémétrie aérienne et terrestre des loups munis de colliers ait confirmé que la meute n'utilisait plus la zone de la tanière. **Comme les loups utilisent souvent la même tanière les années suivantes** (Ballard et Dau 1983 ; Mech et Packard 1990), nous avons pris des précautions pour ne pas modifier la tanière. Nous avons collecté des données dans 22 tanières (12 en Idaho, 8 dans le Montana et 2 dans le parc national de Banff, au Canada), en excluant les tanières utilisées pour la dernière fois avant 2000, ou les tanières où des modifications de l'habitat avaient eu lieu après que les loups les aient utilisées.

De juin à octobre 2003, nous avons mesuré 14 **variables** végétales et topographiques sur les sites des tanières et de contrastes (Tableau 1). Les données ont été collectées sur les sites de tanières (une parcelle de 20 × 20 m centrée sur l'ouverture de la tanière) et sur les zones de tanières (la moyenne des variables mesurées sur 5 parcelles : une à l'ouverture de la tanière et une à 50 m de l'ouverture de la tanière dans les directions cardinales). La couverture cachée a été enregistrée comme le pourcentage moyen d'obscurité d'un poteau de couverture de 2 m observé à 15 m de distance dans chaque direction cardinale (Griffith et Youtie 1988). La densité de la canopée a été estimée à l'aide d'un densitomètre sphérique (Lemon 1957).

Sélection de l'habitat à petite échelle en utilisant les données collectées sur le terrain

Pour chaque tanière, nous avons mesuré les mêmes variables à un endroit de contraste aléatoire dans le domaine vital de la meute. Les limites du domaine vital ont été fournies par les projets Idaho et Montana Wolf et par le parc national de Banff et consistaient en des polygones convexes minimums basés sur les données de radio-télémétrie. Dans certains cas, lorsque les territoires de la meute semblaient stables d'une année sur l'autre et que le nombre annuel d'emplacements radio était faible, les limites de la meute étaient basées sur des emplacements radio regroupés sur plusieurs années (Ballard et al. 1987). Pour trois meutes pour lesquelles les données sur le domaine vital n'étaient pas disponibles, nous avons choisi un site de contraste à 1 km de la tanière dans une direction aléatoire.

Nous avons comparé les sites et les zones de repaire et de contraste en utilisant le test des rangs signés de Wilcoxon (Zar 1999) pour les 13 **variables continues** et en utilisant le Chi-carré pour la présence d'eau à moins de 100 m (la seule **variable catégorielle**). Les variables significativement différentes ($P < 0,10$) entre les sites de tanières et de contraste, et les zones de tanières et de contraste ont été évaluées pour la multicollinéarité. Si les coefficients de corrélation de Pearson (Zar 1999) indiquaient une corrélation ($|r| > 0,50$), les variables ayant des valeurs P plus élevées ont été retirées de la liste des variables candidates. Nous avons créé des modèles de régression logistique à entrée directe à l'échelle du site (1 placette) et de la zone (5 placettes). Le critère pour entrer et retenir les variables dans le modèle de régression logistique était $P < 0,20$ (Hosmer et Lemeshow 2000), en utilisant les valeurs P associées à la statistique R de chaque variable.

Sélection de l'habitat à grande échelle à l'aide de données télédéteectées et développement d'un modèle prédictif de l'habitat approprié pour les tanières

Des données de télédétection étaient disponibles pour les 20 tanières aux États-Unis où nous avons recueilli des données de terrain et pour 15 autres tanières dans le parc national de Yellowstone (YNP), pour un total de 35 tanières dans les trois zones de récupération des montagnes Rocheuses du Nord. Nous avons sélectionné six **variables** dont la littérature précédente suggérait l'importance

dans la sélection de l'habitat par les loups (Matteson 1992 ; Mladenoff et al. 1995 ; Oakleaf 2002) et qui pouvaient être générées dans ArcView à partir de couches de données existantes (Tableau 2).

Le rayonnement solaire direct a été estimé avec SOLAR-FLUX (Rich et al. 1995 ; fonctionnant sous ARC/INFO avec des modèles numériques d'élévation). SOLARFLUX modélise le rayonnement solaire entrant en fonction de la pente, de l'aspect, de l'azimut et du zénith solaires, de la période de l'année, des caractéristiques topographiques, de l'altitude et des conditions atmosphériques. Nous avons utilisé le 15 avril dans ce modèle comme date moyenne de parturition dans le nord des Rocheuses (C. Mack, communication personnelle). Étant donné que les domaines vitaux et les tanières du loup dans le nord des Rocheuses se trouvent principalement dans les forêts de conifères (Matteson 1992 ; Oakleaf 2002), une couche SIG de forêt de conifères a été dérivée des National Land Cover Data. Cette couche de données a été développée à partir d'une résolution de 30 m en tant que pourcentage de cellules forestières dans un rayon de 100 m du site de la tanière et du contraste. L'élévation et la pente ont été dérivées de National Elevation Data (NED). Les données sur les routes et l'eau ont été dérivées des Digital Line Graphs (DLG) de l'U.S. Geological Survey (2002) et du Topologically Integrated Geographic Encoding and Referencing system [TIGER] (U.S. Census Bureau 2002). Les distances entre les tanières, l'eau et les routes ont été calculées avec les fonctions de distance d'ArcView. Nous n'avons pas fait de distinction entre les quatre classes de routes TIGER (routes primaires à accès limité ; routes primaires sans accès limité ; routes secondaires et de liaison ; et routes locales, de voisinage et rurales).

Nous avons utilisé la distance de Mahalanobis (Krzanowski 1988 ; Podruzny et al. 2002 ; Farber et Kadmon 2003) pour modéliser les habitats potentiels de mise-bas dans la zone d'étude. Cette mesure de dissimilarité est la distance au carré entre le vecteur des variables de l'habitat mesurées à n'importe quel endroit du paysage, et le vecteur moyen de tous les sites de mise-bas ($n = 35$). Nous avons utilisé l'altitude, la pente, le rayonnement solaire et la couverture de la forêt de conifères à une résolution de 30 mètres comme variables sur la base d'études antérieures qui ont suggéré leur importance (Mech 1970 ; Matteson 1992 ; Unger 1999). La distance aux routes et à l'eau n'a pas été utilisée car la résolution de l'ensemble de données était trop grossière. Les distances de Mahalanobis ont été calculées à l'aide d'une extension Arc View (Jenness 2003*).

Comme les distances de Mahalanobis n'ont pas de limite supérieure, les valeurs ont été converties en valeurs P de Chi-carré (Clark et al. 1993). Les valeurs P proches de 0 reflètent une distance de Mahalanobis élevée et une grande dissimilarité avec l'habitat des tanières observé, tandis que les valeurs P proches de 1 sont similaires aux sites de tanières. Chaque valeur P définit un modèle d'habitat. Nous avons évalué les modèles en calculant le pourcentage de tanières de loups et le pourcentage du paysage qui dépassaient les différents seuils de valeurs P . Nous avons considéré qu'un modèle était utile s'il englobait >85% des tanières dans un habitat approprié qui comprenait < 25% du paysage.

Localisation des tanières dans les limites du domaine vital

Afin d'évaluer si les loups localisent les tanières dans les zones centrales d'utilisation, nous avons examiné l'emplacement de chaque tanière par rapport aux limites du domaine vital. Des estimateurs de domaine vital à noyau fixe (Powell et al. 1997 ; Seaman et al. 1999) ont été générés à l'aide de données de radio-téléométrie, d'Arc-View 3.2 (Environmental Systems Research Institute 1992) et de l'extension ArcView Animal Movement (Hooge et al. 1999). Nous avons construit des

polygones à 95% pour représenter les domaines vitaux des loups, à l'exclusion des aberrations, et des polygones à 50% pour représenter une zone d'utilisation centrale dans les domaines vitaux. Nous avons utilisé les positions télémétriques prises du 1^{er} août de l'année précédente au 31 juillet de l'année de mise-bas pour calculer les domaines vitaux pour cette analyse. Bien que Seaman et al. (1999) aient suggéré un minimum de 30 emplacements télémétriques pour générer un domaine vital à noyau fixe, trois meutes avec 20-28 emplacements ont été incluses. Comme les vols de télémétrie sont généralement plus nombreux pendant la saison de mise-bas (avril-juin), pour déterminer les emplacements des tanières, un biais d'échantillonnage existait. Pour réduire ce biais, si >25% (1/4 de l'année) des emplacements d'un domaine vital étaient obtenus pendant la période de mise-bas, nous avons éliminé au hasard des emplacements de la période de mise-bas jusqu'à ce que cette période ne comprenne plus que 25% de toutes les localisations annuelles. Comme toutes les meutes n'étaient pas équipées de colliers et que certaines meutes équipées de colliers n'ont pas été suivies pendant plusieurs mois au cours de l'année, seules huit tanières de l'Idaho et quatre tanières du Montana ont pu être évaluées.

RESULTATS

Caractéristiques du site de la tanière

Vingt-trois des 25 tanières étaient des **excavations** à flanc de colline avec une pente moyenne de 15 ± 9 degrés (Tableau 1). Douze des **excavations** à flanc de colline ont été classées comme « ouvertes », car elles n'étaient pas directement sous un arbre ; dix étaient sous des arbres, et une était sous un arbre abattu. La plupart des tanières étaient propres et sèches, avec des poils dans le sol et suspendus au toit. La hauteur et la largeur moyennes des entrées étaient de $43,9 \pm 18$ cm et $48,3 \pm 15$ cm, respectivement. La profondeur moyenne des excavations était de $282 \pm 139,9$ cm. La plupart des **terriers** descendaient avec une pente de 17 à 42 degrés sur environ un mètre avant de se stabiliser ou de monter légèrement vers une chambre élargie de naissance/allaitement. Les mesures intérieures étaient en moyenne de $50,5 \pm 25,9$ cm pour la hauteur et $90,3 \pm 38,3$ cm pour la largeur. La propriété des terres était : U.S. Forest Service (68%), National Park Service (12%), Bureau of Land Management (8%), privé (8%) et d'état (4%).

L'espèce d'arbre la plus répandue dans les tanières était le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), suivi, dans l'ordre, de l'épinette d'Engelmann (*Picea engelmannii*), du pin tordu (*Pinus contorta*), du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), du grand sapin (*Abies grandis*), du mélèze occidental (*Larix occidentalis*) et du pin gris (*Pinus flexilis*). Les principales espèces d'arbustes présentes dans les tanières, de la plus commune à la moins commune, comprenaient : la symphorine (*Symphoricarpos albus* et *S. oreophilus*), le rosier (*Rosa* sp.), le *Vaccinium scoparium*, le *Berberis repens*, le *Vaccinium globulare*, l'*Amélanchier alnifolia*, le Genévrier commun (*Juniperus communis*), la Spirée à feuilles de bouleau (*Spiraea betulifolia*) et la Grande armoise (*Artemisia tridentata*).

Par rapport aux sites de contraste, les sites de tanières présentaient une plus grande fermeture de la canopée, une couverture cachée, une couverture végétale herbacée, des débris ligneux, mais moins de roches (Tableau 1). La fermeture moyenne de la canopée était de $88 \pm 22\%$. La couverture cachée moyenne était de $82 \pm 21\%$ entre 0 et 1 m au-dessus du sol, et de $61 \pm 26\%$ entre 1 et 2 m au-dessus du sol, pour un total combiné de $72 \pm 24\%$. Les zones de refuge avaient une plus grande couverture cachée, plus de couverture végétale herbacée, mais moins de feuilles et de litière de pin que les zones de contraste (Tableau 1).

TABLEAU 1. Descriptions, unités et méthodes d'échantillonnage des variables de l'habitat mesurées sur le terrain aux tanières de loups et à des emplacements aléatoires appariés dans le nord des Rocheuses, aux États-Unis et en Alberta, au Canada, 2003. Caractéristiques de l'habitat mesurées sur le terrain (SE) associées aux tanières de loups ($n = 22$) et contrastes ($n = 22$) pour l'analyse des sites de tanières de loups. Le site est une parcelle unique de 20×20 m, et la superficie est la moyenne de 5 parcelles de ce type - la parcelle centrale plus les parcelles situées à 50 m dans les directions cardinales). Les variables différant de manière significative ($\alpha = 0,1$, test des rangs signés de Wilcoxon ; caractères gras) ont été prises en compte pour être intégrées dans le modèle de régression logistique

| Variable | Units | Description and methods | Site | | | Area | | |
|--------------------------------|-------------------|--|------------|------------|--------------|------------|------------|-------------------|
| | | | Den | Contrast | <i>P</i> | Den | Contrast | <i>P</i> |
| Elevation | m | Measured with GPS unit. | 1672 (397) | 1756 (323) | 0.25 | 1672 (397) | 1756 (323) | 0.25 |
| Slope of site | degrees | Determined using a clinometer. Averaged slope along the fall line 10 m upslope and downslope. | 15 (9) | 13 (8) | 0.27 | 15 (9.5) | 14.5 (9) | 0.69 |
| Index of tree diameter | inches | Measured diameter of each tree >2" DBH touching the transect ^a tape. | 7.4 (8.5) | 5.8 (4.2) | 0.17 | 5.8 (6.4) | 7.1 (6.1) | 0.16 |
| Canopy closure | % | Estimated at plot center using a spherical densiometer (Lemon 1957). | 88 (22) | 59 (36) | 0.009 | 65 (34) | 60 (36) | 0.19 |
| Hiding cover | % | Average percent obscured of a 2-m high cover pole observed 15 m away in each cardinal direction (Griffith and Youtie 1988). | 72 (24) | 47 (30) | 0.007 | 57 (23) | 49 (29) | 0.026 |
| Presence of water within 100 m | categorical (0/1) | Presence or absence of standing water, permanent or ephemeral streams of any size within 100 m of den. | 15 | 7 | 0.017 | 15 | 7 | 0.017 |
| Herbaceous ground cover | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that lay above an herbaceous plant. | 40 (15) | 30 (17) | 0.020 | 42 (18) | 31 (18) | <0.0005 |
| Leaf/needle litter | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that lay above leaf/needle litter. | 28 (13) | 29 (18) | 0.88 | 26 (15) | 30 (19) | 0.096 |
| Shrub cover | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that lay above a plant 20-200 cm tall. | 12 (8) | 18 (16) | 0.14 | 15 (12) | 16 (16) | 0.80 |
| Small woody debris | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that lay above woody debris 5-15 cm in diameter. | 5 (4) | 2 (2) | 0.046 | 4 (4) | 3 (4) | 0.56 |
| Large woody debris | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that lay above woody debris >15 cm in diameter. | 4 (6) | 4 (6) | 0.61 | 3 (4) | 3 (4) | 0.47 |
| Soil cover | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that lay above bare soil, including rocky <2.5 cm in diameter. | 6 (4) | 8 (10) | 0.98 | 5 (6) | 7 (10) | 0.025 |
| Rock cover | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that lay above rocky material >2.5 cm in diameter. | 1 (2) | 5 (15) | 0.066 | 2 (7) | 5 (16) | 0.038 |
| Tree cover | % | Fraction of meter marks ($n=63$) on the transect ^b that touched a tree >200 cm tall or the tree root system. | 5 (5) | 5 (6) | 0.36 | 4 (5) | 5 (7) | 0.82 |

^a χ^2 test

^b Three 20-m transects were placed 10m apart, perpendicular to the aspect of the hill.

Sélection de l'habitat à petite échelle à l'aide des données collectées sur le terrain

Six des 14 **variables** de l'habitat différaient ($P < 0,10$) entre les sites de repaire et les sites de contraste (parcelles individuelles de 20×20 m), et étaient des candidats pour le modèle de régression logistique (Tableau 1). La couverture de la canopée et la couverture cachée étaient fortement corrélées ($|r| = 0,53$), la couverture cachée a donc été supprimée car elle était moins significative. Le modèle (Tableau 3) incluait l'eau à moins de 100 m, le couvert végétal, le couvert herbacé et les petits débris ligneux ; il a classé 86% (19 sur 22) des sites de contraste et 82% (18 sur 22) des sites de tanières pour une précision combinée de 84%.

Six variables différaient entre les zones d'abri et les zones et les zones de contraste (groupes de cinq parcelles) : L'eau à moins de 100 m, la couverture cachée, la couverture herbacée, la couverture de feuilles et d'aiguilles, la couverture du sol et la couverture rocheuse, dont aucune ne présentait de multicollinéarité. Le modèle (Tableau 4) comprenait la couverture cachée, la couverture herbacée, la couverture de feuilles et d'aiguilles et l'eau à moins de 100 m et a classé 74% (16 sur 22) des zones de contraste et 70% (15 sur 22) des zones de tanières pour une précision combinée de 71%.

*Sélection de l'habitat à grande échelle à l'aide de données télédéteectées et développement d'un modèle **prédictif** de l'habitat approprié pour les tanières*

Aucune des six variables dérivées des données de télédétection ne différait significativement entre les tanières et les sites de contraste (Tableau 2). Les caractéristiques de l'habitat variaient considérablement entre les tanières de loups, de sorte que 70% des 35 tanières étaient dissemblables (Mahalanobis $P \leq 0,40$ - Figure 1) au vecteur d'habitat moyen. Mais la majeure partie du paysage des montagnes Rocheuses du Nord était encore plus dissemblable au vecteur d'habitat moyen, avec >80% de la zone d'étude ayant un P de Mahalanobis $< 0,10$. Les 12% du paysage qui ressemblaient le plus à l'habitat moyen englobaient 89% des tanières de loups échantillonnées, et les 18% du paysage les plus semblables à la moyenne englobaient 91% des tanières (Figure 1).

TABLEAU 2. Variables SIG utilisées dans la sélection de l'habitat pour l'analyse des sites de tanières de loups dans les montagnes Rocheuses du Nord, États-Unis, 2003. Moyenne (SE) des variables télédéteectées mesurées dans les tanières de loups ($n = 35$) et les sites de contraste ($n = 35$)

| Variable | Units | Resolution | Source | Dens | Contrasts | <i>P</i> |
|-------------------|------------------|------------|--|-------------------|-------------------|----------|
| Distance to Roads | m | 1:100 000 | USGS DLG (1983) ^{a,c} TIGER ^b | 2654 (3432) | 3039 (4855) | 0.86 |
| Distance to Water | m | 1:100 000 | USGS DLG (1983) ^{a,b} TIGER ^c | 412 (311) | 533 (483) | 0.41 |
| Coniferous Forest | 0/1 | 30 m | GAP (USGS 2002) | 59 (44) | 54 (44) | 0.48 |
| Elevation | m | 30 m | USGS NED | 1916 (404) | 2011 (389) | 0.1 |
| Slope | ° | 30 m | USGS NED | 19 (16) | 20 (16) | 0.54 |
| Solar Radiation | W/m ² | 30 m | Based on NED, Calculated with SolarFlux ^d | 5822696 (1351423) | 5642444 (1500068) | 0.54 |

^a Idaho USGS: United States Geological Survey

^b Montana DLG: Digital Line Graphs

^c Yellowstone National Park NED: National Elevation Data

^d 15April, 0900-1500

TABLEAU 3. Modèle de régression logistique prédisant les sites de tanière de loup (parcelle de 20 × 20m centrée sur la tanière) par rapport aux sites de contraste dans les Northern Rocky Mountains, États-Unis, 2003

| Variable | Coefficient | SE | Coefficient/SE | <i>P</i> -value | R |
|--------------------|-------------|-------|----------------|-----------------|-------|
| Water within 100m | 1.39 | 0.85 | 1.64 | 0.099 | 0.11 |
| Canopy Cover | 0.042 | 0.018 | 2.33 | 0.018 | 0.24 |
| Herbaceous Cover | 0.078 | 0.035 | 2.23 | 0.024 | 0.23 |
| Small Woody Debris | 0.21 | 0.13 | 1.62 | 0.11 | 0.094 |
| Constant | -7.12 | 2.34 | -3.04 | 0.002 | |

TABLEAU 4. Modèle de régression logistique prédisant les zones de tanières de loups (le site de la tanière plus 4 parcelles satellites similaires à 50 m de la tanière) par rapport aux zones de contraste dans les montagnes Rocheuses du Nord, États-Unis, 2003

| Variable | Coefficient | SE | Coefficient/SE | <i>P</i> -value | R |
|--------------------|-------------|-------|----------------|-----------------|------|
| Hiding Cover | 0.014 | 0.007 | 2.03 | 0.049 | 0.08 |
| Herbaceous Cover | 0.04 | 0.01 | 4.17 | <0.005 | 0.22 |
| Leaf/needle Cover | 0.025 | 0.011 | 2.23 | 0.0666 | 0.23 |
| Water within 100 m | 1.31 | 0.33 | 3.97 | 0.0001 | 0.21 |
| Constant | -2.73 | 0.6 | -4.55 | 0 | |

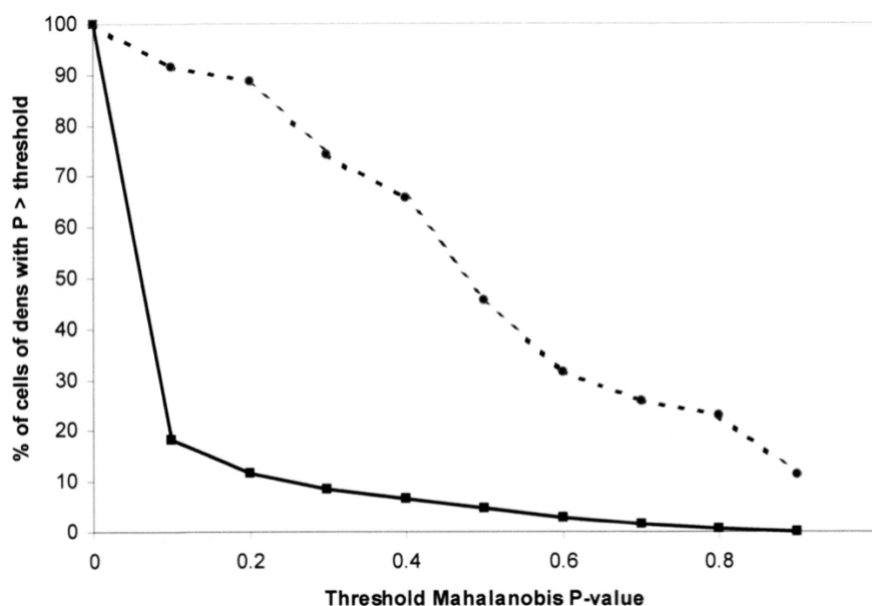


FIGURE 1. Pourcentage de tanières (ligne pointillée) ou de cellules (ligne continue) avec un *P* de Mahalanobis supérieur ou égal à la valeur seuil pour l'analyse des sites de tanières de loups dans le nord des Montagnes Rocheuses, USA, 2003. Des valeurs plus élevées sur l'axe des x indiquent une plus grande similarité avec le vecteur moyen des mesures de l'habitat des tanières de loups

Localisation des tanières dans les limites du domaine vital

Onze des 12 tanières étaient situées dans la zone de 50% d'utilisation. L'estimateur à noyau a identifié deux ou trois zones centrales discontinues pour cinq territoires. Dans ces cas, trois des cinq tanières étaient situées dans la plus grande des 50% de zones centrales. La taille du noyau de 50% ($\bar{X} = 148 \pm 197 \text{ km}^2$) représentait environ 18% de la taille du noyau à 95% ($\bar{X} = 761 \pm 653 \text{ km}^2$). La taille du domaine vital du MCP était en moyenne de $585,3 \pm 453,2 \text{ km}^2$. Seulement 45% des emplacements dans le noyau de 50% étaient issus de la période de mise-bas (avril-juin).

DISCUSSION

La sélection du site de la tanière semble la plus forte dans un rayon de 15 m de l'entrée de la tanière, mais elle est également apparente (mais moins prononcée) dans un rayon de 50 m autour de la tanière. Nous avons trouvé une couverture dense (> 70% d'obscurité) près des tanières, et les tanières étaient souvent difficiles à trouver et pouvaient rarement être vues à plus de 20 mètres. Des études antérieures dans le Montana (Matteson 1992), ainsi que dans le Wisconsin et le Minnesota (Unger 1999) n'ont pas trouvé de différence significative de couverture entre les tanières et les sites de contraste. Matteson (1992) a mesuré la couverture à 30,5 et 61 m, avec des valeurs de couverture de $66,1 \pm 27,3\%$ et $91 \pm 17,3\%$, respectivement. À notre avis, Matteson a mesuré la couverture à des distances inappropriées, ce qui a donné lieu à des valeurs de couverture horizontale élevées et à une puissance réduite pour détecter les différences. Unger (1999) a trouvé que la couverture moyenne des tanières était de $70 \pm 24\%$ à 16 m, ce qui est comparable à nos résultats ($72 \pm 24\%$).

Matteson (1992) et Unger (1999) ont considéré que le couvert végétal des tanières était peu important. Tous deux ont rapporté des valeurs moyennes de couverture de la canopée plus faibles ($43 \pm 9\%$: Unger 1999 ; $19 \pm 21\%$: Matteson 1992) que les $88 \pm 22\%$ que nous avons observés. Ces différences pourraient s'expliquer par les différentes méthodes de collecte. Matteson a estimé visuellement la couverture de la canopée, alors que Unger a utilisé une méthode de point-intercept. Nuttle (1997) a suggéré que les méthodes d'interception ponctuelle peuvent ne pas refléter la perception qu'a un individu de la couverture de la canopée.

Unger (1999) a trouvé des pentes plus raides dans les tanières que dans les sites de contraste. Bien que nous n'ayons pas identifié la pente comme un attribut sélectionné du site de la tanière, notre pente moyenne de 15 degrés était similaire aux 14 degrés d'Unger. Matteson (1992) a trouvé des pentes moyennes de 9 ± 11 degrés. Stephenson (1974*) a trouvé une pente moyenne beaucoup plus raide de 33 degrés dans la chaîne de Brooks en Alaska. En utilisant l'altitude et la pente mesurées dans un modèle GIS, Oakleaf (2002) a trouvé des zones centrales des domaines vitaux de la meute dans le nord des Rocheuses à des altitudes plus basses avec des pentes plus douces. Bien que nous ayons constaté que la plupart des tanières étaient situées dans les zones centrales des domaines vitaux, nous n'avons trouvé aucune corrélation significative entre les sites de tanières et l'élévation ou la pente.

Les variables présentant des différences significatives entre les sites et les zones de refuge sont la couverture cachée, la couverture herbacée et la couverture rocheuse. L'augmentation du sol nu était significativement différente dans les zones de tanières mais pas dans les sites de tanières. Un couvert végétal plus dense et de petits débris ligneux étaient significatifs au niveau du site, ce qui suggère que les loups réagissent à ces deux variables d'habitat immédiatement autour de l'entrée de la

tanière. Un couvert végétal plus dense à l'entrée de la tanière pourrait suggérer que les loups choisissent des zones offrant une protection plus verticale, ou cela pourrait être un artefact de la sélection de sites de tanières près des racines des arbres pour une intégrité structurelle accrue. Bien que les petits bois puissent fournir une faible défense structurelle contre les prédateurs terrestres, ils peuvent fournir une obscurité visuelle.

Les couches SIG des routes et de l'eau à une résolution de 1 : 100 000 étaient imprécises par rapport aux observations sur le terrain. Sur le terrain, nous avons constaté que la plupart des tanières se trouvaient à moins de 100 m d'un point d'eau, bien que les données SIG n'aient révélé que trois sources d'eau à cette distance. Les couches SIG ont représenté des routes à moins de 30 m de plusieurs tanières alors que nous n'avons trouvé aucune route sur le terrain. Ces inexactitudes peuvent avoir contribué à l'absence de différences significatives dans les variables dérivées des données de télédétection (Tableau 2). Hawbaker et Radeloff (2004) ont constaté que jusqu'à 50% des routes du paysage peuvent manquer dans les données routières numériques. Leurs résultats et notre identification de routes « fantômes » suggèrent que les données routières numériques doivent être utilisées avec prudence ou vérifiées sur le terrain.

Onze des 12 tanières échantillonnées étaient situées dans des zones centrales (50% de noyau fixe). Unger (1999) a trouvé que les tanières se trouvaient plus souvent dans la partie centrale du MCP [minimum convex polygon], mais Ciucci et Mech (1992) ont trouvé que les tanières de loups étaient situées au hasard dans les domaines vitaux du MCP. Unger (1999) et Ciucci et Mech (1992) ont utilisé des méthodes géométriques différentes pour caractériser l'emplacement des tanières comme étant soit au centre soit à la périphérie du domaine vital du MCP. Comme l'estimateur à noyau fixe de 50% reflète l'intensité de l'utilisation du domaine vital, nous pensons qu'il constitue un meilleur prédicteur des aires de mise-bas. Dans notre étude, seuls 45% des emplacements situés dans le noyau fixe de 50% correspondaient à la période de mise-bas (avril-juin). Cela suggère que les loups utilisent les aires de mise-bas tout au long de l'année.

Bien que l'emplacement des tanières de loups varie considérablement en fonction de l'altitude, de la pente, du rayonnement solaire et de la couverture forestière de conifères, nous avons identifié plusieurs modèles de distance Mahalanobis utiles en utilisant ces couches de données SIG. Les modèles de Mahalanobis avec des valeurs P seuils de 0,10 à 0,20 sont utiles aux gestionnaires, qui peuvent s'attendre à ce qu'environ 90% des tanières se situent dans un périmètre inférieur à 20% du paysage. En combinant la modélisation de Mahalanobis avec des domaines vitaux à noyau fixe et des zones centrales d'utilisation, il est possible de prédire les habitats potentiels de mise-bas.

IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

Bien que certaines couches de données dérivées du SIG semblent exactes (par exemple, l'altitude, la pente, l'aspect), d'autres couches de données (par exemple, les routes et l'eau) étaient très imprécises par rapport aux données spécifiques du site mesurées sur le terrain. L'utilisation des SIG devenant de plus en plus répandue, les gestionnaires doivent être conscients de certaines de leurs limites potentielles.

Les modèles de Mahalanobis peuvent aider les gestionnaires à identifier les habitats appropriés pour les tanières. Parmi les modèles que nous avons développés, tous ceux qui ont un $P < 0,20$ seraient utiles aux gestionnaires. Les gestionnaires peuvent utiliser ces modèles pour évaluer la

quantité d'habitat de mise-bas potentiel dans les zones occupées par les loups ou les sites de réintroduction proposés. Les distances de Mahalanobis peuvent être calculées à l'échelle du paysage, du domaine vital de la meute ou de la zone d'utilisation centrale.

Lorsqu'ils prennent des décisions concernant l'utilisation des terres, les gestionnaires reçoivent souvent des MCP à 100% pour les territoires de loups. Comme les territoires des montagnes Rocheuses du Nord sont vastes, avec une moyenne de plus de 500 km², il peut être difficile d'atteindre les objectifs de gestion. Des zones centrales plus petites, basées sur un estimateur à noyau de 50%, peuvent être une meilleure délimitation pour les décisions d'utilisation du territoire, car elles montrent les zones d'utilisation plus intense. Plus de 90% des tanières que nous avons examinées étaient situées dans la zone centrale d'utilisation de la meute, et ces zones sont utilisées tout au long de l'année. Des fermetures localisées (par exemple, un diamètre d'un kilomètre) pendant la période de mise-bas diminueront la probabilité d'abandon prématuré de la tanière.