

Variabilité interannuelle : une composante cruciale de l'utilisation de l'espace au niveau du territoire

Ecology, 96(1), 2015, pp. 62–70
© 2015 by the Ecological Society of America

Interannual variability: a crucial component of space use at the territory level

ALESSIA UBONI,^{1,3} JOHN A. VUCETICH,¹ DANIEL R. STAHLER,² AND DOUGLAS W. SMITH²

¹*School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, Houghton, Michigan 49931 USA*

²*Yellowstone Center for Resources, Wolf Project, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, Wyoming 82190 USA*

Résumé

La **variabilité interannuelle** de l'utilisation de l'espace et la façon dont cette variation est influencée par des facteurs dépendants et indépendants de la densité sont des processus importants en écologie des populations. Néanmoins, la **variabilité interannuelle** a été négligée par la majorité des études sur l'utilisation de l'espace. Nous avons évalué cette variation pour des loups vivant dans 15 meutes différentes au sein du parc national de Yellowstone pendant une période de 13 ans (1996-2008). Nous avons estimé les distributions d'utilisation pour quantifier l'intensité de l'utilisation de l'espace sur le territoire de chaque meute chaque année en été et en hiver. Nous avons ensuite utilisé l'**indice de volume d'intersection** (VI) pour quantifier la mesure dans laquelle l'utilisation de l'espace variait d'une année à l'autre. Cet indice tient compte à la fois de la zone de chevauchement et des différences d'intensité d'utilisation sur l'ensemble d'un territoire et varie entre 0 et 1. L'indice VI moyen était de 0,49, et variait considérablement, avec ~20% des observations ($n = 230$) étant $<0,3$ ou $>0,7$. En **été**, 42% de la variation était attribuable à des différences entre les meutes. Ces différences peuvent être attribuables à des **comportements appris** et on n'avait jamais pensé qu'elles avaient une telle influence sur l'utilisation de l'espace. En **hiver**, 34% de la variation du **chevauchement** entre les années était attribuable à des différences interannuelles dans les précipitations (Neige) et la taille des meutes. Ce résultat révèle la forte influence du climat sur l'utilisation de l'espace par les prédateurs et souligne l'importance de comprendre comment les facteurs climatiques vont affecter les populations de prédateurs en cas de changement climatique. Nous n'avons pas trouvé d'association significative entre le chevauchement et les variables représentant les processus dépendant de la densité (densités de wapitis et de loups) ou la compétition intraspécifique (ratio loups/wapitis). Ce dernier résultat remet en question la vision classique des systèmes prédateurs-proies. À une petite échelle spatiale, l'utilisation de l'espace par les prédateurs peut être déterminée par des facteurs autres que la distribution des proies.

INTRODUCTION

De nombreuses théories expliquent comment l'utilisation de l'espace représente une perspective importante pour comprendre la dynamique des populations, notamment la régulation, la compétition interspécifique et les relations entre consommateurs et ressources (par exemple, Morris 2003, Jonzén et al. 2004, Abrams 2007). Néanmoins, les évaluations empiriques de ces idées sont limitées. L'une des raisons de cet écart entre la théorie et l'empirisme implique une différence fondamentale dans la manière dont la dynamique des populations et l'utilisation de l'espace sont généralement évaluées. L'évaluation empirique de la dynamique des populations repose en grande partie sur la quantification de la variation interannuelle des processus démographiques et sur l'évaluation des causes et des conséquences de cette variation.

En revanche, la **variabilité interannuelle** est rarement au centre de l'évaluation de l'utilisation de l'espace. Nous avons effectué une recherche documentaire dans six revues d'écologie de premier ordre (*Ecology*, *Journal of Animal Ecology*, *Oikos*, *Journal of Wildlife Management*, *Journal of Applied Ecology et Ecological Applications*), en utilisant les mots-clés « utilisation de l'espace » et en limitant la recherche à la période 2003-2013. Les articles méthodologiques ne comprenant aucune étude de cas sur l'utilisation de l'espace ont été exclus de l'analyse. Nous avons constaté que seulement 18% des études (c'est-à-dire 17 sur 94) ont évalué la variabilité interannuelle de l'utilisation de l'espace. On sait que l'utilisation de l'espace dépend d'un certain nombre de facteurs qui varient d'une année à l'autre, comme la présence de concurrents et de prédateurs (Mao et al. 2005, Benson et al. 2010, Blackie et al. 2011), les facteurs climatiques (Cotner et Schooley 2011) et les différences de préférence d'habitat entre les individus (Beyer et al. 2010, McLoughlin et al. 2010). Ainsi, il existe des raisons impérieuses de s'attendre à ce que l'utilisation de l'espace varie considérablement et systématiquement d'une année à l'autre.

Une condition préalable à la compréhension du lien entre l'utilisation de l'espace et la dynamique des populations nécessitera une bien meilleure compréhension empirique de la variation **interannuelle** de l'utilisation de l'espace. Nous contribuons ici à cette condition préalable en utilisant les données de localisation recueillies pendant une période de 13 ans (1996-2008) auprès de 15 meutes de loups (*Canis lupus*) vivant dans le parc national de Yellowstone pour évaluer la variation interannuelle de l'utilisation de l'espace au niveau du territoire (Johnson 1980). Les loups sont des prédateurs généralistes (Mech et Boitani 2003), et leur **plasticité** dans l'utilisation des ressources (par exemple, les proies et l'habitat ; Gervasi et al. 2013) en fait des candidats parfaits pour analyser la **variabilité temporelle** de l'utilisation de l'espace. Notre approche de base commence par quantifier la mesure dans laquelle les distributions d'utilisation (Seaman et Powell 1996) pour une meute particulière se chevauchent entre les années. Ensuite, nous utilisons une analyse de régression pour évaluer dans quelle mesure ce chevauchement est associé à divers aspects temporellement dynamiques de l'environnement, tels que des facteurs environnementaux indépendants de la densité (par exemple, le climat) et dépendants de la densité (par exemple, la densité des proies). On s'attend à ce que les densités de proies et de compétiteurs soient particulièrement importantes pour façonner la dynamique spatiale d'un prédateur d'ordre supérieur.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Système d'étude

Le parc national de Yellowstone (YNP) est situé dans les Rocheuses centrales, aux États-Unis, et a une superficie de 8990 km². Le parc est peuplé d'une population de loups bien étudiée (par exemple, Smith et al. 2004, Coulson et al. 2011, Metz et al. 2012) qui est fréquemment représentée comme deux sous-populations, l'une vivant sur la chaîne de montagnes du Nord (1526 km²) et l'autre dans la partie intérieure du parc (7900 km²) (Fig. 1). Le wapiti (*Cervus elaphus*) est la proie dominante des loups de la Northern Range, tandis que le bison (*Bison bison*) représente une part plus importante du régime alimentaire des loups de l'intérieur (Smith et al. 2004). Au cours de la période d'étude (1996-2008), la densité des loups dans la Northern Range a varié de 13 à 64 loups/1000 km² et de 2 à 9 loups/1000 km² dans la partie intérieure du parc. La taille moyenne des meutes était de 13,5 loups et la taille moyenne des territoires était de 282,82 km² dans le nord du parc, tandis que dans l'intérieur, la taille moyenne des meutes était de 12,0 loups et la taille moyenne des territoires était de 873,68 km² (estimations d'été). La population de loups du parc est issue d'un programme de réintroduction lancé en 1995.

L'altitude dans le parc varie entre 1500 et 3500 m. Les communautés végétales dominantes sont la steppe, la steppe arbustive, les forêts de conifères et les tremblaies (Despain 1990). Les hivers sont généralement froids et neigeux, et les étés sont secs. À faible altitude (partie nord du PNJ), les précipitations annuelles moyennes sont de 25 cm, dont 30 à 35% de neige. À plus haute altitude, les précipitations annuelles moyennes sont de 180 cm, principalement sous forme de neige (Farnes et al. 1999).

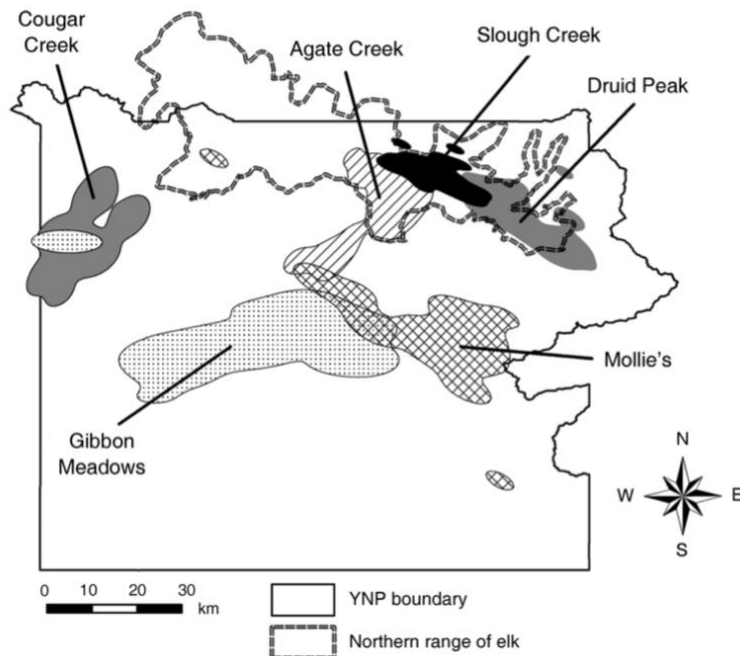


FIG. 1. Localisation des limites territoriales de six meutes de loups (*Canis lupus*) vivant dans le parc national de Yellowstone (YNP) à l'été 2008. Les meutes d'Agate Creek (territoire de 324,66 km²), de Druid Peak (255,14 km²) et de Slough Creek (143,88 km²) appartenaient à la population de Northern Range, qui s'attaque principalement aux wapitis du troupeau de Northern Range. La ligne pointillée indique les limites de ce troupeau de wapitis. Les meutes de Cougar Creek (301,63 km²), Gibbon Meadows (841,21 km²) et Mollie's (566,04 km²) appartenaient à la population de l'intérieur. Cette carte est généralement représentative des emplacements des meutes tout au long de la période d'étude, de 1996 à 2008.

Méthodes de terrain et données de localisation

Entre 1996 et 2008, nous avons posé des colliers émetteurs sur les loups de chaque meute du YNP. Certains loups ($n = 289$) ont été équipés de colliers radio VHF (Telonics, Mesa, Arizona, USA). Un autre groupe de loups ($n = 34$) a été équipé de colliers GPS téléchargeables : Televilt (Lindesberg, Suède), Telonics (Mesa, Arizona, États-Unis) et Lotek (Newmarket, Ontario, Canada). Ces colliers ont enregistré les positions toutes les 30 minutes pendant l'été et toutes les 3 heures pendant l'hiver. Les emplacements des colliers VHF ont été enregistrés environ une fois par semaine de janvier à septembre, sauf au mois de mars, où les emplacements ont été recueillis aussi fréquemment qu'une fois par jour. Pour plus de détails sur les méthodes utilisées pour capturer, manipuler et localiser les loups, voir Metz et al. (2012).

Nous avons combiné ces deux ensembles de données de radiotélémétrie pour estimer les **distributions d'utilisation saisonnières**, UD_s (Seaman et Powell 1996) pour chaque meute de loups. Pour rendre les deux ensembles de données comparables, nous avons utilisé des localisations GPS recueillies uniquement pendant la journée. Pour éviter l'autocorrélation entre les localisations séparées par de courtes périodes de temps (Otis et White 1999), nous avons sélectionné aléatoirement les observations de sorte que les ensembles de données ne comprennent qu'une seule

localisation par meute et par jour pendant l'hiver (janvier-mars). Pendant l'été (avril-septembre), les meutes sont moins cohésives et chaque meute est couramment caractérisée par de petits groupes de loups semi-indépendants (Metz et al. 2012). Par conséquent, nous avons construit des UD's pour l'été en utilisant un emplacement sélectionné au hasard par groupe et par jour. Pour effectuer cette sélection aléatoire, nous avons utilisé l'extension Hawth's Analysis Tools for ArcGIS (Beyer 2004). Les loups de notre échantillon vivaient dans 15 meutes différentes (Annexe A : Tableau A1).

Évaluation de la variabilité interannuelle

Nous avons quantifié la variabilité interannuelle de l'utilisation de l'espace parmi les meutes pendant chacune des deux saisons, l'été (avril-septembre) et l'hiver (janvier-mars), définies selon la biologie des loups dans la zone d'étude (Smith et al. 2009). Notre première étape a consisté à calculer les UD's pour chaque meute de loups pour chacune de ces deux saisons. Un UD est une fonction de densité de probabilité ($\hat{f}_{UD}(x,y)$) à l'emplacement $[x, y]$ qui estime l'intensité d'utilisation pour chaque point d'un domaine vital. Nous avons calculé les UD's en utilisant la technique du noyau fixe (Seaman et Powell 1996, Kernohan et al. 2001) avec la méthode « plug-in » pour la sélection de la largeur de bande (Wand et Jones 1995, Gitzen et al. 2006), qui est disponible dans la bibliothèque « ks » pour R version 2.15.0 (R Development Core Team 2013). Nous avons éliminé les 5% extérieurs des UD's, sur la base du volume, afin de réduire le risque de résultats erronés créés par l'inclusion de zones à faible utilisation sur les queues de la fonction de densité de probabilité (Vanak et Gompper 2010). Comme la technique du noyau fixe ne donne des résultats fiables que si au moins 30 emplacements sont utilisés (Seaman et al. 1999), nous avons limité notre analyse aux meutes ayant plus de 30 emplacements pour une saison donnée.

Quinze meutes répondaient à cette exigence (Annexe A : Tableau A1).

La deuxième étape de notre analyse consistait à quantifier le chevauchement de l'utilisation de l'espace entre les années pour une meute particulière à l'intérieur de son territoire pendant une saison particulière (été ou hiver). Pour ce faire, nous avons calculé l'indice du volume d'intersection (VI) entre deux années, i et j :

$$VI_{i,j} = \iint \hat{f}_i(x,y), \hat{f}_j(x,y) dx dy$$

où \hat{f}_i et \hat{f}_j sont les UD's des années i et j , respectivement, pour une saison particulière (Seidel 1992, Millspaugh et al. 2004). L'indice VI mesure le chevauchement entre les deux UD's de manière tridimensionnelle, en tenant compte non seulement du chevauchement périmétrique (chevauchement bidimensionnel), mais aussi de la manière dont les formes des deux UD's se chevauchent. En d'autres termes, l'indice VI peut être utilisé pour quantifier l'intensité du chevauchement dans l'utilisation de l'espace. L'indice VI va de 0, représentant l'absence de chevauchement, à 1, représentant un chevauchement total (Seidel 1992, Millspaugh et al. 2004). L'indice VI a été utilisé, par exemple, pour évaluer la variation saisonnière de l'utilisation de l'espace par les renards indiens et les mouffettes tachetées (Lesmeister et al. 2009, Vanak et Gompper 2010). Ici, nous utilisons l'indice VI pour représenter la variation interannuelle de l'utilisation de l'espace.

L'indice VI variait considérablement entre les meutes et les paires d'années (voir Résultats). Pour mieux comprendre les causes de cette variation interannuelle de l'utilisation de l'espace, nous avons d'abord utilisé une ANOVA à deux voies pour rechercher les différences de VI moyen entre les

saisons (été et hiver) et entre les deux populations (Northern Range et Interior). De plus, nous avons utilisé un test t pour évaluer si le VI variait en fonction du temps écoulé depuis la réintroduction, c'est-à-dire entre la première et les cinq dernières années de l'étude (représentant respectivement une courte et une longue période après la réintroduction). Par la suite, nous avons exécuté une série de modèles de régression pour lesquels la variable de réponse était $VI_{i,j}$. Nous n'avons inclus dans cette analyse que les données de la chaîne nord du YNP, en raison de la meilleure disponibilité des variables prédictives dans cette zone du parc. Le manque d'indépendance pourrait, en principe, résulter d'une tendance de VI à diminuer avec l'augmentation du nombre d'années qui séparent deux estimations UD. Toutefois, cette préoccupation est apaisée par le fait de n'avoir observé aucune corrélation significative entre les indices VI et le nombre d'années qui séparent les deux UD ($P = 0,55$). Pour tenir compte des multiples observations prises dans chaque meute, nous avons inclus l'identité de la meute dans certains modèles comme effet aléatoire.

Les prédicteurs candidats que nous avons évalués comprenaient des variables climatiques (température moyenne (*temp*, °C) et précipitations moyennes (*précip*, mm) pour chacune des deux saisons) obtenues à partir de la base de données du projet d'infrastructure nationale d'information biologique de 2011 [note : NBII n'a pas reçu de financement et a été mise hors ligne en 2012]. Nous avons également considéré trois variables représentant les propriétés du système au niveau de la population, la densité des *loups*, la densité des *wapitis* et le *ratio* loups/wapitis. Les loups sont comptés dans le YNP chaque année avant le début de la saison de mise-bas et fin décembre à partir d'un petit avion. Les estimations de la densité des wapitis et du ratio loups/wapitis n'étaient disponibles que pendant l'hiver, car les comptages de wapitis sont généralement effectués dans le Northern Range à partir d'un petit avion en décembre ou janvier de chaque année (pour plus de détails, voir Vucetich et al. 2005). Enfin, nous avons considéré quatre variables représentant les propriétés des meutes individuelles : la taille de la *portée*, la taille de la *meute* (pk-sz), la taille du *territoire* par habitant (terr, km² divisé par la taille de la meute), et les changements dans la *direction* (*leadership*) de la meute. Nous n'avons pas considéré la *portée* comme un prédicteur candidat dans les modèles hivernaux car les jeunes loups peuvent se disperser de leur meute natale à partir de janvier de leur première année (Fuller 1989, Gese et Mech 1991). Parce que nous avons utilisé VI pour quantifier les changements d'année en année dans les UD, chaque prédicteur candidat était la valeur absolue de la différence entre deux années pour cette variable. En particulier, la variable *leadership* était le nombre de **loups alpha** qui étaient différents entre deux années (0, 1 ou 2). Toutes les covariables écologiques ont été collectées dans le cadre du suivi à long terme de la population de loups du Northern Range Yellowstone ; voir Smith et al. (2004), Vucetich et al. (2011), et Stahler et al. (2013) pour plus de détails. Les meutes ont été incluses dans les analyses de régression uniquement si nous disposions de données pour au moins trois étés ou hivers (Annexe A : Tableau A1). Nos ensembles de données comprenaient six meutes de la Northern Range pour chaque saison. Pour certains modèles, nous avons également considéré l'identité de la meute (*pack* ID) comme un prédicteur candidat.

Nous avons mis en œuvre une stratégie de construction de modèles conçue, en partie, pour juger de la mesure dans laquelle l'ID de la *meute* est nécessaire pour prédire la variation interannuelle du VI. Pour chaque saison, nous avons construit un ensemble de modèles incluant, comme prédicteurs candidats, toutes les covariables disponibles pour cette saison (sauf l'ID de la *meute*). Nous avons utilisé une procédure de régression automatisée de la bibliothèque « leaps » de R 3.0.2 (R Development Core Team 2013) ; voir les modèles 1-7 dans le Tableau 1. Cet **algorithme** utilise la

régression pas à pas pour produire le modèle univarié, le modèle bivarié, le modèle trivarié, et ainsi de suite, le mieux adapté (plus petit critère d'information d'Akaike). Nous avons comparé la performance de ces modèles sur la base des valeurs P , R^2 et du critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AICc). Nous avons identifié le meilleur modèle produit par cet algorithme et avons considéré un modèle qui incluait les mêmes prédicteurs, en plus de l'ID du *pack* comme effet fixe. Nous avons également considéré un modèle qui incluait uniquement l'ID du *pack* comme effet fixe. Nous avons examiné chaque modèle pour nous assurer que les hypothèses de régression (valeurs aberrantes, normalité des résidus et homoscedasticité) étaient respectées.

Traiter l'ID du *pack* comme un effet fixe est judicieux dans la mesure où notre intérêt est d'expliquer la variation du VI parmi les *packs* spécifiques qui ont été effectivement observés. Cependant, il est également utile de traiter l'ID de la *meute* comme un effet aléatoire, ce qui permet d'estimer uniquement la variance des intercepts qui caractérisent les meutes, plutôt que d'estimer l'intercept pour chaque meute. Ce modèle correspond aux inférences concernant l'influence d'autres variables prédictives candidates, en supposant que notre échantillon de *packs* soit sélectionné de manière aléatoire parmi tous les *packs* qui auraient pu, en principe, être observés. Il est important de prendre en compte l'influence d'une variable lorsqu'elle est traitée comme un effet aléatoire, dans un cas comme celui-ci, car cela affecte parfois les valeurs estimées des coefficients et les valeurs P (Zuur et al. 2009).

TABLEAU 1. Performance des modèles prédisant le volume d'intersection pendant l'été (la mesure dans laquelle l'intensité de l'utilisation du territoire d'été d'une meute varie d'une année à l'autre) pour six meutes de loups vivant sur la Northern Range du parc national de Yellowstone, 1996-2008

Model	Retained predictors (β s in parentheses)	K	df	Δ_i	w_i	R^2
9	<u>DRUID</u> (−0.04); <u>LEOPOLD</u> (0.10); ROSE (0.06); <u>SLOUGH</u> (−0.17); SWAN (−0.10); <u>leadership</u> (−0.04); litter (0.00)	8	7	0.00	0.9293	0.48
8	<u>DRUID</u> (−0.05); <u>LEOPOLD</u> (0.10); ROSE (0.08); <u>SLOUGH</u> (−0.17); SWAN (−0.07)	6	5	5.15	0.0707	0.43
10	<u>leadership</u> (−0.04); litter (0.00)		5	34.02	0.0000	
4	<u>pk-sz</u> (0.00); <u>leadership</u> (−0.02); litter (0.00); temp (−0.01)	4	4	45.53	0.0000	0.12
3	<u>pk-sz</u> (0.00); <u>leadership</u> (−0.03); litter (0.00)	3	3	46.09	0.0000	0.10
5	<u>pk-sz</u> (0.00); <u>leadership</u> (−0.02); litter (0.00); temp (−0.01); terr (0.00)	5	5	46.28	0.0000	0.13
2	<u>pk-sz</u> (0.00); <u>leadership</u> (−0.03)	2	2	46.44	0.0000	0.07
1	<u>pk-sz</u> (−0.00)	1	1	47.50	0.0000	0.04
6	<u>pk-sz</u> (0.00); <u>leadership</u> (−0.03); litter (0.00); temp (−0.01); terr (0.00); wolf (0.44)	6	6	48.45	0.0000	0.13
7	<u>pk-sz</u> (0.00); <u>leadership</u> (−0.03); litter (0.00); temp (−0.01); terr (0.00); wolf (0.48); precip (−0.01)	7	7	50.76	0.0000	0.13

Notes: AGATE pack is the reference category for *pack ID*. Model 10 treats *pack ID* as a random effect. Predictor abbreviations are: temp (mean temperature, °C); precip (mean precipitation, mm); wolf (wolf density); elk (elk density); ratio (ratio of wolves to elk); litter (litter size); *pk-sz* (pack size); terr (per capita territory size in km², divided by pack size); leadership (changes in leadership of packs). See *Assessing interannual variability* for additional details. Terms are: β , regression coefficients; K , number of parameters; df, degrees of freedom; Δ_i , difference in Akaike's information criterion adjusted for small sample size, compared to the best-performing model; w_i , AIC_c weights. Sample size is 100 for each model. Statistically significant ($P < 0.05$) predictors are underlined.

RÉSULTATS

La variation de l'utilisation de l'espace d'une année à l'autre, telle que quantifiée par $VI_{i,j}$ était très variable (Fig. 2). L'écart interquartile était de [0,41, 0,59] et le coefficient de variation de 30,6%. Une partie faible mais statistiquement significative de la variation observée était attribuable aux différences entre les saisons (ANOVA bidirectionnelle, $F_{1,226} = 7,70$, $P = <10^{-2}$) et aux différences en fonction de la zone du parc où vivait une meute de loups ($F_{1,226} = 9,69$, $P = <10^{-2}$). La VI moyenne était légèrement supérieure en hiver et pour les meutes de loups de la chaîne Nord. **En d'autres termes, l'utilisation de l'espace par les loups variait moins d'une année à l'autre en hiver et dans la Northern Range du YNP** (par rapport à l'intérieur du parc). Nous n'avons pas trouvé de

différence significative en fonction du temps écoulé depuis la réintroduction (test t , $t = 0,31$, $P = 0,76$).

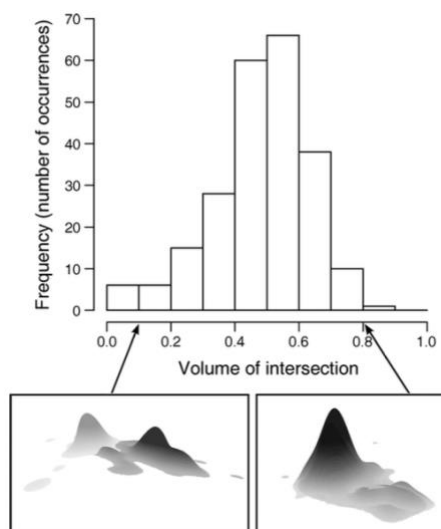


FIG. 2. Distribution de fréquence du volume d'intersection pour 15 meutes vivant dans le parc national de Yellowstone entre 1996 et 2008. Chaque volume d'intersection estimé représente la mesure dans laquelle l'emplacement et l'intensité de l'utilisation de l'espace du territoire d'une meute ont varié entre deux années. Les panneaux inférieurs fournissent une représentation visuelle de la mesure dans laquelle les distributions d'utilisation (UD) se chevauchent pour des valeurs données du volume d'intersection. Dans ces exemples, le volume d'intersection est de 0,09 (panneau de gauche) et de 0,81 (panneau de droite). Ils représentent les territoires d'hiver de la meute de Druid Peak pour les années 2001 et 2007 (à gauche) et les territoires d'hiver de la meute de Leopold pour les années 2002 et 2007 (à droite). Les tracés UD ont été créés en utilisant les coordonnées UTM (Universal Transverse Mercator) de l'Est et du nord dans le système de référence nord-américain de 1983 comme axes x et y , respectivement. Les axes z sont basés sur les valeurs UD

L'ID de la *meute*, en tant qu'effet fixe, a expliqué 43% de la variation interannuelle de l'intensité de l'utilisation du territoire estival de chaque meute (modèle 8 du Tableau 1 ; voir Figure 3). Le modèle le mieux ajusté a indiqué que le chevauchement des territoires d'été était expliqué par les différences entre les meutes (*pack* ID) et les différences entre les années en matière de *leadership* et de taille de la *portée*. Ce modèle explique également 48% de la variation de $VI_{i,j}$ pour les territoires d'été (modèle 9 du Tableau 1 ; test F , $F_{7,92} = 12.08$, $P < 10^{-3}$; Figs. 3 et 4a). Lorsque l'identification de la *meute* était exclue, le meilleur modèle expliquait 12% de la variation de $VI_{i,j}$ pour les territoires d'été et indiquait que le chevauchement tend à être moindre entre les années au cours desquelles il y a de plus grandes différences dans la taille de la meute, la taille de la portée, la température et le *leadership* de la meute (modèle 4 ; Figs. 4a et 5a, b). Le fait de traiter l'ID de la meute comme un effet aléatoire n'a entraîné aucune amélioration du modèle ($\Delta AICc = 34,0$; voir Tableau 1). De plus, le signe et l'ampleur des coefficients du modèle à effet mixte étaient très similaires à ceux produits en traitant l'ID du *pack* comme un effet fixe. En particulier, les coefficients de régression pour ces modèles différaient de moins de 3% (Annexe B : Fig. B1).

En ce qui concerne l'hiver, le meilleur et le deuxième meilleur modèle ont indiqué que les précipitations et la taille de la meute étaient des prédicteurs importants de l'utilisation de l'espace (Tableau 2). Il semble que l'ID de la *meute* ait pu être importante, mais il existe un risque que ce modèle (modèle J) soit surparamétré. D'après le deuxième meilleur modèle, le chevauchement de l'utilisation de l'espace avait tendance à être moindre lorsque les différences de taille de la *meute* ($P < 10^{-2}$) et de précipitations ($P < 10^{-2}$) étaient plus importantes (modèle B du Tableau 2 ; test F , $F_{2,52} = 13,28$, $P < 10^{-3}$; Tableau 2, Figures 4b et 5c, d). De plus, $VI_{i,j}$ n'était pas associé à des covariables

au niveau de la population dont on pourrait s'attendre à ce qu'elles soient importantes, telles que la densité des wapitis, la densité des loups et le ratio loups/wapitis (toutes les valeurs $P > 0,3$).

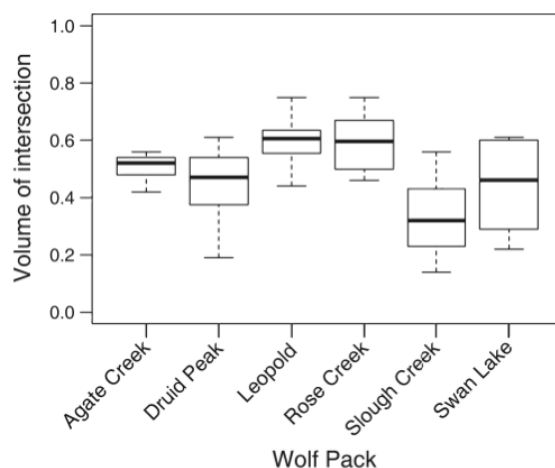


FIG. 3. Le volume d'intersection, c'est-à-dire la mesure dans laquelle l'intensité de l'utilisation du territoire d'une meute varie entre deux années, pour les territoires d'été de différentes meutes vivant sur la Northern Range du parc national de Yellowstone, 1996-2008. Ces différences entre les meutes sont une source importante de la variation totale du volume d'intersection observé (Tableau 1). Les barres en gras représentent la médiane, les cases représentent l'écart interquartile, et les lignes en pointillés s'étendent à la plage des données observées

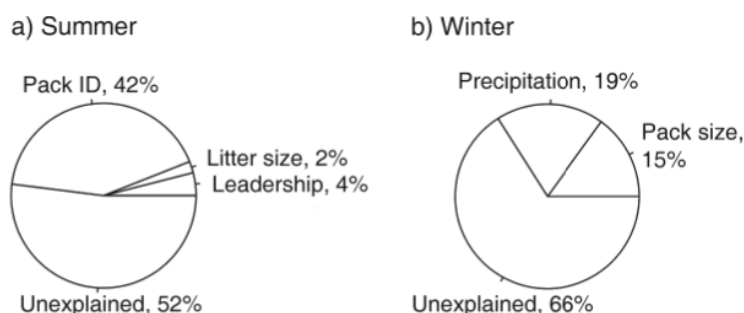


FIG. 4. Pourcentage de la variance du volume d'intersection, qui quantifie la mesure dans laquelle l'intensité de l'utilisation du territoire d'une meute varie entre deux années, expliqué par divers prédicteurs. Ces résultats représentent le modèle le mieux ajusté pour (a) les territoires d'été (modèle 9 dans le Tableau 1) et (b) les territoires d'hiver (modèle B dans le Tableau 2). Le pourcentage de variance attribué à chaque prédicteur est obtenu en multipliant le coefficient de régression standardisé pour ce prédicteur par le coefficient de corrélation entre le prédicteur et le volume d'intersection (Schumacker et Lomax 2004). Pour plus de détails sur la signification de chaque étiquette de coefficient, voir Matériaux et méthodes : Évaluation de la variabilité interannuelle

DISCUSSION

Bien que la **variation interannuelle** de l'utilisation de l'espace soit censée être une caractéristique fondamentale de l'écologie d'une population, peu d'études ont évalué cette variation. C'est la première étude, à notre connaissance, à évaluer une telle variation en utilisant **l'indice de volume d'intersection** (VI). L'un des résultats les plus simples de cette analyse est la simple observation des statistiques de base associées à l'VI. En particulier, sur les 15 meutes que nous avons observées sur une période de 13 ans, la valeur moyenne globale de l'IV était de 0,49 (Fig. 2). **Cela signifie que l'utilisation de l'espace, telle que représentée par les distributions d'utilisation, avait tendance à se chevaucher d'une année sur l'autre à hauteur d'~50%, ce qui suggère que l'utilisation de l'espace était généralement centrée sur une zone centrale.** De plus, il n'était pas rare d'observer un **chevauchement** considérable ou un **chevauchement** territorial très faible entre les années. En particulier, ~20% des valeurs de VI étaient supérieures à 0,7 ou inférieures à 0,3 (Fig. 2). Enfin, le

chevauchement territorial entre les années n'était pas associé à la période de temps séparant deux UD, ce qui suggère que la dynamique temporelle de l'utilisation de l'espace ne fluctue pas de manière graduelle et autocorrélée. Ce résultat, associé à l'absence de différence dans les estimations de l'IV entre le début et la fin de la période d'étude, suggère également que l'utilisation de l'espace n'a pas varié en conséquence d'une réintroduction récente (comme cela a été noté chez d'autres espèces, par exemple, Benson et Chamberlain 2007).

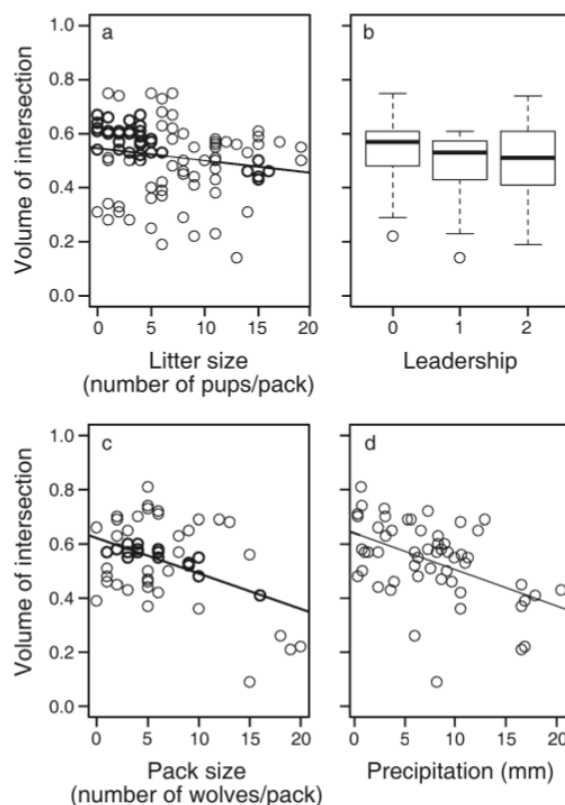


FIG. 5. Influence de divers prédicteurs sur l'indice de volume d'intersection, qui quantifie la mesure dans laquelle l'intensité de l'utilisation du territoire d'une meute varie entre deux années. Dans les panneaux (a), (c), et (d), les axes x représentent les différences de la valeur de la variable entre deux années et la ligne noire est une ligne de régression linéaire simple. Dans le panneau (b), chaque boîtier représente une catégorie de leadership (c'est-à-dire 0, aucune différence de leadership entre les années ; 1, un loup alpha est différent entre les deux années ; 2, les deux loups alpha sont différents entre les années). Dans (b), les barres en gras représentent la médiane, les cases représentent l'écart interquartile, et les lignes en pointillés s'étendent à l'étendue des données observées. Les panneaux (a) et (b) sont dérivés du modèle 9 du Tableau 1 (été), et les panneaux (c) et (d) sont dérivés du modèle B du Tableau 2 (hiver)

Les aspects temporellement stables de l'utilisation de l'espace sur un territoire peuvent être attribuables à des aspects de l'environnement qui sont stables d'une année à l'autre, tels que l'altitude, la pente, l'aspect, les routes, les rivières ou les types de végétation. Cette perspective complète la tendance de nombreuses études sur l'habitat à se concentrer sur de tels aspects de l'environnement (par exemple, Paquet et al. 1996, Ciucci et al. 2003, Arjo et Pletscher 2004, Oakleaf et al. 2006, Eriksen et al. 2009). Néanmoins, une théorie bien établie suggère que l'utilisation de l'espace devrait être dynamique, interagissant à la fois avec des facteurs indépendants de la densité, tels que le climat et la disponibilité des ressources, et des facteurs dépendant de la densité, tels que la prédation et la compétition (Jonzén et al. 2004, Abrams 2007, Sanchez et Rachlow 2008). À ce jour, l'analyse de ces relations est rare (pour les exceptions, voir Kie et Bowyer 1999, Godvik et al. 2009, Ayllon et al. 2013). Pour cette population d'étude, la moitié de la variabilité interannuelle de l'utilisation de l'espace semble avoir été causée par des aspects dynamiques de l'environnement ou de la population elle-même. Les aspects dynamiques de l'environnement sont les caractéristiques

de l'environnement qui peuvent changer d'une année à l'autre, par exemple la température, plutôt que les aspects de l'environnement qui sont constants, comme par exemple la pente.

TABLEAU 2. Performance des modèles prédisant le volume d'intersection pendant l'hiver, qui quantifie la mesure dans laquelle l'intensité de l'utilisation du territoire hivernal d'une meute varie d'une année à l'autre, pour six meutes de loups vivant sur la Northern Range du parc national de Yellowstone, 1996-2008

Model	Retained predictors (Bs in parentheses)	<i>K</i>	df	Δ_i	w_i	R^2
J	DRUID (−0.02); GEODE (0.12); LEOPOLD (0.09); ROSE (0.14); SWAN (0.03); <u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01)	7	7	0.00	0.6089	0.48
B	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01)	2	2	2.45	0.1786	0.34
C	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01); <u>temp</u> (0.02)	3	3	3.36	0.1138	0.35
D	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01); <u>temp</u> (0.02); <u>elk</u> (−0.01)	4	4	4.78	0.0557	0.36
E	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01); <u>temp</u> (0.02); <u>elk</u> (−0.01); <u>terr</u> (0.00)	5	5	6.74	0.0210	0.37
A	<u>precip</u> (−0.01)	1	1	8.06	0.0108	0.24
F	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01); <u>temp</u> (0.02); <u>elk</u> (−0.02); <u>terr</u> (0.00); <u>leadership</u> (0.02)	6	6	8.67	0.0080	0.38
G	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01); <u>temp</u> (0.02); <u>elk</u> (−0.01); <u>terr</u> (0.00); <u>leadership</u> (0.02); <u>ratio</u> (−6.68)	7	7	11.10	0.0024	0.38
H	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01); <u>temp</u> (0.02); <u>elk</u> (−0.01); <u>terr</u> (0.00); <u>leadership</u> (0.02); <u>ratio</u> (−6.82); <u>wolf</u> (0.35)	8	8	13.80	0.0006	0.38
I	DRUID (−0.13); GEODE (0.09); LEOPOLD (0.02); ROSE (0.03); SWAN (−0.13)	5	5	15.77	0.0002	0.26
K	<u>precip</u> (−0.01); <u>pk-sz</u> (−0.01)		5	26.37	0.0000	

Notes: AGATE pack is the reference category for the *pack ID* dummy variable; see Table 1 for predictor descriptions. Model K is a mixed-effect model with *pack ID* treated as the random effect. Terms are as in Table 1. Sample size for all models is 55. Statistically significant ($P < 0.05$) predictors are underlined.

La **variabilité interannuelle** de l'utilisation de l'espace était légèrement plus importante en hiver qu'en été, et pour les loups vivant sur la Northern Range, par rapport à l'Intérieur. La plus grande variabilité observée en hiver est probablement due à la disponibilité différente de l'espace entre les années avec des quantités différentes de **précipitations** (c'est-à-dire une **couverture neigeuse différente**). En effet, les précipitations étaient un **prédicteur significatif** de l'IV en hiver (Tableau 2). La différence entre les deux populations de loups peut s'expliquer par le fait que le Northern Range est un écosystème plus petit et plus stable que la partie intérieure du parc. En effet, dans le Northern Range, les wapitis sont disponibles pour la population de loups toute l'année, alors que la population de l'intérieur passe d'un régime alimentaire basé principalement sur les wapitis en été à un régime alimentaire basé sur les bisons en hiver (Smith et al. 2004).

Un pourcentage important (42%) de la variation interannuelle de l'utilisation de l'espace par les meutes de la Northern Range pendant **l'été** était attribuable à des différences constantes entre les meutes (Figs. 3 et 4a). Ces différences pourraient être attribuables à des différences non observées entre les territoires dans les caractéristiques statiques de l'environnement, telles que la pente et l'altitude (Milakovic et al. 2011). **En outre, elles pourraient représenter des différences comportementales persistantes entre les meutes.** Cette explication est cohérente avec l'observation d'une légère influence des changements dans la direction de la meute sur la variation de l'utilisation de l'espace (Figs. 4a et 5b), avec moins de variation associée à une direction plus cohérente. Ce résultat est particulièrement intéressant car il suggère une certaine forme d'utilisation individuelle ou unique d'une zone particulière par chaque meute, un aspect jusqu'ici non étudié de l'utilisation de l'espace par les loups. **De plus, la corrélation négative entre l'IV et les changements de taille des portées peut être influencée par la présence de portées multiples de femelles différentes au sein d'une même meute certaines années.** Dans ces meutes, différents sites de tanières étaient utilisés, ce qui peut avoir influencé les VI d'été, les membres de la meute fréquentant des sites de tanières plus dispersés (Stahler 2011). Ces différences comportementales persistantes pourraient être attribuables à des différences de **personnalité** et de **transmission culturelle** des comportements appris, ainsi qu'à la composition des groupes sociaux concernant la structure de reproduction. La

culture, la personnalité et la composition des groupes chez les espèces sociales peuvent toutes être importantes pour l'adaptation d'une population dans un environnement dynamique (Laland et Janik 2006, Cote et al. 2010).

Le chevauchement de l'utilisation de l'espace hivernal des meutes de la Northern Range était moins important entre les années où les différences de taille des meutes étaient plus importantes (Fig. 4b et 5c). La taille de la meute représente un processus associé à de nombreux aspects de l'écologie des loups (Vucetich et al. 2004), notamment la densité (Annexe C : Fig. C1). L'influence de la taille de la meute peut refléter des déplacements territoriaux en réponse à la compétition intraspécifique avec les meutes voisines. Récemment, Quimby (2013) a démontré que la taille relative de la meute était le facteur le plus important dans les chances d'une meute de réussir à déplacer son adversaire. De plus, l'influence de la taille de la meute peut refléter, en partie, le besoin des meutes plus grandes de tuer plus de proies. Tuer plus de proies peut obliger les meutes à utiliser un habitat moins productif en termes de prédation. Dans le YNP, les loups s'appuient systématiquement sur les caractéristiques de l'habitat pour augmenter leurs chances de tuer des proies (Kauffman et al. 2007).

Les processus **dépendant de la densité** (densités de wapitis et de loups) et la compétition intraspécifique (ratio loups/wapitis) n'ont pas eu d'influence sur la dynamique temporelle que nous avons analysée. Les processus dépendants de la densité ont un rôle important dans la survie des loups dans la Northern Range (Cubaynes et al. 2014), mais ne semblent pas influencer la variabilité interannuelle de l'utilisation de l'espace. D'une part, il est possible que nous n'ayons pas réussi à saisir l'influence des comportements liés à la prédation sur l'utilisation de l'espace en raison des différentes échelles temporelles auxquelles la densité des proies et l'utilisation de l'espace par les prédateurs ont été enregistrées (c'est-à-dire un comptage annuel en hiver par rapport à plusieurs emplacements de radiotélémétrie collectés entre janvier et mars). D'autre part, des études récentes confirment nos résultats en suggérant que la densité des proies n'est pas l'un des principaux facteurs déterminant la distribution des prédateurs à une petite échelle spatiale (Milakovic et al. 2011). Au contraire, les prédateurs sélectionnent les caractéristiques de l'habitat qui améliorent leur capacité à rencontrer et à tuer leurs proies (Bergman et al. 2006, Kauffman et al. 2007).

La variation temporelle de l'utilisation de l'espace en hiver a eu tendance à être plus importante entre les années présentant de plus grandes différences dans les précipitations, qui tombent sous forme de neige, un facteur abiotique indépendant de la densité (Figs. 4b et 5d). L'influence de la neige reflète probablement la tendance des loups et de leurs proies à se concentrer dans des habitats de plus faible altitude pendant les années où les chutes de neige sont plus importantes (Paquet et al. 1996, Ciucci et al. 2003). Au cours de ces années (qui deviendront probablement plus fréquentes à l'avenir en raison du changement climatique ; Solomon et al. 2007), la réduction de l'habitat disponible pourrait profondément affecter la dynamique des interactions prédateur-proie, ainsi qu'accroître la compétition entre meutes voisines.

Le lien entre l'utilisation de l'espace et la dynamique des populations se fait, en principe, en comprenant non seulement comment les différents types d'habitat contribuent à la *fitness* d'un organisme dans un environnement dynamique (par exemple, Morris 2003, Jonzén et al. 2004, Abrams 2007), mais aussi comment l'utilisation de l'espace varie sur des périodes relativement longues dans des populations réelles et comment cette variation est associée à d'autres changements de l'environnement dépendant ou non de la densité. L'analyse fournie ici semblerait être un aspect essentiel, mais rarement documenté, de la compréhension de ce lien entre l'utilisation de l'espace et la dynamique des populations.