

Variabilité temporelle à long et court terme dans la sélection de l'habitat d'un prédateur supérieur

esa

ECOSPHERE

Long- and short-term temporal variability in habitat selection of a top predator

ALESSIA UBONI,^{1,4,†} DOUGLAS W. SMITH,² JULIE S. MAO,³ DANIEL R. STAHLER,² AND JOHN A. VUCETICH¹¹School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, 1400 Townsend Drive, Houghton, Michigan 49931 USA²Yellowstone Center for Resources, Wolf Project, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, Wyoming 82190 USA³Colorado Parks and Wildlife, 0088 Wildlife Way, Glenwood Springs, Colorado 81601 USA

Citation: Uboni, A., D. W. Smith, J. S. Mao, D. R. Stahler, and J. A. Vucetich. 2015. Long- and short-term temporal variability in habitat selection of a top predator. *Ecosphere* 6(4):51. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00419.1>

Résumé

De nombreuses théories expliquent l'importance de comprendre la variation temporelle des processus écologiques. Néanmoins, la variabilité à long terme de la sélection de l'habitat est rarement évaluée ou même reconnue. Nous avons exploré la variabilité temporelle de la **sélection de l'habitat** d'un prédateur supérieur, le loup (*Canis lupus*), à deux échelles de temps : la variabilité **interannuelle** et **saisonnière**. Pour ce faire, nous avons développé des fonctions d'utilisation des ressources pour relier la sélection de l'habitat du loup aux variables environnementales au cours de différentes années et saisons. Nous avons utilisé des données de radiotélémétrie recueillies auprès d'une population de loups dans le parc national de Yellowstone pendant une période de 10 ans (1998-2007) et avons ajouté une variable Année dans les modèles pour tenir compte de la variation interannuelle des processus étudiés. Nous avons également utilisé un ensemble de données sur trois ans (imbriqué dans l'ensemble de données sur dix ans) pour incorporer des variables supplémentaires dans les modèles et tester les différences dans les schémas de sélection de l'habitat à court et à long terme. Les loups ont présenté des variations saisonnières dans la sélection de l'habitat en ce qui concerne la distance par rapport aux routes, l'altitude, l'ouverture et le type d'habitat. La sélection de l'habitat était considérablement plus compliquée en hiver qu'en été, lorsque les loups ne sélectionnaient l'habitat qu'en fonction de la distance aux routes. Nous avons détecté des modèles clairs de sélection de l'habitat dans l'ensemble de données de trois ans qui n'ont pas pu être détectés dans l'ensemble de données de 10 ans, bien que l'ensemble de données plus long ait eu une plus grande puissance statistique pour la détection des modèles. Cette observation est probablement due au fait que l'ensemble de données plus long est composé de plusieurs modèles à court terme et compensatoires. Cette explication est également cohérente avec la détection d'effets d'année significatifs dans l'ensemble de données sur 10 ans. Dans la mesure où la sélection de l'habitat est importante pour la conservation et la gestion, cette recherche est significative pour démontrer les différentes impressions qui peuvent être données par des études à court et à long terme. Il peut être courant que des ensembles de données à court terme suggèrent des modèles de sélection de l'habitat qui ne prévalent pas sur des périodes de temps plus longues.

INTRODUCTION

Les comportements des animaux sont souvent sujets à des changements dans le temps qui résultent par exemple du cycle de vie de l'animal, des changements dans l'environnement dans lequel il vit, et de sa relation avec ses congénères ou ses prédateurs/proies. Parmi les autres comportements animaux, la sélection de l'habitat est un exemple bien étudié de la façon dont les animaux peuvent

adapter leur comportement à un environnement changeant ou à un changement de leurs besoins. La littérature est remplie d'exemples montrant comment la sélection de l'habitat varie selon les saisons (voir par exemple Penne et Pierce 2008, Blanchfield et al. 2009, Zweifel-Schielly et al. 2009, Klingbeil et Willig 2010, Rasmussen et Litzgus 2010, Basille et al. 2013) ou le moment de la journée (voir par exemple Dickson et al. 2005, Godvik et al. 2009). Néanmoins, les besoins des animaux et la disponibilité des ressources peuvent également changer d'une année à l'autre, ce qui peut générer une variabilité interannuelle dans la sélection des habitats (Schooley 1994, May 1999). L'analyse de la sélection de l'habitat sur de courtes périodes de temps peut donc fournir une compréhension biaisée de l'habitat nécessaire à un animal. Cependant, les évaluations de la façon dont la sélection de l'habitat varie d'une année à l'autre sont rares et les études de sélection de l'habitat sont souvent menées sur de courtes périodes (mais voir Szaro et al. 1990, Johnson et al. 2002, Mobaek et al. 2009). Nous avons effectué une analyse documentaire des articles sur les recherches liées à l'habitat publiés dans les revues d'écologie les mieux classées au cours de la dernière décennie (voir l'annexe pour plus de détails). Cette recherche a donné lieu à 84 évaluations empiriques de la sélection de l'habitat, dont 11,9% n'avaient recueilli des données que sur une seule année. Vingt-et-un pour cent avaient recueilli des données sur une période de deux à sept ans. Bien que la plupart (70,5%) de ces articles n'aient pas pris en compte les variations possibles entre les années, on ne s'attend pas à détecter une telle variabilité avec si peu d'années de données. Sur les 13 articles qui ont recueilli des données pendant plus de 7 ans, seuls quatre ont pris en compte d'une manière ou d'une autre la nature à long terme des données. Une analyse a traité l'année comme un effet aléatoire uniquement pour s'assurer que les autres parties du modèle étaient appropriées (Loe et al. 2006), deux autres analyses ont utilisé des modèles construits à partir d'une période de temps pour fournir une validation statistique des modèles construits à partir d'une autre période de temps (Fauchald et al. 2002, Aldridge et al. 2012), tandis que la quatrième analyse a inclus l'année comme covariable dans les modèles (Whittington et al. 2011).

De nombreuses espèces modifient leur choix d'habitat en fonction de la disponibilité changeante des ressources de l'habitat ou des pressions environnementales variables, tant à long terme (variation d'une année à l'autre) qu'à court terme (variation saisonnière ou quotidienne). Mauser et al. (1994) ont divisé la période de couvain des canards colverts (*Anas platyrhynchos*) en deux saisons pour tenir compte des différences de disponibilité de l'eau et de la végétation. Pauley et al. (1993) ont tenu compte des changements de l'épaisseur de la neige pour la sélection de l'habitat du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) en divisant la saison d'hiver en trois périodes plus courtes. Szaro et al. (1990) ont déterminé que la sélection de l'habitat des oiseaux forestiers changeait au fil des ans en raison des conditions climatiques variables, et Marks et Marks (1988) ont constaté que différents habitats étaient utilisés par le tétras à queue fine (*Tympanuchus phasianellus columbianus*) au cours de différentes années afin de s'adapter à la disponibilité changeante de la nourriture. Les perturbations humaines peuvent également évoluer dans le temps, influençant ainsi la disponibilité d'habitats de haute qualité. Singh et al. (2010) ont constaté que les antilopes saïga ont déplacé l'emplacement de leurs sites de mise-bas au cours des quatre dernières décennies en réponse à l'augmentation des perturbations humaines. Les changements dans la sélection de l'habitat peuvent également résulter de différentes activités réalisées par l'animal, par exemple l'accouplement et l'élevage des jeunes. Les caribous (*Rangifer tarandus*) des Territoires du Nord-Ouest, au Canada, évitent les habitats de haute qualité situés à proximité des infrastructures humaines pendant la saison post-mise-bas, mais ne le font pas pendant les migrations de printemps et d'automne (Johnson et al. 2005).

Les loups (*Canis lupus*) sont définis comme des prédateurs **opportunistes** et sont des **généralistes** de l'habitat (Mech et Boitani 2003). Par conséquent, les loups peuvent adapter leur sélection d'habitat à travers les années et les saisons avec une disponibilité variable des ressources. **On sait que la sélection de l'habitat des loups varie entre l'été et l'hiver** (Mladenoff et al. 1995, Ciucci et al. 2003, Arjo et Pletscher 2004, Oakleaf et al. 2006, Hebblewhite et Merrill 2008, Latham et al. 2011). Par exemple, les loups évitent les hautes altitudes en hiver, mais ne les préfèrent ni ne les évitent en été (Milakovic et al. 2011, Whittington et al. 2011). Les routes sont également sélectionnées, évitées ou ignorées en fonction de la saison (Latham et al. 2011, Milakovic et al. 2011, Whittington et al. 2011). Cette variation saisonnière est probablement attribuable, en partie, à l'élevage estival des petits, qui sont moins mobiles et nécessitent une protection (Jedrzejewski et al. 2001, Mech et Boitani 2003, Merrill et Mech 2003). Une variation importante dans la sélection de l'habitat est également susceptible de se produire à des échelles temporelles plus fines que ce qui est généralement examiné (par exemple, Milakovic et al. 2011, Basille et al. 2013). **Une source plausible de variation saisonnière de la sélection de l'habitat des loups est la variation saisonnière de la sélection de l'habitat et de la condition physique des proies des loups** (Mao et al. 2005, Metz et al. 2012). Les différences de conditions physiques des proies des loups entre le début et la fin de l'hiver peuvent être aussi importantes que les différences entre l'été et l'hiver. **Les proies sont en meilleure condition et moins vulnérables aux prédateurs en début d'hiver qu'en fin d'hiver**. Les différences saisonnières dans la condition des proies affectent certainement les taux de prédation (Metz et al. 2012), et sont susceptibles d'affecter la sélection de l'habitat.

L'objectif de cette étude était de déterminer si la disponibilité changeante des ressources de l'habitat entraînait un changement interannuel et saisonnier dans la sélection de l'habitat des loups. Nous avons examiné la variabilité temporelle entre deux périodes (une période de trois ans et une période de dix ans) et entre trois saisons, l'été (avril-septembre), le début de l'hiver (octobre-décembre) et la fin de l'hiver (janvier-mars). Les données recueillies auprès des loups radio-équipés dans le parc national de Yellowstone et les modèles de sélection de l'habitat ont été utilisés pour évaluer la sélection de l'habitat des loups pour chaque année et chaque saison, au niveau d'un territoire (Johnson 1980). Nous avons effectué ces analyses sur des données collectées sur une période de 10 ans (1998-2007), et sur un sous-ensemble de ces données, couvrant une période de trois ans (2000-2002). L'ensemble de données sur trois ans était précieux pour deux raisons. **Premièrement**, pour ces trois années, nous disposions d'informations sur la distribution spatiale des wapitis (*Cervus elaphus*), qui sont les principales proies de ces loups (Smith et al. 2004). **Les sites où les loups tuent leurs proies semblent être influencés, non pas tant par la présence de wapitis, mais plutôt par la présence d'habitats qui augmentent la probabilité d'une prédation réussie** (Bergman et al. 2006, Kauffman et al. 2007). Néanmoins, la mesure dans laquelle les préférences des loups en matière d'habitat correspondent à la distribution globale des wapitis reste peu claire. **Deuxièmement**, l'ensemble des données sur trois ans nous a donné l'opportunité de comparer la sélection de l'habitat à court et à long terme. La comparaison des résultats de la période de trois ans avec la période de dix ans a été extrêmement précieuse car elle nous a permis d'évaluer la variabilité interannuelle de la sélection de l'habitat et de vérifier l'applicabilité des résultats obtenus à partir d'études à court terme à des périodes plus longues.

SITE D'ÉTUDE

La chaîne de montagnes du nord du parc national de Yellowstone. Voir Uboni et al. 2015a.

SOURCES DES DONNÉES

Données de localisation des loups - Les données ont été recueillies entre 1998 et 2007 sur 289 loups portant des colliers-radio VHF (Telonics, Inc. [Mesa, AZ]) et entre 2001 et 2007 sur 34 loups portant des colliers-radio GPS (Global Positioning System) (Televilt [Lindesberg, Suède], Telonics, Inc. [Mesa, AZ], et Lotek [Newmarket, ON, Canada]). Les colliers-radio GPS recueillaient automatiquement les positions des loups toutes les 30 minutes en été et toutes les 3 heures en hiver, de jour comme de nuit. Les positions GPS des loups munis d'un collier VHF ont également été recueillies à partir d'un aéronef à voilure fixe qui a localisé les loups une fois tous les uns ou deux jours pendant les études hivernales (en mars et entre la mi-novembre et la mi-décembre) et environ une fois par semaine pendant le reste de l'année. Des détails supplémentaires sur la capture, la manipulation et la localisation des loups sont disponibles dans Metz et al. (2012).

Comme les emplacements recueillis auprès des loups munis d'un collier VHF l'ont été pendant les heures d'ensoleillement, nous avons échantillonné les emplacements recueillis auprès des colliers émetteurs GPS pour n'inclure que les heures d'ensoleillement. Afin d'éviter toute corrélation temporelle entre les emplacements recueillis le même jour auprès de différents membres d'une même meute de loups, un emplacement par meute et par jour a été sélectionné au **hasard** pour les saisons du début et de la fin de l'hiver. **Les loups pouvant couvrir l'ensemble de leur territoire en 24 heures** (Mech 1970), il est peu probable que les emplacements collectés à plus de 24 heures d'intervalle soient corrélés entre eux (Otis et White 1999). Les meutes étant **moins cohésives** pendant l'été (Metz et al. 2012) et formant des groupes plus petits qui se déplacent indépendamment sur le territoire de la meute (Mech et Boitani 2003), un emplacement par groupe et par jour a été échantillonné pour l'ensemble des données estivales. Ces sélections aléatoires ont été réalisées avec l'extension Hawth's Analysis Tools for ArcGIS (Beyer 2004).

Données sur l'habitat - Les caractéristiques de l'habitat et les données topographiques ont été extraites des couvertures du SIG de l'écosystème du Grand Yellowstone concernant l'altitude (elevation), la pente (slope), l'ouverture de l'habitat (open), la distance des rivières (rivers), la distance des routes principales (roads), l'équivalent en eau de la neige (SWE, Farnes and Romme 1993) et le type de végétation (veg). Toutes ces caractéristiques du paysage sont des facteurs connus de la sélection de l'habitat des loups et de leur relation avec les proies (Mao et al. 2005, Kauffman et al. 2007, Hebblewhite et Merrill 2008, Houle et al. 2010, Latham et al. 2011, Milakovic et al. 2011, Whittington et al. 2011). Le type de végétation a été représenté par une couverture de la terre créée en 2001 par le Multi-Resolution Land Characteristics Consortium (MRLC, http://www.mrlc.gov/nlcd_multizone_map.php). Cette couverture a une résolution de cellule de 30 m et 19 classes de végétation, dont 15 sont présentes dans le parc. Nous avons reclassé la couverture végétale en six catégories : végétation herbacée (y compris les terres stériles, les prairies/herbacées, les cariçaies/herbacées et les pâturages de foin), forêt (y compris les forêts à feuilles caduques, les forêts à feuilles persistantes et les forêts mixtes), arbustes, zones humides (y compris les zones humides boisées et les zones humides herbacées émergentes), eaux libres et zones développées (y compris les quatre catégories « développées » de l'ensemble de données original). L'ouverture de l'habitat a été calculée par Mao et al. (2005). Elle représente le pourcentage de pixels d'habitats ouverts à une distance inférieure à 400 m de chaque cellule de la grille (résolution de cellule de 25 m). L'élévation (en mètres) et la pente (en degrés) ont été obtenues à partir d'une carte d'élévation numérique (DEM) de 30 mètres. La distance aux routes et aux rivières (en mètres) a été calculée comme la distance euclidienne entre chaque cellule de la grille (résolution

de cellule de 25 m) et la route primaire ou le cours d'eau principal le plus proche (défini comme un cours d'eau de plus de 20 km). Une zone tampon de 30 m, a été dessinée autour de chaque élément linéaire (route ou rivière) avant d'élaborer les cartes de distance par rapport aux routes et aux rivières. Le modèle de neige de Yellowstone (Wockner et al. 2002) a été utilisé pour développer une carte de neige représentant l'ESO en mm pour chaque début d'hiver et chaque fin d'hiver.

En plus des données décrites ci-dessus, des cartes de la distribution spatiale de l'abondance des wapitis ont également été élaborées à l'aide des fonctions de sélection des ressources présentées dans Mao et al. (2005), en particulier le modèle Post-wolf-W (d'après Chetkiewicz et Boyce 2009). Les données nécessaires à la construction de ces cartes n'étaient disponibles que pour une période de trois ans (étés 2000-2002, fin de l'hiver 2001 et 2002, et début de l'hiver 2000 et 2001).

ANALYSE...

RÉSULTATS

Le modèle le plus parcimonieux, pour chaque saison et pour chaque ensemble de données, nécessitait des termes additifs (pour les routes, les rivières, les wapitis et l'altitude) et un terme pour tenir compte des différences aléatoires entre les meutes (Tableaux 1 et 3). Les détails du modèle le plus performant, pour chaque saison et chaque ensemble de données, sont détaillés dans le Tableau 2. Les meilleurs modèles indiquent, par exemple, que les loups n'ont pas montré de préférences pour les différents types de couverture végétale pendant l'été ou à la fin de l'hiver, mais qu'ils ont fait une sélection parmi les types de couverture au début de l'hiver pour l'ensemble de données sur trois ans, mais pas pour l'ensemble de données sur dix ans. En particulier, ils ont sélectionné les zones humides et les habitats dominés par une couverture herbacée et arbustive (Fig. 2).

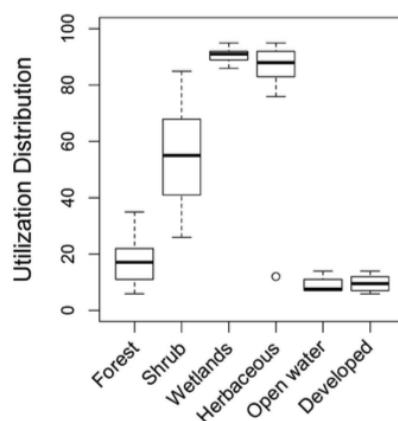


Fig. 2. Sélection pour différents types de couverture végétale (axe x) au début de l'hiver. Les catégories de végétation sont classées des habitats moins ouverts (à gauche) aux plus ouverts (à droite). Les eaux libres et les zones développées sont assez rares dans la Northern Range du parc national de Yellowstone (environ 0,2% et 0,8% de la zone d'étude, respectivement). Une valeur de zéro sur l'axe des ordonnées représente une utilisation nulle et une valeur de 95 représente l'utilisation la plus intense. Ces résultats représentent l'ensemble des données sur trois ans (voir Tableau 2). Les loups n'ont pas fait de sélection parmi les types de couverture pendant les autres saisons ou pour l'ensemble des données sur 10 ans. Les barres en gras représentent la médiane, les cases représentent l'écart interquartile, et les lignes en pointillé s'étendent à la gamme des données observées

Les loups ont également montré une préférence pour les pentes peu profondes, mais uniquement à la fin de l'hiver (ensemble de données sur trois ans, $p = 0,02$) et en été (ensemble de données sur 10 ans, $p = 0,01$). Ils ont montré une préférence pour les habitats ouverts à la fin de l'hiver (ensemble de données sur trois ans, $p = 0,01$) et au début de l'hiver (ensemble de données sur trois

ans, $p = 0,05$). Cependant, la force de la préférence pour les habitats ouverts différait significativement entre ces deux saisons ($t = 49,31$; $p < 10^{-3}$) et était plus importante à la fin de l'hiver (Tableau 2).

Les loups ont également sélectionné les habitats en fonction de leur distance des routes, pour les deux ensembles de données et pendant toutes les saisons (Tableau 2). Durant les étés 2000 et 2002, les loups préféraient les habitats plus proches de la route (Fig. 3A). Cependant, pour toutes les autres périodes, les loups ont préféré des portions de leur territoire à des distances intermédiaires (2-3 km) des routes principales (Fig. 3A, B). De plus, la force de cette préférence différait significativement entre les saisons. C'est-à-dire que les valeurs p pour les modèles à coefficient variable étaient $p < 10^{-3}$ à la fin et au début de l'hiver pour les deux ensembles de données, $p = 0,02$ pendant l'été pour l'ensemble de données sur trois ans, et $p = 0,60$ pendant l'été pour l'ensemble de données sur dix ans. **Les loups n'ont pas sélectionné l'habitat en fonction de la distance aux rivières, quelle que soit la saison ou la période** (Tableau 2).

Tableau 2. Coefficients (β), erreurs standard (SE) et valeurs p (p ; en gras si statistiquement significatif) pour les modèles les plus performants de sélection de l'habitat du loup (voir Tableaux 1 et 3). Ce tableau représente six modèles, un pour chaque saison (basés sur l'ensemble de données de trois et dix ans, respectivement). Les incohérences (en termes de signification statistique) entre les deux ensembles de données sont soulignées. Les catégories de la variable prédictive veg sont marquées par † (la catégorie de référence est développée). La catégorie de référence pour l'année est 1999 à la fin de l'hiver et 1998 en été. Les variables marquées par ‡ sont décrites par un terme additif

Variable	Data	Late winter		Summer		Early winter	
		β (SE)	p	β (SE)	p	β (SE)	p
Intercept	10 years	28.62 (4.49)	$<10^{-4}$	30.88 (2.21)	$<10^{-4}$	23.07 (2.99)	$<10^{-4}$
	3 years	-18.19 (14.37)	0.21	5.3 (8.1)	0.51	16.24 (3.2)	$<10^{-3}$
Year 1999	10 years			-3.95 (1.19)	$<10^{-3}$
Year 2000	10 years	0.3 (1.45)	0.83	-2.24 (1.19)	0.06
Year 2001	10 years	5.79 (1.54)	$<10^{-4}$	-5.09 (1.21)	$<10^{-4}$
Year 2002	10 years	-10.08 (1.72)	$<10^{-4}$	-11.32 (1.26)	$<10^{-4}$
Year 2003	10 years	-4.92 (1.6)	<0.01	-12.25 (1.18)	$<10^{-4}$
Year 2004	10 years	-3.26 (1.32)	0.01	-7.94 (1.32)	$<10^{-4}$
Year 2005	10 years	-1.51 (1.53)	0.32	-10.09 (1.46)	$<10^{-4}$
Year 2006	10 years	0.65 (1.92)	0.73	-7.92 (1.39)	$<10^{-4}$
Year 2007	10 years	-5.19 (1.39)	$<10^{-3}$	-9.71 (1.26)	$<10^{-4}$
forest†	10 years	0.19 (3.66)	0.96
	3 years	0.17 (3.54)	0.96	5.39 (3.04)	0.08
herbaceous†	10 years	0.25 (3.7)	0.95
	3 years	-0.39 (3.52)	0.91	53.61 (3.24)	$<10^{-3}$
open water†	10 years	0.32(4.84)	0.95
	3 years	-2.69 (4.79)	0.57	0.52 (6.15)	0.93
shrub†	10 years	-0.14 (3.61)	0.97
	3 years	-0.8 (3.48)	0.82	33.73 (3.1)	$<10^{-3}$
wetlands†	10 years	0.55 (4.27)	0.90
	3 years	-0.62 (3.95)	0.88	56.78 (3.54)	$<10^{-3}$
open	10 years	0.02 (0.01)	<u>0.21</u>	0.02 (0.01)	<u>0.09</u>
	3 years	0.04 (0.01)	0.01	0.02 (0.01)	0.05
slope	10 years	-0.01 (0.03)	0.66	-0.08 (0.03)	0.01
	3 years	-0.08 (0.03)	0.02
rivers‡	10 years	...	0.08
	3 years	...	0.84	...	0.23
elev‡	10 years	...	<u>0.01</u>	<u>0.11</u>
	3 years	...	<u>0.10</u>	...	0.27	...	<u>0.01</u>
roads‡	10 years	...	$<10^{-4}$...	0.03	...	$<10^{-3}$
	3 years	...	$<10^{-3}$...	0.04	...	$<10^{-3}$
elk‡	3 years	...	0.57

La distribution spatiale du wapiti n'était pas un facteur significatif de la sélection de l'habitat du loup à la fin de l'hiver ($p = 0,57$, Tableau 2), ou au début de l'hiver (omis lors d'une étape antérieure du développement du modèle car $p = 0,7$, voir Tableau 1). Nous avons omis la distribution des wapitis dans le modèle estival car elle était colinéaire avec l'altitude, qui n'était pas significative pendant l'été pour l'ensemble des données sur trois ans ($p = 0,27$). Néanmoins, les loups ont

sélectionné l'habitat sur la base de l'altitude au début de l'hiver pour l'ensemble des données sur trois ans et à la fin de l'hiver pour l'ensemble des données sur 10 ans (p 's < 0,01 ; Figure 3C), mais pour aucune autre saison ou période. Lorsque les loups ont fait une sélection, celle-ci s'est manifestée par une préférence pour les habitats situés à des altitudes intermédiaires (Fig. 3C).

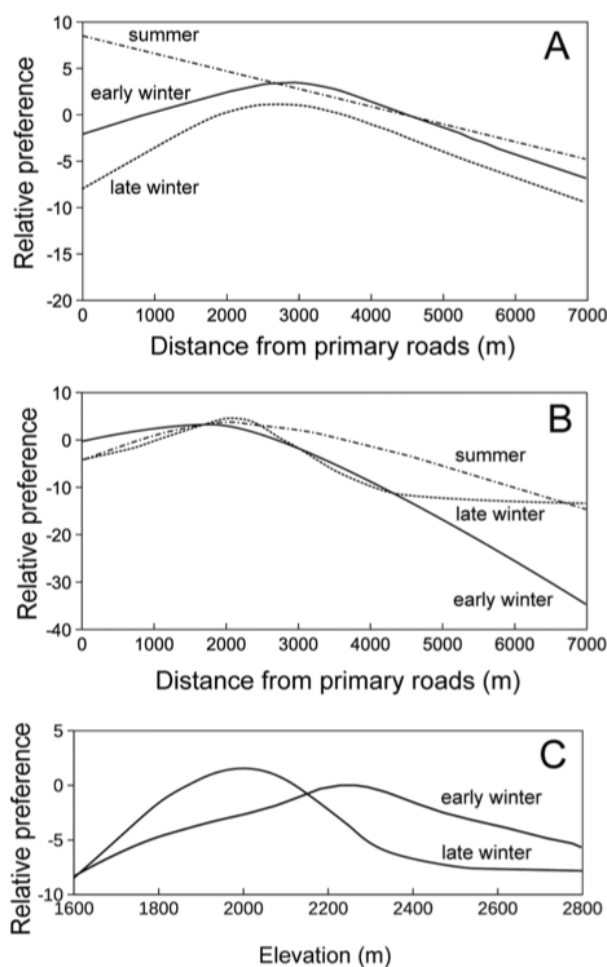


Fig. 3. Préférences relatives des loups de Yellowstone pour les habitats en fonction de leur distance aux routes principales (A, B) et de leur altitude (C). Les courbes représentent les termes additifs (lisseurs) calculés dans R. Les valeurs les plus grandes sur l'axe des y représentent une plus grande préférence. Pour le contexte, seulement 25% de la zone Northern Range est à >7 km des routes primaires. Les courbes de (A), qui représentent l'ensemble des données sur trois ans (2000 -2002), sont significatives ($p = 0,04$ pour l'été, $p < 10^{-3}$ pour le début et la fin de l'hiver). Les courbes de (B), qui représentent l'ensemble des données sur 10 ans (1998-2007), sont également significatives ($p = 0,03$ pour l'été, $p < 10^{-3}$ pour le début et la fin de l'hiver). Dans (C), la courbe pour la fin de l'hiver représente l'ensemble de données sur 10 ans (1998-2007), et la courbe pour le début de l'hiver représente l'ensemble de données sur trois ans (2000-2002). Les deux courbes sont significatives (p 's < 0,01). L'altitude n'était pas une variable significative dans aucune autre saison ou ensemble de données

Pour l'ensemble des données sur 10 ans, les effets de l'année étaient significatifs à la fin de l'hiver et en été, qui sont les saisons pour lesquelles nous pouvions évaluer les effets de l'année (Tableau 2, Fig. 4). En d'autres termes, la valeur moyenne de l'UD a varié selon les années, ce qui indique que **certaines années**, les loups ont utilisé certaines zones de leur territoire de manière **intensive**, tout en utilisant d'autres zones **moins fréquemment** ; et d'autres années, les loups ont utilisé toutes (ou la plupart) des zones de leur territoire avec la **même intensité**. De plus, les étés et les fins d'hivers entre 1999 et 2001 ont eu tendance à être différents des périodes ultérieures (Fig. 4). Cet intervalle correspond approximativement à la période couverte par l'ensemble des données triennales. Le schéma temporel des effets de l'année semble également autocorrélé. Par exemple, le

coefficient de l'effet de l'année à la fin de l'hiver a augmenté pendant cinq années consécutives entre 2002 et 2006.

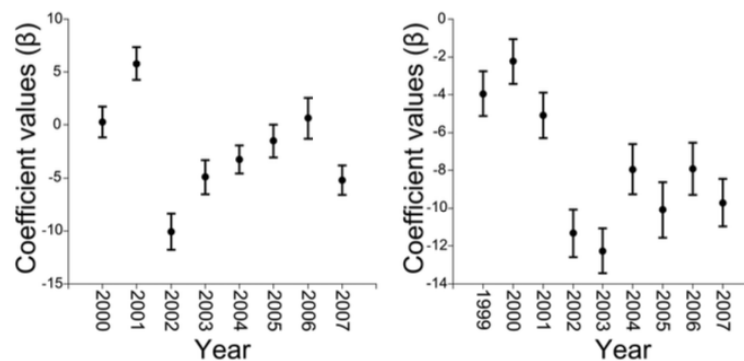


Fig. 4. Coefficients (β) des effets de l'année pour la fin de l'hiver (panneau de gauche) et l'été (panneau de droite), extraits des deux modèles dans lesquels les effets de l'année étaient inclus (voir Tableau 2). Ces résultats sont dérivés de l'ensemble des données sur 10 ans. Chaque coefficient représente une différence entre la catégorie de référence (année 1999 pour la fin de l'hiver ; année 1998 pour l'été) et l'année sur l'axe des abscisses. Les barres verticales représentent les erreurs standard

Dans l'ensemble, il y a plusieurs cas où la préférence des loups diffère entre les ensembles de données sur trois et dix ans (Tableau 2). En particulier, les loups ont choisi parmi les types de couverture au début de l'hiver pour l'ensemble des données sur trois ans, mais pas pour l'ensemble des données sur dix ans. De même, ils ont montré une préférence pour les habitats ouverts à la fin de l'hiver ($p = 0,01$) et au début de l'hiver ($p = 0,05$) pour l'ensemble de données sur trois ans, mais pas pour l'ensemble de données sur 10 ans (p 's = 0,09 et 0,21). Les loups ont sélectionné l'habitat en fonction de la pente à la fin de l'hiver pour l'ensemble de données sur trois ans ($p = 0,02$), mais pas pour l'ensemble de données sur 10 ans ($p = 0,66$) ; et ont sélectionné l'habitat en fonction de la pente en été pour l'ensemble de données sur 10 ans ($p = 0,01$), mais pas pour l'ensemble de données sur trois ans ($p = 0,64$). Enfin, les loups ont sélectionné l'habitat en fonction de l'élévation à la fin de l'hiver pour l'ensemble des données sur 10 ans ($p < 0,01$), mais pas pour l'ensemble des données sur trois ans ($p = 0,10$) ; et ont sélectionné l'habitat en fonction de l'élévation au début de l'hiver pour l'ensemble des données sur trois ans ($p < 0,01$), mais pas pour l'ensemble des données sur 10 ans ($p = 0,11$).

DISCUSSION

La discussion est divisée en trois sections. Dans la première, nous soulignons la variabilité interannuelle significative que nous avons trouvée dans la sélection de l'habitat du loup et analysons les facteurs qui peuvent causer cette variabilité. Dans la deuxième, nous suggérons que la distribution des proies n'est peut-être pas le principal facteur de sélection de l'habitat des prédateurs supérieurs. Dans le troisième, nous abordons nos résultats sur la variabilité saisonnière de la sélection de l'habitat.

Nos résultats indiquent que la **variabilité interannuelle** a été une caractéristique importante de la sélection de l'habitat pour la population de loups étudiée (Tableau 2, Figure 4). En particulier, pour la période de trois ans (2000-2002), les loups ont évité les pentes raides et ont préféré les habitats ouverts à la **fin de l'hiver** et ils ont préféré les habitats ouverts, les habitats à des altitudes intermédiaires et les habitats dominés par les zones humides, la végétation herbacée et les arbustes au **début de l'hiver**. Cependant, aucun de ces schémas n'a été observé au cours de la période plus

longue, de 1998 à 2007 (Tableau 2). Apparemment, les tendances observées au cours de la période de trois ans ont été obscurcies par des tendances contraires manifestes au cours de la période plus longue.

Nous avons également observé des effets significatifs de l'année à la **fin de l'hiver** (Fig. 4). Les différences dans la sélection de l'habitat entre les années pourraient être attribuables à des différences interannuelles dans l'un des nombreux facteurs, tels que le climat, la disponibilité des proies, la compétition intra-spécifique, et/ou diverses propriétés des meutes, telles que la taille de la meute, la taille de la portée et les habitudes individuelles des loups dirigeant chaque meute. **Uboni et al. (2015) ont constaté que l'utilisation de l'espace par les loups à la fin de l'hiver est principalement déterminée par les précipitations et la taille de la meute. La fin de l'hiver est la période de l'année où les conditions de neige (profondeur et croûte) et les conditions corporelles des proies varient considérablement d'une année à l'autre, davantage qu'au début de l'hiver** (Mao et al. 2005, Metz et al. 2012). Les conditions de neige et de proies sont susceptibles d'influencer la sélection de l'habitat ainsi que l'utilisation de l'espace. Indépendamment des causes de cette variation interannuelle, les résultats de cette étude (Tableau 2, Fig. 4) sont d'une grande importance car la plupart des recherches sur l'habitat impliquent des données collectées sur une période trop courte pour évaluer la variabilité interannuelle (Annexe). La nature autocorrélée des coefficients des effets de l'année (Fig. 4) suggère en outre que les données recueillies sur quelques années consécutives ne suffiraient pas à fournir une évaluation adéquate de la variabilité interannuelle.

La variation interannuelle que nous avons observée (en particulier le Tableau 2) est analogue à une leçon générale importante tirée des observations à long terme des loups sur l'île Royale, où certains schémas de population non seulement varient dans le temps, mais sont également apparents sur des périodes plus courtes, mais pas sur des périodes plus longues (par exemple, Wilmers et al. 2006, Bump et al. 2009). **Si les facteurs causaux dominants d'un système varient dans le temps, les résultats basés sur la dynamique à court terme donneront une impression claire mais trompeuse de ce qui se passe, et les résultats des études à plus long terme seront caractérisés par des schémas moins évidents** (Vucetich et al. 2010, Nelson et al. 2011).

En accord avec d'autres travaux sur la sélection de l'habitat, nous avons observé que les loups ne sélectionnent pas toujours l'habitat en fonction de la distribution spatiale des wapitis. Il y a plusieurs explications possibles à ce résultat. **Premièrement**, nous avons analysé la sélection de l'habitat pendant la journée, mais les loups ont tendance à chasser entre le crépuscule et l'aube (Mech et Boitani 2003). Les loups peuvent sélectionner l'habitat diurne sur la base de leur intérêt à réaliser des activités autres que la chasse. Par exemple, les cougars (*Puma concolor*), qui ont également tendance à chasser la nuit, présentent des schémas diurnes de sélection de l'habitat qui diffèrent des schémas nocturnes (Dickson et al. 2005). **Deuxièmement**, il est possible que les loups ne sélectionnent pas l'habitat, au sein de leurs territoires, **en fonction de la densité de wapitis, mais en fonction des zones où les wapitis sont plus faciles à rencontrer et à tuer** (Bergman et al. 2006, Milakovic et al. 2011). De même, les lions du Serengeti sélectionnent les habitats avec une bonne couverture qui augmentent leurs chances de tuer leurs proies plus que les habitats où les proies sont plus abondantes (Hopcraft et al. 2005). Dans la même région, les vautours sélectionnent les habitats où leurs proies sont plus susceptibles de mourir de faim, plutôt que les habitats où la densité des proies est plus élevée (Virani et al. 2014). **Les loups ont effectivement sélectionné l'habitat sur la base du couvert forestier, de l'altitude et de la pente.** Ce sont certainement des caractéristiques importantes pour la prédation (Mao et al. 2005, Bergman et al. 2006, Kauffman et

al. 2007, Gervasi et al. 2013) et il est plausible que les préférences des loups en matière de terrains de chasse soient capturées par ces caractéristiques. Nous suggérons que, en ce qui concerne la relation prédateur-proie, la sélection de l'habitat des prédateurs à petite échelle spatiale, comme celle utilisée dans notre étude, est déterminée par les **caractéristiques du paysage** qui améliorent le succès de la chasse, plutôt que par la distribution globale des proies.

Les loups ont choisi des distances intermédiaires (entre 2 et 4 km) par rapport aux routes en toutes saisons et périodes, sauf durant l'été 2000-2002 (ensemble de données sur trois ans) où ils ont choisi des habitats plus proches des routes (Fig. 3A, B). Néanmoins, la sélection des distances intermédiaires des routes était significativement différente entre les saisons pour les deux ensembles de données. Les schémas relativement complexes que nous avons observés ici peuvent expliquer les résultats contradictoires que l'on trouve dans la littérature, certaines études concluant que les loups préfèrent les habitats proches des routes (James et Stuart-Smith 2000, Houle et al. 2010, Whittington et al. 2011, Lesmerises et al. 2012) et d'autres études concluant le contraire (Ciucci et al. 2003, Jedrzejewski et al. 2004, Whittington et al. 2005, Jedrzejewski et al. 2008, Latham et al. 2011). Pour le contexte, le comportement des loups de Yellowstone près des routes dans le parc et l'absence de chasse et de braconnage le long de ces routes suggèrent qu'ils ne percevaient pas ces routes comme une menace. Une idée similaire a été proposée pour les ours noirs dans le parc national des Rocky Mountain, où les ours ont choisi des sites de tanière à proximité des routes malgré l'utilisation intensive de ces dernières par les humains (Baldwin et Bender 2008). Les tanières de loups sont souvent situées près des routes dans la Northern Range du parc national de Yellowstone, ce qui explique en partie la préférence des loups pour les routes au cours des étés 2000 et 2002. De plus, les loups peuvent utiliser les routes pour augmenter leurs chances de rencontrer des proies ou comme couloirs de déplacement (Kauffman et al. 2007, Courbin et al. 2013).

Hormis l'influence des routes, l'observation la plus frappante concernant les différences saisonnières dans la sélection de l'habitat est la façon dont la complexité des préférences varie selon les saisons. **Au début de l'hiver, les loups préféraient nettement les paysages plus ouverts.** De plus, ils préféraient les types de couverture qui ont tendance à être ouverts (c'est-à-dire les zones humides, les zones arbustives et les zones herbeuses). Les zones ouvertes peuvent faciliter la marche (Milakovic et al. 2011) et c'est là que l'on a tendance à trouver les wapitis en hiver (Mao et al. 2005). Les loups préféraient également les altitudes intermédiaires (voir explication ci-dessous).

A **la fin de l'hiver**, les loups ont continué à préférer les paysages plus ouverts, mais n'ont pas sélectionné les types de couverture qui différaient en termes d'ouverture, et ont évité les terrains plus abrupts. **La comparaison entre le début et la fin de l'hiver donne l'impression que les loups commencent à éviter les plus hautes altitudes qui reçoivent de la neige le plus tôt dans l'hiver, et plus tard dans l'hiver passent plus de temps à des altitudes plus basses** (Fig. 3C). L'évitement des hautes altitudes à la fin de l'hiver a également été observé dans d'autres populations de loups (Ciucci et al. 2003, Whittington et al. 2005, Hebblewhite et Merrill 2008, Milakovic et al. 2011, Whittington et al. 2011, Lesmerises et al. 2012). Il est probable que les loups se déplacent vers des altitudes plus basses tout au long de l'hiver en réponse aux changements d'altitude dans la sélection des habitats des ongulés, ainsi que pour réduire les coûts énergétiques de la locomotion.

Les schémas de sélection de l'habitat **en été** sont moins compliqués. En dehors de l'influence des routes, qui était importante à toutes les saisons, les loups ne présentaient essentiellement aucune

préférence d'habitat pendant l'été, sauf pour éviter les habitats avec des pentes raides. L'été a également été caractérisé par d'importants effets d'année (Tableau 2, Fig. 4). L'absence de nombreuses préférences et la variabilité interannuelle pendant l'été peuvent indiquer que la *fitness* n'est pas beaucoup affectée par les différentes décisions qu'un loup peut prendre concernant la sélection de l'habitat. Une explication alternative pourrait impliquer une variation saisonnière de la socialité des loups. Pendant l'été, les meutes sont **moins cohésives** et passent beaucoup de temps dans des groupes plus petits qui ont souvent des intérêts différents (élevage des petits, dispersion, défense territoriale, etc.). Il est possible que les différents groupes aient des préférences différentes. Lorsqu'elles sont considérées collectivement, les préférences d'un groupe peuvent être masquées par les préférences différentes d'autres groupes.

Les loups sont certainement des généralistes de l'habitat dans le sens où ils sont capables d'habiter avec succès une large gamme de types d'habitats (Mech 1970). Cependant, nos travaux montrent clairement que les loups ne se contentent pas d'utiliser n'importe quel habitat où les proies sont abondantes et les perturbations humaines faibles, comme le suggéraient des recherches antérieures (Fritts et al. 1994, Mladenoff et al. 1995). Au contraire, ils présentent des **schémas de préférence spécifiques**, schémas qui varient considérablement d'une année à l'autre et d'une saison à l'autre (Ciucci et al. 2003, Milakovic et al. 2011). Sur la base de nos résultats, nous pouvons émettre **l'hypothèse** que la variabilité temporelle agit également à des échelles spatiales d'investigation d'ordre supérieur (par exemple à l'échelle du paysage ou de la région ; Johnson 1980), échelles qui sont souvent utilisées lors des actions de gestion. D'autres études sont nécessaires pour déterminer l'étendue de la variabilité temporelle à des échelles d'ordre supérieur.

Il peut être **intuitif** de penser que les ensembles de données couvrant de plus longues périodes de temps sont essentiels pour augmenter la puissance statistique qui est importante pour détecter les modèles de sélection de l'habitat. Cela peut être vrai uniquement dans les cas où les modèles de sélection de l'habitat sont stationnaires (c'est-à-dire qu'ils ne varient pas dans le temps). Cependant, si les modèles de sélection de l'habitat varient dans le temps, les ensembles de données couvrant des périodes plus courtes peuvent révéler des modèles clairs mais de courte durée. Dans ce cas, les ensembles de données couvrant de courtes périodes n'offriraient pas une vue incomplète de la sélection de l'habitat, mais plutôt une vue trompeuse. Une circonstance analogue en biologie des populations vient étayer cette idée. Dans un cas, par exemple, un ensemble de données sur 45 ans n'a pas permis de détecter l'influence de la prédation sur la dynamique des populations d'originaux (Vucetich et Peterson 2004). Une analyse ultérieure a démontré comment cette population d'originaux avait été caractérisée par une période de deux décennies de fort contrôle descendant suivie d'une période de deux décennies où elle était principalement influencée par le climat (Wilmers et al. 2006). Cet exemple est probablement la manifestation de ce qui pourrait être des phénomènes communs, c'est-à-dire des **états stables alternatifs** (Beisner 2012) et des spectres redondants (Arino et Pimm 1995). Ces phénomènes potentiellement communs peuvent également expliquer pourquoi les populations semblent plus susceptibles de présenter des modèles dépendants de la densité sur de courtes périodes de temps, mais moins susceptibles de présenter ce modèle de base sur de plus longues périodes de temps (Ziebarth et al. 2010).

En raison de la manière dont la dynamique des populations et la sélection des habitats sont liées (Morris 2003), la sélection des habitats est susceptible de présenter une dynamique temporelle similaire à celle mise en évidence ci-dessus pour les populations. Si tel est le cas, comprendre la sélection de l'habitat principalement par des études de trois à cinq ans serait aussi limité que de

comprendre la dynamique de la population principalement par des périodes d'étude tout aussi courtes. Étonnamment, la nécessité de mener des recherches à long terme avait déjà été soulignée il y a vingt ans par Schooley (1994), et plus tard par May (1999). Nous suggérons aux chercheurs d'être prudents quant aux résultats obtenus à partir d'études à court terme et de tirer des conclusions en fonction de la question posée ou des objectifs de gestion. L'analyse d'ensembles de données à long terme et à court terme peut être une approche utile pour obtenir des informations sur la sélection de l'habitat du loup afin d'orienter la conservation et la gestion. Les études à long terme peuvent être utiles pour détecter les ressources les plus essentielles pour l'espèce (c'est-à-dire les ressources qui sont sélectionnées de manière constante dans le temps), tandis que les études à court terme peuvent indiquer quelles ressources sont importantes dans des conditions exceptionnelles (par exemple, comment les loups peuvent réagir à des hivers enneigés ou à des étés secs).