

Sélection de l'habitat par un grand prédateur (*Canis lupus*) dans un écosystème multi-proies du nord des Rocheuses



Journal of Mammalogy, 92(3):568–582, 2011

Habitat selection by a focal predator (*Canis lupus*) in a multiprey ecosystem of the northern Rockies

BRIAN MILAKOVIC, KATHERINE L. PARKER,* DAVID D. GUSTINE, ROBERTA J. LAY, ANDREW B. D. WALKER, AND MICHAEL P. GILLINGHAM

Natural Resources and Environmental Studies, University of Northern British Columbia, 3333 University Way, Prince George, British Columbia V2N 4Z9, Canada (BM, KLP, ABDW, MPG)

United States Geological Survey, Alaska Science Center, 4210 University Drive, Anchorage, AK 99508, USA (DDG)
Kenai Peninsula Borough, Spruce Bark Beetle Mitigation Program, 253 Wilson Lane, Soldotna, AK 99669, USA (RIL)

* Correspondent: parker@unbc.ca

Résumé

En utilisant des localisations de loups (*Canis lupus*) marqués par le système de positionnement global, nous avons examiné si la couverture du sol, la productivité ou le changement de la végétation, ou la valeur de sélection de l'habitat pour les espèces proies ongulées elles-mêmes influençaient le plus les modèles de sélection par les loups dans un grand système multiproie intact du nord de la Colombie Britannique. Les modèles de sélection basés sur la couverture du sol, en combinaison avec les caractéristiques topographiques, ont constamment surpassé les modèles basés sur les indices de quantité et de qualité de la végétation (en utilisant la différence normalisée de l'indice de végétation) ou sur la valeur de sélection des espèces proies (orignal [*Alces americanus*], cerf wapiti [*Cervus elaphus*], caribou des bois [*Rangifer tarandus*], et mouton de Stone [*Ovis dalli stonei*]). Les loups ont généralement choisi des communautés arbustives et une grande diversité de couverture au fil des saisons et ont évité les peuplements de conifères, les zones non végétalisées et les aspects occidentaux tout au long de l'année. Les stratégies de sélection saisonnière n'étaient pas toujours reflétées dans les schémas d'utilisation, qui montraient une fréquence d'utilisation plus élevée dans les classes de ripisylves, d'arbustes et de conifères. Les schémas d'utilisation et de sélection pour les meutes de loups individuelles n'étaient pas toujours conformes aux modèles globaux et semblaient liés à la distribution de l'occupation du sol et du terrain dans les domaines vitaux respectifs. Nos résultats corroborent les liens biologiques entre les loups et leur habitat, liés à la facilité de mouvement et aux associations de proies potentielles.

INTRODUCTION

La recherche sur le loup (*Canis lupus*) en Amérique du Nord et en Europe s'est concentrée sur la dynamique entre les loups et leurs proies. En particulier, les études ont quantifié la sélection des proies (Darimont et al. 2004 ; Jedrzejewski et al. 2000), les taux de prédation (Webb et al. 2008 Zimmerman et al. 2007), les réponses fonctionnelles (Hayes et Harestad 2000), le potentiel de limitation et (ou) de régulation des populations de proies (Eberhardt et al. 2003), en particulier dans les systèmes à une seule proie (par exemple, le wapiti [*Cervus elaphus*]-Hebblewhite et al. 2002), les impacts sur la dynamique des populations d'ongulés associés au risque de prédation des loups (Hebblewhite et Merrill 2007), et la capacité des loups à structurer des communautés entières en agissant sur les **cascades trophiques**

(Hebblewhite et al. 2005). Les efforts de modélisation scientifique se sont concentrés sur la façon dont les loups utilisent les paysages dominés par l'homme (Hebblewhite et Merrill 2008 ; Houle et al. 2010) et sur la dynamique des populations de loups en voie de recolonisation (Oakleaf et al. 2006 ; Potvin et al. 2005), McLoughlin et al. 2004) ont étudié l'utilisation de l'habitat par les loups dans des systèmes relativement naturels.

Les loups se trouvent le plus souvent dans des zones peu perturbées par l'homme ou présentant une faible mortalité causée par l'homme (typiquement indexée par la densité des routes) et une offre abondante d'ongulés (Fritts et al. 1994). Les besoins plus spécifiques des loups dans les systèmes orbitaux alpins comprennent des zones boisées élevées près de l'eau pour la reproduction, et des prairies ou des zones semi-ouvertes à partiellement boisées pour les sites de rendez-vous (Arjo et Pletscher 2004). Les interactions interspécifiques, la facilité de déplacement et les besoins énergétiques influencent également l'utilisation spatiale et temporelle du territoire par les loups (Arjo et Pletscher 2004). Dans les paysages d'Amérique du Nord dominés par l'homme, les habitats favorables aux loups ont été corrélés le plus souvent à une couverture forestière avec une certaine proportion de conifères, à de faibles quantités de terres agricoles et à de faibles densités de routes et d'humains (Mladenoff et al. 1995).

Les habitats comprennent les ressources et les conditions fournies par les caractéristiques physiques et biologiques d'une zone. La sélection de l'habitat est un processus hiérarchique (Johnson 1980). Les études sur les loups se concentrent souvent sur la sélection de l'habitat de **premier ordre** (basée sur les caractéristiques à l'échelle du paysage) pour prévoir les habitats favorables aux loups et le rétablissement potentiel de la population à l'échelle régionale (Glenz et al. 2001 ; Mladenoff et Sickley 1998 ; Mladenoff et al. 1995). A l'échelle de la sélection de **second ordre** (choix d'un domaine vital dans le paysage), les facteurs impliqués dans la sélection peuvent être plus difficiles à quantifier en raison des interactions avec les meutes voisines, des tendances à long terme de l'abondance et de la diversité des proies, et de la façon dont on définit l'étendue de la zone d'étude qui est disponible pour un domaine vital. Les analyses à l'échelle plus petite de la sélection de **troisième ordre** (choix des habitats à l'intérieur du domaine vital) peuvent aider à élucider les variations spatiales et temporelles des stratégies de sélection des habitats (Gustine et al. 2006a ; Houle et al. 2010 ; Johnson et al. 2002a, 2002b). Pour optimiser sa *fitness*, une meute de loups doit utiliser son territoire de manière efficace afin de minimiser les dépenses énergétiques et de maximiser les taux de rencontre avec les proies (Alexander et al. 2005). Les processus au sein des domaines vitaux ont souvent été ignorés dans les études écologiques sur les loups, en partie à cause de leur désignation comme généralistes de l'habitat (Mech 1995) et en partie à cause des conclusions générales des études à grande échelle qui relient l'occupation d'un paysage par les loups à de larges métriques de densité de proies (Fuller 1989 ; Messier 1995 ; Potvin et al. 2005) et de densité de routes (Mladenoff et al. 1995). En conséquence, la gestion des loups a largement adopté le point de vue selon lequel tant que les densités de proies sont suffisantes pour soutenir les populations de loups, et tant que les densités de routes (en tant qu'indice de la mortalité causée par l'homme) restent en dessous d'un certain seuil, les loups persisteront (Fuller 1989 ; Thiel 1985). Cependant, des études récentes ont montré que les loups présentent des **réponses fonctionnelles** dans la sélection de l'habitat à l'échelle du domaine vital avec des niveaux variables d'activité humaine (Hebblewhite et Merrill 2008) et

avec des effets cumulatifs de l'altération du paysage (Houle et al. 2010), ce qui peut avoir des conséquences importantes pour la gestion et la persistance de l'espèce.

Comprendre pourquoi les animaux utilisent le paysage et s'y installent comme ils le font est fondamental pour la gestion et la conservation des populations d'animaux sauvages. Huggard (1993) a proposé un modèle qualitatif simple pour explorer les **réponses fonctionnelles** des loups s'attaquant à 5 espèces d'ongulés dans le parc national de Banff, en Alberta, au Canada. Les hypothèses du modèle étaient que la détectabilité et la probabilité d'une prédation réussie étaient les mêmes pour tous les ongulés et que les loups ne changeaient pas de type de proie en fonction de la densité. **Huggard a soutenu que, fondamentalement, tous les ongulés devraient être également rentables pour les loups lorsqu'ils les rencontrent et que, par conséquent, la sélectivité des proies devrait dépendre des facteurs qui influencent les taux de rencontre, par opposition à la densité en tant que telle.** La préférence apparente pour une espèce proie particulière change avec l'abondance seulement si l'abondance est liée aux taux de rencontre où les espèces proies peuvent être forcées dans des habitats marginaux (par exemple, les basses altitudes utilisées par les moutons) fréquentés par les loups voyageant entre les emplacements prévisibles des troupeaux de wapitis. Plus récemment, Mitchell et Powell (2004) ont développé des modèles généraux spatialement explicites qui examinent les mécanismes structurant les domaines vitaux. **Le facteur le plus important qui détermine la qualité, l'efficacité, le contenu en ressources et la distribution spatiale des domaines vitaux est la mesure dans laquelle les ressources sont regroupées dans le paysage.** La façon dont les ressources sont distribuées dans un domaine vital influence fondamentalement les schémas de sélection qui structurent l'utilisation.

Nous avons utilisé des modèles de régression logistique et de sélection des ressources avec des données basées sur les systèmes d'information géographique, la télédétection et les emplacements du système de positionnement global pour décrire la sélection de l'habitat dans le domaine vital des loups dans un **système multiproies** intact de grands mammifères dans les montagnes Rocheuses du nord de la Colombie Britannique. L'étude a été réalisée dans le cadre de la caractérisation du paysage des prédateurs (Milakovic 2008), en parallèle avec des travaux de terrain sur les mouvements et la sélection de l'habitat des principales espèces d'ongulés (Gillingham et Parker 2008a, 2008b ; Gustine et Parker 2008 ; Gustine et al. 2006a, 2006b ; Walker et al. 2007). Les loups et les grizzlis (*Ursus arctos horribilis*) sont les principaux prédateurs supposés pouvoir réguler les populations d'ongulés dans ce système. Nous avons examiné les variations saisonnières dans la sélection de l'habitat par les loups et comment les stratégies de sélection de l'habitat différaient entre les meutes. Nous avons supposé que l'habitat comprenait les classes de couverture terrestre, la diversité végétale (fragmentation de la couverture terrestre) et les attributs topographiques (pente, élévation et aspect). Nos objectifs étaient de caractériser la sélection de l'habitat par les loups dans un système relativement peu perturbé par l'activité humaine moderne et de fournir une base écologique quantifiable à laquelle les réponses aux futures activités anthropogéniques pourraient être comparées. Ainsi, nous avons évalué les réponses des loups aux attributs inclus dans 3 hypothèses générales : les loups sont plus influencés par les classes de couverture terrestre et les caractéristiques topographiques qui sont susceptibles d'englober les exigences d'habitat (telles que les espèces de proies et les sites de tanière) ; par les changements dans la biomasse et la qualité des plantes qui pourraient entraîner des mouvements de proies ongulées, qui fournissent la majorité du régime alimentaire de ces loups (Milakovic et Parker 2011) ; ou par

les valeurs de sélection de l'habitat pour les espèces de proies ongulées elles-mêmes qui cohabitent dans le même paysage.

Les loups ont besoin de suffisamment de proies ongulées. Si les loups ne manifestent pas de préférence pour les proies en raison d'une rentabilité, d'une détection et d'une capture égales de toutes les espèces d'ongulés (Huggard 1993), et si la sélectivité des proies est indépendante de la densité, alors les unités de ressources fondamentales dans un domaine vital de loup ne sont pas les proies d'ongulés, mais plutôt la distribution des caractéristiques de l'habitat qui facilitent et maximisent les rencontres avec des proies potentielles au cours d'incursions de chasse intentionnelles et aléatoires. Dans ce scénario, on peut s'attendre à ce que les loups réagissent directement à la couverture du sol et aux caractéristiques topographiques plutôt qu'à la biomasse et à la qualité des plantes (indices potentiels de la densité des proies) ou aux valeurs de sélection pour des proies spécifiques. De plus, comme on s'attend à ce que les **réponses fonctionnelles** diffèrent entre les meutes (Hebblewhite et Merrill 2008 ; Houle et al. 2010 ; Huggard 1993), nous nous attendons à ce que les modèles de sélection varient entre les meutes en fonction de la distribution des caractéristiques de l'habitat (et des ressources associées) dans l'aire de répartition de chaque meute (Mitchell et Powell 2004).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Zone d'étude

Notre zone d'étude (7 400 km²) englobe les rivières Besa et Prophet dans la partie sud-est de l'aire de gestion Muskwa-Kechika, dans le nord de la Colombie-Britannique, au Canada. Cette zone Besa-Prophet, située entre 57°11' et 57°15'N, et 121°51' et 124°31'W, comprend la zone de planification Besa-Prophet (où l'exploration et l'exploitation futures du pétrole et du gaz sont autorisées tant que les valeurs de la faune et de la flore sauvages sont maintenues), le parc provincial Redfern-Keily (mis en réserve pour protéger les zones sensibles et la faune), et des parties des zones environnantes (Fig. 1). La topographie est caractérisée par de larges vallées est-ouest avec des systèmes d'eaux d'amont situés dans des hautes montagnes accidentées dépassant 3 000 m dans la partie ouest de la zone d'étude. Une série de crêtes nord-sud, dont l'altitude est généralement inférieure à 2 500 m, caractérisent le terrain vallonné des contreforts et des pâturages dans la partie centrale de la zone d'étude. Le prolongement est de la zone d'étude est délimité par une étendue de pessières ouvertes (*Picea glauca* et *P. mariana* × *P. glauca*) et de fondrières avec des parcelles de tremblais (*Populus tremuloides*). Le Besa-Prophet est relativement peu fréquenté par l'homme, il n'y a pas de route et un seul sentier pour les véhicules tout-terrain, avec une faible activité des motoneiges en hiver. Il est également relativement exempt d'influences industrielles, à l'exception de quelques prospections pétrolières sismiques dans la partie orientale. La Besa-Prophet abrite l'un des systèmes prédateurs-proies les plus vastes et les plus diversifiés d'Amérique du Nord (British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management 2002). Les ongulés comprennent l'orignal (*Alces americanus*), le wapiti (*C. elaphus*), le caribou (*Rangifer tarandus*), le mouflon de Stone (*Ovis dalli stonei*) et quelques chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*). Les loups étaient au nombre d'environ 12/1 000 km², d'après la taille des meutes et les zones d'utilisation annuelle, au cours de l'étude actuelle (Milakovic 2008). Des densités de 29 grizzlis/1 000 km² ont été rapportées dans les montagnes boréales du Nord, qui englobent une partie de la zone d'étude de Besa-Prophet (Poole et al. 2001). Les autres grands

mammifères prédateurs sont l'ours noir (*Ursus americanus*), le coyote (*Canis latrans*), le glouton (*Gulo gulo*) et le lynx (*Lynx canadensis*).

La zone d'étude est dominée par deux zones biogéoclimatiques (Meidinger et Pojar 1991), la zone d'épicéas, de saules (*Salix* spp.) et de bouleaux (*Betula glandulosa*), et la toundra alpine à une altitude > 1 600 mètres. La zone d'épicéas, de saules et de bouleaux du Besa-Prophet occupe des altitudes comprises entre 800 et 1 600 m. Les vallées de la zone d'épicéas, de saules et de bouleaux sont constituées d'une couverture forestière intermittente ou fermée d'épicéas blancs (*P. glauca*) et de quantités variables de pins tordus (*Pinus contorta*) et de trembles sur les pentes inférieures. La zone de toundra alpine, qui représente environ 16% du Besa-Prophet, est dépourvue d'arbres, sauf s'ils sont rabougris ou en forme de krummholz. La végétation alpine est dominée par des plantes ligneuses prostrées et quelques herbes, bryophytes et lichens, mais une grande partie du paysage alpin est constituée de roches, de glace et de neige. Dans le Besa-Prophet, les *Dryas* spp. et les *Cassiope* spp. sont les arbustes nains dominants dans la zone de toundra alpine.

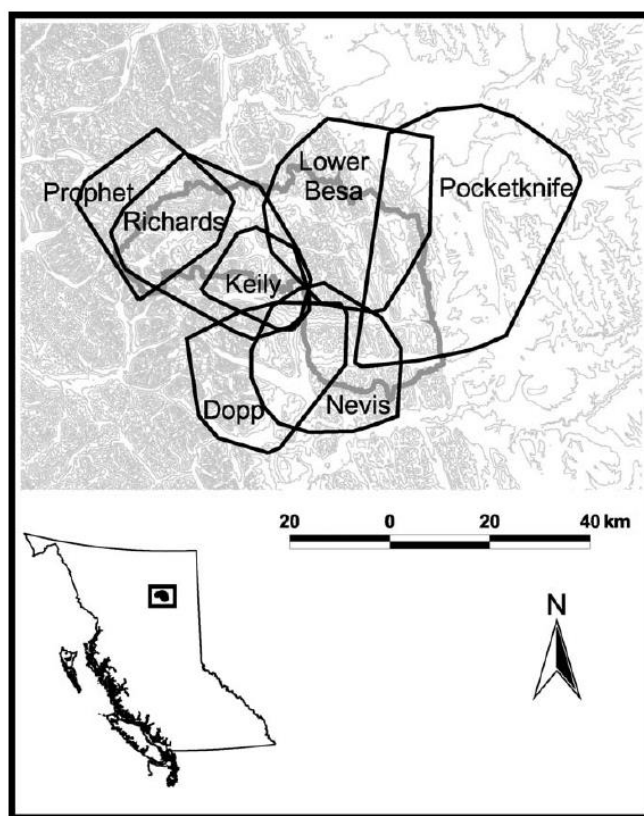


FIG. 1 - La zone d'étude Besa-Prophet entourant la zone de planification Besa-Prophetpretenure (délimitée en gris) dans le nord de la Colombie-Britannique, et les aires de répartition annuelles (regroupées sur plusieurs années) utilisées par 5 meutes de loups (Dopp-Keily, Richards-Prophet, Nevis, Pocketknife, et Lower Besa) entre 2001 et 2004. Les courbes de niveau topographiques ont été tracées tous les 200 mètres. Les déplacements territoriaux du bassin versant de Richards à Prophet et du bassin versant de Dopp à Keily pendant l'hiver 2003 sont indiqués

Capture des loups et données de localisation

Vingt-six loups de 5 meutes (Pocketknife, Lower Besa, Nevis, Dopp-Keily et Richards-Prophet) ont été suivis avec des colliers du système de positionnement global (Simplex-Televilt, Lindesberg, Suède) entre décembre 2001 et septembre 2004 (Fig. 1). Suite à l'échec de la reproduction en 2002, les animaux Dopp et Richards ont changé de territoire et

d'appartenance à la meute en 2003 et ont été nommés meutes Keily et Prophet, respectivement, pour les bassins versants qu'ils occupaient. Toutes les recherches ont été approuvées par le Comité pour le soin et l'utilisation des animaux de l'Université du Nord de la Colombie-Britannique ; les méthodes sont conformes aux directives de la Société américaine des mammalogistes (Gannon et al. 2007). Nous avons programmé les colliers pour qu'ils acquièrent des positions toutes les 6 heures pendant 2 ans. 2 à 4 colliers ont été déployés dans une meute à un moment donné pour tenir compte de la possibilité de défaillance du collier et de la dispersion.

Nous avons récupéré 7 447 emplacements de système de positionnement global par téléchargement à distance ou par récupération de collier de 25 loups porteurs de collier, pour un taux moyen de fixation dans les meutes de $61\% \pm 7\%$ (moyenne \pm SD ; fourchette 52-70%). Les taux de fixation moyens sont basés sur le nombre total de localisations obtenues par meute au cours de l'étude en raison du déploiement de plusieurs colliers par meute, après élimination des localisations obtenues en double à la même date et à la même heure. Nous avons procédé ainsi parce que la variation de la performance des colliers individuels était élevée (4-83%) et parce que la meute était notre unité d'échantillonnage pour définir la sélection des ressources pour ce groupe territorial. En regroupant les localisations de plusieurs colliers dans une même meute et en tenant compte des duplications de localisations temporelles, le taux de fixation global a augmenté mais n'a pas permis d'évaluer les effets aléatoires par individu (Hebblewhite et Merrill 2008). Les faibles taux d'acquisition de coordonnées pourraient avoir introduit un biais de collier du système de positionnement global pour les localisations des loups, mais les corrections pour les caractéristiques potentielles du terrain et de la couverture terrestre (Frair et al. 2004) ou les probabilités de transition de l'habitat (Nielson et al. 2009) n'étaient pas réalisables, et ne peuvent pas non plus traiter l'espace géographique des localisations manquantes pour un prédateur itinérant dans un paysage hétérogène (Frair et al. 2010). Les biais les plus probables sont probablement associés aux forêts de conifères fermées et peut-être aux aspects orientés vers le nord. Nos taux de fixation étaient inférieurs à ceux obtenus avec des colliers déployés sur des loups dans les habitats boréaux vallonnés du Québec (77-93%-Houle et al. 2010) et sur les pentes orientales du parc national de Banff, Alberta (90%-Hebblewhite et Merrill 2008), chacun avec un terrain similaire à celui de notre étude, suggérant que la perte de données due à la performance du collier était également possible. Par conséquent, les coefficients de sélection de l'habitat doivent toujours être interprétés avec prudence, mais le déploiement de plusieurs colliers dans chaque meute a permis de réduire la perte de données.

Conception de l'étude

Étant donné que les gestionnaires des terres évaluent généralement la valeur de l'habitat en se basant sur les caractéristiques biophysiques du paysage (couverture du sol, altitude et aspect), nous présentons des données sur l'utilisation de ces attributs par les loups dans la zone d'étude de Besa-Prophet. Les modèles de sélection utilisés par les loups aboutissent à l'utilisation de l'habitat (la façon dont les animaux utilisent les composants biophysiques d'un habitat - Hall et al. 1997). Les modèles de sélection (le processus par lequel un animal peut choisir les composants de l'habitat à utiliser) aident à définir quels attributs, choisis en réponse à leur disponibilité et en combinaison avec d'autres attributs, ont la plus grande influence sur l'utilisation de l'habitat. Pour quantifier la sélection de l'habitat par les loups et définir comment la sélection des différents attributs peut changer entre les saisons, nous

avons utilisé la régression logistique pour estimer les coefficients d'une approximation exponentielle de la fonction logistique de l'utilisation par rapport à la disponibilité, ce qui a donné des coefficients relatifs (β) de sélection (Boyce et al. Comme nos points disponibles ne sont pas connus pour être de véritables absences, ces coefficients dans les modèles de sélection des ressources ne représentent pas la probabilité absolue d'utilisation par les animaux (Keating et Cherry 2004 ; mais voir Johnson et al. 2006). Les termes d'interception générés par les modèles sont des paramètres non informatifs et, par conséquent, nous ne les avons pas présentés avec les coefficients de sélection pour ces modèles (Johnson et al. 2006).

Les localisations des loups par le système de positionnement global ont été comparées aux localisations échantillonnées au hasard (Manly et al. 2002) à l'intérieur du polygone convexe minimum de 95% du domaine vital, par saison, pour chaque meute de loups. Nous avons supposé que les emplacements proches de la périphérie d'un domaine vital étaient liés au marquage du territoire ou à des incursions extraterritoriales et que le polygone convexe minimum de 95% représentait mieux la zone où les individus étaient le plus susceptibles d'être trouvés (Bowen 1982) qu'un polygone convexe minimum de 100%. Cinq points par point d'utilisation (Gustine et al. 2006a) ont été générés aléatoirement à l'intérieur de chaque polygone convexe minimum à 95% pour chaque année et chaque saison en utilisant l'extension du générateur de points aléatoires (Jenness 2003) dans Arcview3.2 (Environmental Systems Research Institute, Redlands, Californie). Nous avons utilisé ces points pour caractériser la disponibilité.

Nous avons identifié 5 saisons pour les loups sur la base de critères biologiques : l'hiver (du 1^{er} janvier au 28 février, reproduction et profondeur des pics de neige), la fin de l'hiver (du 1^{er} mars au 31 avril, activités de prédation), la mise bas (du 1^{er} mai au 31 juillet, élevage des petits et mise bas des ongulés), la fin de l'été (du 1^{er} août au 31 septembre, stade de la nurserie où les petits sont physiquement immatures et se nourrissent occasionnellement sur les sites de rencontre), et l'automne (du 1^{er} octobre au 31 décembre, les petits sont presque adultes et se déplacent avec la meute). Nous avons fixé un minimum de 50 points d'utilisation pour une saison à inclure dans les analyses afin de satisfaire les questions de taille d'échantillon et de séparabilité du modèle.

Étant donné la structure sociale des loups, la sélection a été analysée au niveau de la meute (conception de type III-Thomas et Taylor 1990) à l'intérieur d'un domaine vital (sélection de 3^{ème} ordre-Johnson 1980). Nous avons utilisé les coefficients (β) des analyses de régression logistique pour définir la sélection des attributs par année et par saison à travers les meutes de loups (global) et à l'intérieur des meutes de loups. Nous avons regroupé les données saisonnières à travers les années pour chaque saison parce que peu de colliers ont fourni des données sur 2 ans pour une saison particulière. Nous avons effectué des analyses de sélection séparées pour les meutes de Dopp et de Keily et pour les meutes de Richard et de Prophet parce que leurs territoires se sont déplacés vers des zones avec des classes de couverture terrestre et des caractéristiques topographiques potentiellement différentes (Fig. 1).

Systèmes d'information géographique et données de télédétection...

Procédures de modélisation...

TABLEAU 1 - Classes de couverture terrestre (et leurs associations végétales respectives) dans la zone d'étude Besa-Prophet du nord de la Colombie-Britannique

Land-cover class	Study area (%)	Description
Conifer	22.3	Dense mid-elevation pine (<i>Pinus contorta</i>) and white and hybrid spruce (<i>Picea glauca</i> and <i>P. mariana</i> × <i>P. glauca</i>)–dominated forest stands.
Stunted spruce	5.6	Open spruce areas of low productivity typical of north-facing slopes.
Shrub	5.7	Willow (<i>Salix</i> spp.) and birch (<i>Betula glandulosa</i>) shrub communities ≤ 1,600 m.
Alpine shrub	5.7	Willow and birch shrub communities > 1,600 m.
Nonvegetated	23.7	Rock (boulder and talus), rock–lichen associations, water, snow.
Riparian spruce	17.7	Low-elevation (<1,600 m) wetland spruce (<i>P. glauca</i> or <i>P. mariana</i> in poorly drained sites) along streams; includes gravel bars and sedge (<i>Carex</i> spp.) meadows.
Open alpine	5.5	Dry alpine tundra habitat > 1,600 m characterized by <i>Dryas</i> spp.; wet alpine tundra habitat > 1,600 m dominated by <i>Cassiope</i> spp. and sedge (<i>Carex</i> spp.) meadows.
Deciduous burns	7.1	Older burns; characterized by deciduous shrubs and regenerating young aspen and poplar (<i>Populus tremuloides</i> and <i>P. balsamifera</i>) stands.
<i>Elymus</i> burns	3.2	Younger burns; meadows dominated by <i>Elymus innovatus</i> .
Subalpine spruce	3.5	Open spruce; transition zone between dense mid-elevation spruce stands and open alpine areas.

RÉSULTATS

Sélection et utilisation saisonnières de l'habitat chez les loups

Les modèles de sélection globale contenant l'occupation du sol, la fragmentation, l'aspect et l'altitude expliquent le mieux la sélection de l'habitat par les meutes de loups pendant l'hiver, la fin de l'hiver et la mise bas, avec 99% du poids de la preuve (w_i) fourni par un seul modèle (Tableau 2). À la fin de l'été et à l'automne, les deux modèles les mieux classés, comprenant l'occupation du sol, la fragmentation, l'aspect et la pente, ont été mis en moyenne pour un w_i combiné de 1,00. Aucun des modèles les mieux classés décrivant la sélection par les loups n'incluait la biomasse (NDVI) ou la qualité de la végétation (changement de NDVI) ou la valeur de sélection des proies comme facteurs importants. En ce qui concerne la valeur des proies, les modèles qui incluaient des valeurs de sélection pour les 4 espèces d'ongulés décrivaient la sélection par les loups légèrement mieux que les modèles avec une seule espèce de proie ou une combinaison d'espèces de proies. Néanmoins, lorsque 99% des preuves expliquant la sélection de l'habitat par les loups ont été fournies par les meilleurs modèles avec la couverture terrestre (Tableau 2), <1% a été expliqué par les modèles avec le NDVI ou la valeur de sélection pour les proies.

Des classes spécifiques de couverture terrestre et des caractéristiques topographiques ont été choisies ou évitées de manière cohérente par les meutes de loups dans la Besa-Prophet (Tableau 3). Les loups ont eu tendance à éviter les peuplements de conifères, les épicéas rabougris et les classes non végétalisées, les zones de faible fragmentation et les aspects ouest

tout au long de l'année. Les loups ont choisi les communautés arbustives et les zones à forte fragmentation au fil des saisons. D'autres classes de couverture terrestre ont également eu une importance saisonnière pour les loups. Les loups choisissent les communautés d'arbustes alpins pendant la mise bas, la fin de l'été et l'automne ; les brûlis dominés par *l'élyme* pendant l'hiver, la fin de l'hiver et la mise bas ; les épicéas subalpins pendant la fin de l'été et l'automne (évités pendant la fin de l'hiver) ; et les zones alpines ouvertes pendant l'hiver, la fin de l'hiver et la fin de l'été (évités pendant la mise-bas). **Les loups évitent les versants nord à la fin de l'hiver mais les choisissent de la mise-bas à l'automne.** Les aspects sud étaient également importants selon les saisons, car les loups choisissaient ces zones à la fin de l'hiver et pendant la mise-bas. Les loups choisissaient les basses altitudes pendant l'hiver et la fin de l'hiver et les pentes peu profondes de la mise-bas jusqu'à l'automne.

TABLEAU 2 - Modèles globaux les mieux classés décrivant la sélection des ressources par les loups dans la zone d'étude Besa-Prophet en hiver (1^{er} janvier-28 février), à la fin de l'hiver (1^{er} mars-31 avril), en période de mise bas (1^{er} mai-31 juillet), à la fin de l'été (1^{er} août-30 septembre) et à l'automne (1^{er} octobre-31 décembre), regroupés sur la période 2001-2004

Season	Model ^a	K ^b	ΔAIC_i^c	w_i^d	r_s^e
Winter	C × F × A × E	18	0.00	0.99	0.87
Late winter	C × F × A × E	18	0.00	0.99	0.91
Denning	C × F × A × S	18	0.00	0.99	0.98
Late summer	C × F × A × S	18	0.00	0.77	0.97
	C × A × S	16	2.43	0.23	0.98
Fall	C × F × A × S	18	0.00	0.82	0.99
	C × A × S	16	3.02	0.18	0.98

^a Explanatory variables include land-cover class (C), fragmentation (F), aspect (A), elevation (E), and slope (S).

^b Number of model parameters.

^c Difference in Akaike's information criteria (adjusted for small sample sizes) between the best-fitting model and model *i*.

^d Akaike weights, scaled 0–1, indicate the degree of relative support for each model.

^e Spearman rank correlation coefficient resulting from *k*-fold cross-validation (Boyce et al. 2002); values > 0.70 indicate good model performance.

Ces stratégies de sélection ont donné lieu à la plus grande fréquence d'utilisation dans trois classes de couverture terrestre : les pessières riveraines (18-30% des emplacements selon la saison), les communautés arbustives (13-21%) et les peuplements de conifères (14-19%), variant selon la saison (Fig. 2). La proportion la plus élevée de localisations à chaque saison était toujours dans les communautés riveraines d'épicéas. De plus, les loups ont utilisé de manière substantielle (~28% des observations) les classes alpines (alpages ouverts et arbustes alpins) à la fin de l'été. A la fin de l'été et à l'automne, près d'un tiers des emplacements des loups se trouvaient dans les zones d'épicéas alpins et subalpins. Les loups ont utilisé les classes de couverture brûlée (brûlis de feuillus et brûlis *d'élyme*) le plus souvent à la fin de l'hiver (19%) par rapport aux autres saisons (4-12% des localisations). Les classes de couverture terrestre les moins utilisées ont tendance à être les zones d'épicéas rabougris à faible productivité (2-7%) et les zones non végétalisées (3-6%). Environ la moitié de toutes les localisations de loups se trouvaient dans des zones à forte fragmentation d'une saison à l'autre, et <20% dans des zones à faible fragmentation.

Les altitudes moyennes utilisées par les loups dans la Besa-Prophet varient entre $1\,287 \pm 52$ m (moyenne $\pm SE$) et $1\,399 \pm 13$ m, selon la saison. La variation entre les meutes était la plus faible (coefficient de variation [*CV*] = 11%) à la fin de l'hiver, lorsque les loups fréquentaient les altitudes les plus basses, et la plus élevée (*CV* = 16%) pendant la mise-bas

(Fig. 3). L'utilisation la plus importante de n'importe quel aspect était à la fin de l'hiver, lorsque 38% des loups se trouvaient sur des pentes orientées vers le sud, contre 20% de loups à la fin de l'été (Fig. 4). Les loups ont utilisé les versants est de façon plus constante au cours des saisons (21-28%), les versants ouest sont les moins utilisés parmi les directions cardinales (9-16%), et les zones plates sont les moins utilisées (en moyenne 10% au cours de l'année). Les loups ont fréquenté des pentes peu profondes et modérées, avec 80% de toutes les localisations sur des pentes de $< 20^\circ$.

TABLEAU 3 - Coefficients de sélection des ressources ($\beta \pm SE$) représentant les schémas de sélection saisonnière par les loups (global) dans la zone d'étude Besa-Prophet du nord de la Colombie-Britannique. Les coefficients sont basés sur des données regroupées pour l'ensemble des meutes entre 2001 et 2004. Les valeurs en caractères gras indiquent une sélection (valeurs positives) ou un évitement (valeurs négatives) significatifs, tels que déterminés par les intervalles de confiance à 95%

Model ^a	Winter	Late winter	Denning	Late summer	Fall
	C × F × A × E	C × F × A × E	C × F × A × S	C × F × A × S	C × F × A × S
Land-cover class					
Conifer	-0.86 ± 0.10	-0.73 ± 0.07	-0.35 ± 0.06	-0.39 ± 0.10	-0.68 ± 0.08
Stunted spruce	-0.46 ± 0.16	-0.27 ± 0.10	-0.25 ± 0.12	-0.29 ± 0.19	-0.59 ± 0.16
Shrub	1.13 ± 0.10	0.34 ± 0.08	0.70 ± 0.07	0.70 ± 0.11	0.79 ± 0.09
Alpine shrub	0.19 ± 0.16	-0.06 ± 0.15	0.37 ± 0.08	0.97 ± 0.11	0.53 ± 0.08
Non-vegetated	-0.59 ± 0.16	-0.20 ± 0.10	-0.67 ± 0.11	-1.28 ± 0.21	-0.76 ± 0.12
Riparian spruce	-0.13 ± 0.11	0.19 ± 0.08	0.06 ± 0.07	-0.03 ± 0.11	-0.35 ± 0.09
Open alpine	0.47 ± 0.17	0.52 ± 0.15	-0.51 ± 0.11	0.34 ± 0.13	0.09 ± 0.10
Deciduous burns	-0.34 ± 0.14	0.03 ± 0.09	-0.03 ± 0.11	-0.11 ± 0.17	0.37 ± 0.11
<i>Elymus</i> burns	0.53 ± 0.16	0.67 ± 0.10	0.75 ± 0.14	-0.34 ± 0.35	0.31 ± 0.17
Subalpine spruce	0.07 ± 0.16	-0.48 ± 0.15	-0.06 ± 0.12	0.43 ± 0.17	0.30 ± 0.12
Fragmentation					
Low	-0.20 ± 0.07	-0.15 ± 0.05	-0.08 ± 0.04	-0.09 ± 0.06	-0.11 ± 0.05
Medium	-0.03 ± 0.05	0.01 ± 0.04	-0.05 ± 0.04	-0.02 ± 0.04	0.04 ± 0.04
High	0.23 ± 0.05	0.14 ± 0.04	0.13 ± 0.04	0.10 ± 0.05	0.08 ± 0.04
Aspect					
N	0.10 ± 0.07	-0.40 ± 0.06	0.17 ± 0.05	0.34 ± 0.07	0.19 ± 0.06
E	-0.11 ± 0.07	-0.20 ± 0.05	-0.20 ± 0.05	0.05 ± 0.07	-0.11 ± 0.06
S	-0.02 ± 0.07	0.34 ± 0.05	0.27 ± 0.05	-0.06 ± 0.07	-0.15 ± 0.06
W	-0.31 ± 0.09	-0.01 ± 0.06	-0.39 ± 0.06	-0.03 ± 0.09	-0.16 ± 0.08
NAS ^b	0.33 ± 0.12	0.27 ± 0.08	0.15 ± 0.08	-0.30 ± 0.11	0.22 ± 0.12
Elevation					
Elevation	8.71 ± 1.38	13.6 ± 1.20			
Elevation ²	-3.63 ± 0.54	-5.75 ± 0.48			
Slope					
Slope			-0.06 ± 0.01	-0.14 ± 0.01	-0.02 ± 0.01
Slope ²			0.0001 ± 0.0001	0.002 ± 0.001	-0.001 ± 0.0001

^a Explanatory variables include land-cover class (C), fragmentation (F), aspect (A), elevation (E), and slope (S).

^b NAS = no aspect ($<1^\circ$ slope).

Stratégies des meutes de loups individuelles

La sélection et l'utilisation de l'habitat par les meutes de loups individuelles dans le Besa-Prophet n'ont pas toujours été conformes au modèle de sélection global et aux fréquences moyennes d'utilisation entre les meutes. Les modèles de sélection les mieux classés pour chaque meute par saison comprenaient presque toujours la couverture du sol, l'aspect et la fragmentation (Annexes I et II). La biomasse végétale, telle qu'indexée par le NDVI pendant la mise bas et la fin de l'été, était incluse dans 4 modèles de premier rang mais n'était significative que dans 2 de ces modèles. Les meutes Pocketknife et Lower Besa ont toutes deux sélectionné les zones à forte biomasse pendant la mise bas (Annexe III). La valeur de sélection pour les proies n'a été incluse que dans les modèles de sélection de la meute Richards. Cette meute a sélectionné des zones classées comme habitat potentiel de haute qualité pour les orignaux pendant les saisons de mise bas et d'automne et a évité les zones d'habitat potentiel de haute qualité pour les caribous pendant la mise-bas et pour les wapitis et les mouflons de Stone pendant l'automne.

La sélection des classes de couverture terrestre était très variable selon les meutes et les saisons (Annexe I), bien que presque toutes les meutes aient évité les peuplements de

conifères, les épicéas rabougris et les zones non végétalisées (comme dans le modèle global). La meute de Nevis était la seule à choisir des communautés arbustives tout au long de l'année (comme dans le modèle global). Les animaux de Dopp semblent se spécialiser dans les environnements alpins parce qu'ils ont sélectionné les classes d'arbustes alpins et d'alpages ouverts entre la mise bas et l'automne 2002 et à nouveau pendant l'hiver 2003 lorsqu'ils ont déplacé leur territoire comme la meute de Keily.

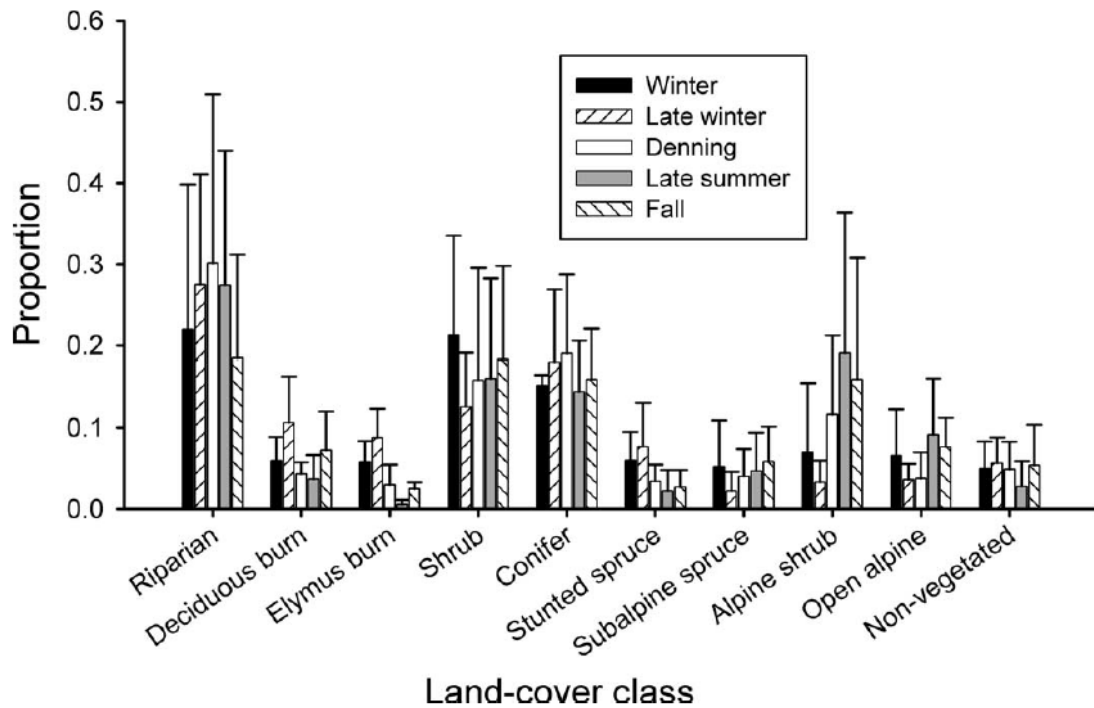


FIG. 2 - Utilisation proportionnelle (moyenne \pm SD) des classes de couverture terrestre par les meutes de loups pendant 5 saisons dans la zone d'étude Besa-Prophet du nord de la Colombie-Britannique, 2001-2004. La taille des échantillons pour le nombre de meutes par saison est indiquée dans la Fig. 3

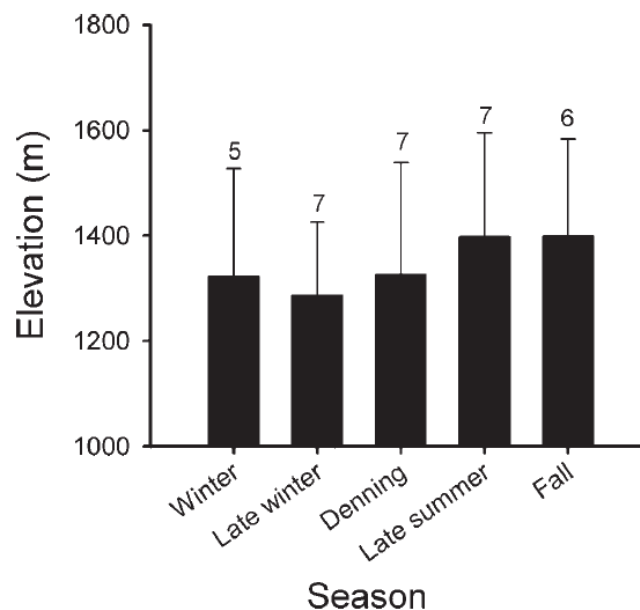


FIG. 3 - Altitudes (moyenne \pm SD) utilisées par les meutes de loups pendant 5 saisons dans la zone d'étude Besa-Prophet, dans le nord de la Colombie-Britannique, de 2001 à 2004. Le nombre de meutes (indiqué au-dessus des colonnes) a varié de 5 à 7, en fonction du moment où les meutes des bassins versants Dopp et Richards ont déplacé leurs territoires vers les bassins versants Keily et Prophet, respectivement (voir Fig. 1)

La sélection pour la diversité des classes de couverture terrestre et des caractéristiques du terrain a varié selon les meutes (Annexe II). Par exemple, les meutes de Lower Besa et de Pocketknife ont sélectionné de manière significative les zones à forte fragmentation pendant 3 des 5 saisons, contrairement à la meute de Nevis qui a sélectionné de manière significative ces zones pendant l'automne. Les meutes ont eu tendance à choisir les aspects sud à la fin de l'hiver et pendant la mise bas (à l'exception de la meute Pocketknife). Les meutes (à l'exception de celle du Prophète) ont eu tendance à rechercher des pentes plates à modérées pendant l'hiver et à la fin de l'été. L'altitude était également un paramètre important dans la sélection de l'habitat pendant l'hiver ou la fin de l'hiver (à l'exception de la meute Richards ; annexe III).

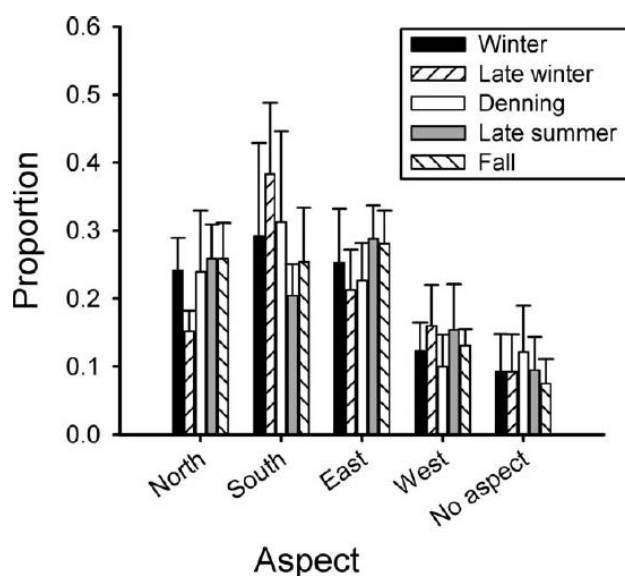


FIG. 4 - Utilisation proportionnelle (moyenne \pm SD) des aspects par les meutes de loups pendant 5 saisons dans la zone d'étude Besa-Prophet du nord de la Colombie-Britannique, 2001-2004. La taille des échantillons pour le nombre de meutes par saison est indiquée dans la Fig. 3

Les stratégies de sélection et l'utilisation de l'habitat qui en résulte parmi les meutes varient selon l'emplacement du domaine vital dans le paysage (Fig. 1). Les meutes de Lower Besa et de Pocketknife, qui occupent les plaines boréales et les fondrières de la partie orientale de la zone d'étude, utilisent beaucoup les zones d'épinettes riveraines (Lower Besa : 42-62% des emplacements selon la saison ; Pocketknife : 23-57%). Elles utilisent aussi beaucoup les communautés arbustives (11-23%) et les peuplements de conifères (11-22%). Les deux meutes de l'est fréquentaient le plus les aspects est (23-38%) et nord (13-29%) et se trouvaient généralement en dessous de 1200 m. Les altitudes moyennes les plus basses ont été utilisées pendant la mise bas (Pocketknife : 1061 ± 9 m ; Lower Besa : 976 ± 9 m ; moyenne \pm SE). En revanche, la meute de Nevis, qui habite les contreforts vallonnés du centre de la zone d'étude, et les meutes de l'ouest (Richards, Prophet, Dopp et Keily), qui vivent dans des régions plus montagneuses, utilisent le plus les versants sud (17-52%) et se trouvent aux altitudes les plus basses à la fin de l'hiver (Nevis : $1\ 389 \pm 9$ m ; Richards : $1\ 258 \pm 14$ m ; Prophet : $1\ 315 \pm 13$ m ; Dopp : $1\ 445 \pm 13$ m ; Keily : $1\ 393 \pm 13$ m). Ces meutes ont également concentré leurs activités dans les classes d'arbustes, de conifères et d'épicéas ripicoles, mais les meutes de l'ouest ont augmenté leur utilisation des communautés d'arbustes alpins pendant la période de mise bas jusqu'à l'automne (13-36%). Toutes les

meutes ont utilisé les zones fortement fragmentées (30-67%) plus fréquemment que les zones faiblement (7-29%) ou moyennement (27-44%) fragmentées.

DISCUSSION

Avec le développement humain croissant et la fragmentation de l'habitat qui s'ensuit dans de nombreuses régions, l'opportunité d'examiner la sélection de l'habitat par les grands carnivores dans des systèmes avec relativement peu de perturbations anthropogéniques est de plus en plus rare. Nous avons examiné la sélection de l'habitat par une population de loups non étudiée auparavant dans un écosystème prédateur-proie intact dans les montagnes Rocheuses du nord de la Colombie-Britannique où le développement futur du pétrole et du gaz est susceptible de se produire. Nous avons concentré nos analyses sur les processus de sélection de troisième ordre de 5 meutes de loups. Les décisions de gestion devraient intégrer, dans la mesure du possible, la variation de la sélection et de l'utilisation de l'habitat parmi les meutes, en particulier parce que les effets cumulatifs associés aux futurs développements à grande échelle pourraient être non linéaires et difficiles à prédire (Johnson et al. 2005).

Les processus de sélection de l'habitat et les modes d'utilisation ultérieurs par les loups dans le Besa-Prophet peuvent être interprétés en fonction de la probabilité de rencontrer des ongulés et de la facilité de déplacement dans le paysage. **En tant qu'animaux sociaux qui défendent un territoire, les loups présentent à la fois des lieux centraux et des périodes de nomadisme tout au long de l'année.** Dans un système multiproie où l'accès aux proies est relativement facile, les loups devraient visiter régulièrement les classes de couverture terrestre (par exemple les brûlis et les couloirs d'avalanche) qui maximisent les rencontres avec les proies ongulées prévisibles (par exemple les hardes de wapitis), en profitant des proies alternatives de façon aléatoire (Huggard 1993). **La capacité à rencontrer, détecter et capturer des proies dépend en fin de compte de l'habitat et des caractéristiques spatiales** (Kunkel et Pletscher 2001). Par conséquent, les mouvements des ongulés et la dispersion des classes de couverture terrestre contribuent aux différences entre les meutes.

Les modèles de sélection des loups basés sur l'occupation du sol ont toujours été plus performants que les modèles basés sur la quantité et la qualité de la végétation (NDVI) et que les modèles basés sur la valeur de sélection des proies des ongulés, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle l'occupation du sol et les caractéristiques du terrain décrivent le mieux les schémas de sélection des loups dans la région de Besa-Prophet. Les associations de végétation peuvent être indicatives des habitats des proies (Carroll et al. 2000 ; Swan 2005). La sélection par les loups dans le Besa-Prophet de communautés d'arbustes de basse et haute altitude et de brûlis dominés par *l'Elymus* a probablement augmenté la probabilité de rencontrer des orignaux et des wapitis qui étaient des composants importants du régime alimentaire des loups (Milakovic et Parker, 2011). D'autres (par exemple, Houle et al. 2010) ont également conclu que les loups sélectionnent des zones qui fournissent de la biomasse fourragère ou une couverture de sécurité pour les ongulés. Les loups sélectionnent également les lisières dures entre les différentes classes de couverture terrestre ou les zones qui sont structurellement complexes (Bergman et al. 2006 ; Hebblewhite et Merrill 2008 ; Houle et al. 2010), augmentant ainsi potentiellement le taux de rencontre avec les espèces proies qui sélectionnent une complexité de types de végétation pour la litière, le broutage ou la dissimulation des jeunes (Alexander et al. 2005). Nous avons utilisé la fragmentation comme

mesure de la diversité de la couverture végétale, et les zones à forte fragmentation ont été sélectionnées et utilisées de manière cohérente par les loups dans le Besa-Prophet.

Le fait que les loups de la Besa-Prophet évitent les peuplements de conifères et les peuplements d'épicéas rabougris orientés vers le nord est probablement lié en partie à la facilité de déplacement à l'intérieur des limites territoriales. L'utilisation de forêts ouvertes avec une faible complexité topographique a été liée à la réduction de la dépense énergétique associée aux déplacements (Alexander et al. 2005 ; Paquet 1993), bien qu'une certaine couverture soit importante pour les loups pour les sites de tanière et de rendez-vous ainsi que pour la protection et la dissimulation (Corsi et al. 1999 ; Mech 1970 ; Swan 2005 ; Theuerkauf et al. 2003). Les loups de la Besa-Prophet ont également choisi de ne pas s'installer à des altitudes élevées et sur des pentes raides en hiver, minimisant ainsi les coûts énergétiques dans des zones où la vulnérabilité des proies est souvent faible (Paquet et al. 1996).

Nous avons émis l'hypothèse que le NDVI fournirait un indice de la productivité et de la qualité de la végétation qui serait directement lié à la distribution des espèces proies et par la suite aux schémas de sélection des loups dans le Besa-Prophet pendant l'été et la fin de l'été. Cela n'a pas été le cas, bien que le NDVI soit fortement corrélé avec la verdure (Oindo 2002 ; Ruimy et al. 1994 ; Tucker et Sellers 1986), et qu'il ait été démontré que la verdure était corrélée avec la densité d'ongulés (Carrollet al. 2001). Huggard (1993) a noté que les densités d'ongulés à l'intérieur d'un domaine vital n'influencent la sélectivité des proies qu'indirectement, par le biais de changements dans les taux de rencontre. Dans un paysage hétérogène avec un grand nombre d'espèces de proies multiples, les changements de NDVI peuvent donc avoir peu d'impact direct. En tant que tel, le NDVI pourrait être plus approprié pour des analyses au premier ou au deuxième ordre de sélection, qui relient les modèles généraux d'abondance et de distribution des ongulés à l'occupation du paysage par les loups, plutôt que pour des analyses des modèles d'utilisation et de sélection à l'intérieur et entre les domaines vitaux, telles que celles examinées ici.

Nous avons également émis l'hypothèse que les valeurs de sélection de l'habitat pour des ongulés spécifiques expliqueraient la sélection de l'habitat par les loups. Cependant, les schémas de sélection à travers les meutes de loups indiquent que les loups ne sélectionnent pas les zones que les ongulés sélectionnent (souvent pour minimiser le risque de prédation). Étant donné les densités relativement élevées d'ongulés dans la Besa-Prophet, les loups auraient pu utiliser des itinéraires de voyage opportunistes entre les classes de couverture terrestre qui maximisaient les taux de rencontre parmi une gamme variée de proies, plutôt que de se concentrer sur une seule espèce (Huggard 1993). Pour une meute de loups, cependant, les modèles incluant une valeur de sélection pour les proies étaient les plus élevés pendant les saisons de mise-bas et d'automne ($r_s = 0,90$ et $0,88$, respectivement). La meute de Richards a montré une forte sélection pour les zones classées comme étant de qualité relativement élevée pour les orignaux. Ce résultat est cohérent avec les données d'isotopes stables montrant que la meute de Richards consommait principalement des orignaux pendant l'été et l'automne (Milakovic et Parker, sous presse). L'évitement apparent des zones classées comme étant de haute qualité pour les wapitis, les caribous et les mouflons de Stone doit être interprété avec prudence car ces ongulés ont contribué au régime alimentaire de cette meute.

Les différences entre les meutes dans la sélection et l'utilisation de l'habitat ont été associées aux caractéristiques du terrain dans les territoires des loups (Huggard 1993). Les animaux de Dopp-Keily semblaient être des spécialistes des Alpes, sélectionnant les buissons alpins et les communautés alpines ouvertes à travers les saisons. Ces classes de couverture terrestre sont des éléments d'habitat pour les caribous (Gustine et al. 2006*a*) et les mouflons de Stone (Walker et al. 2007). L'aire de répartition des animaux Dopp-Keily comprenait également des terrains accidentés et de haute altitude associés aux systèmes d'eaux d'amont de la rivière Besa et du ruisseau Keily, où les bassins suspendus et les prairies de haute altitude abritent de fortes densités d'orignaux et un nombre croissant de wapitis. Les 4 espèces d'ongulés ont été consommées par les loups de Dopp-Keily (Milakovic et Parker 2011). En revanche, la meute voisine de Nevis a toujours choisi des communautés arbustives de basse altitude au fil des saisons. Les orignaux et les wapitis de la zone englobant le domaine vital de la meute de Nevis choisissent respectivement les vastes zones riveraines et les pentes brûlées sur le terrain des contreforts (Gillingham et Parker 2008*b*). Les orignaux et les wapitis constituaient la majeure partie du régime alimentaire de la meute de Nevis (Milakovic et Parker 2011). L'utilisation intensive, tout au long de l'année, des zones riveraines de basse altitude par les meutes Pocketknife et Lower Besa peut s'expliquer par la prédominance de cette classe de couverture terrestre dans leurs aires de répartition respectives à la limite orientale de la zone d'étude. Les orignaux sont nombreux sur les plaines boréales et les wapitis sont abondants le long de la chaîne de montagnes basses qui sépare les deux territoires. Les analyses des isotopes stables indiquent que ces deux espèces de proies représentaient la majeure partie du régime alimentaire des deux meutes tout au long de l'année (Milakovic et Parker 2011).

Nous avons présenté des données sur des meutes individuelles parce que toutes les meutes de loups n'utilisent pas le paysage comme le suggère un modèle global. Les modèles globaux fournissent un cadre pour une population, mais les raisons de la variabilité autour des paramètres sont mieux comprises en décrivant la sélection et l'utilisation par des meutes individuelles. Les scientifiques spécialistes des ressources doivent être conscients des conséquences des changements anthropogéniques par rapport à cette variabilité entre les meutes. Ce n'est qu'en analysant l'utilisation et la sélection de l'habitat par les meutes que nous avons détecté l'importance de la biomasse de la végétation ou de la valeur de sélection des proies. La raison pour laquelle les deux meutes de loups de l'Est ont choisi des sites pour la mise-bas qui étaient mieux décrits par une faible biomasse végétale que par la couverture du sol n'est pas apparente. De plus, la raison pour laquelle la meute de Richards de l'ouest a choisi des zones décrites par la valeur des proies d'ongulés et les autres meutes ne l'ont pas fait mérite d'être étudiée plus en détail. On peut supposer que les conditions locales et les mouvements saisonniers des ongulés étaient plus cohérents d'une année sur l'autre pour certaines meutes que pour d'autres.

En plus des résultats des modèles de sélection, les données sur l'utilisation fournissent des informations importantes sur la valeur des classes de couverture terrestre à des fins de gestion. Par exemple, nous avons observé une sélection globale par les loups pour les classes alpines ouvertes, les arbustes et les arbrisseaux alpins à toutes les saisons, sauf pendant la période de mise bas. Ces trois classes de couverture représentent ensemble 17% du paysage disponible dans le Besa-Prophet, et plus d'un tiers de toutes les observations de loups à chaque saison (sauf à la fin de l'hiver) se trouvaient dans ces zones. L'étendue de la couverture riveraine dans le Besa-Prophet était comparable. Cependant, les loups n'ont pas sélectionné

la couverture riveraine à toutes les saisons, même si la proportion la plus élevée d'utilisation parmi toutes les classes de couverture terrestre s'est toujours produite dans cette zone. Les modèles indiquent également que les loups ont sélectionné les classes de conifères presque toute l'année. Néanmoins, ces classes de conifères étaient importantes car l'utilisation était élevée, en particulier pendant l'hiver et à la fin de l'hiver, lorsque l'utilisation proportionnelle était presque équivalente à l'utilisation des zones riveraines. Par conséquent, nous recommandons de présenter à la fois les coefficients des analyses de sélection des ressources et les données sur l'utilisation relative afin d'indiquer à la fois la direction et l'ampleur des interactions entre les terres et le couvert végétal. L'ensemble de ces informations permet de mieux comprendre la répartition des animaux dans le paysage.

Nos recherches fournissent des informations sur la sélection et l'utilisation de l'habitat par les loups qui seront applicables à la gestion à long terme de cette population. Nos résultats corroborent les liens biologiques entre les loups et leur habitat en ce qui concerne la facilité de mouvement et les associations de proies potentielles. L'examen de toutes les données indique que les loups de la Besa-Prophetres ont réagi à la couverture terrestre et à la physiographie qui maximisent la probabilité de rencontrer des espèces proies d'ongulés. Ils ne semblent pas répondre spécifiquement aux valeurs de sélection des ongulés ou aux mesures générales de la biomasse de la végétation (NDVI) ou de la qualité (changement de NDVI), potentiellement en raison de la rentabilité égale des types d'ongulés dans un système multiple ou en raison de la variabilité des conditions de l'habitat à l'intérieur des domaines vitaux, y compris la disponibilité et la distribution des ongulés. Les différences dans les modèles d'utilisation et de sélection parmi les meutes semblent être liées à la distribution de la couverture terrestre et du terrain à l'intérieur des domaines vitaux respectifs, coïncidant avec les différences dans les modèles de consommation des proies.