Les schémas de migration des wapitis et l'activité humaine influencent l'utilisation de l'habitat des loups dans l'écosystème du Grand Yellowstone

Ecological Applications, 22(8), 2012, pp. 2293–2307
© 2012 by the Ecological Society of America

Elk migration patterns and human activity influence wolf habitat use in the Greater Yellowstone Ecosystem

Abigail A. Nelson,[1,8] Matthew J. Kauffman,[2] Arthur D. Middleton,[1,3] Michael D. Jimenez,[4] Douglas E. McWhirter,[5] Jarrett Barber,[6] and Kenneth Gerow[7]

Résumé

L'identification des dynamiques écologiques qui sous-tendent les conflits entre l'homme et la faune sauvage est importante pour la gestion et la conservation des populations d'animaux sauvages. Dans les paysages encore occupés par les grands carnivores, de nombreuses espèces proies d'ongulés **migrent** de façon saisonnière, mais peu de recherches empiriques ont exploré la relation entre la distribution des carnivores et la stratégie de migration des ongulés. Dans cette étude, nous évaluons l'influence de la distribution des wapitis (*Cervus elaphus*) et d'autres caractéristiques du paysage sur l'utilisation de l'habitat par les loups (*Canis lupus*) dans une zone de conflit chronique entre les loups et le bétail dans l'écosystème du Grand Yellowstone, aux États-Unis. En utilisant trois années de données sur les déplacements des loups (n = 14) et des wapitis (n = 81), nous avons comparé l'utilisation saisonnière de l'habitat par les loups dans une zone dominée par les wapitis **migrateurs** avec celle des loups dans une zone adjacente dominée par les wapitis **résidents**. La plupart des wapitis migrateurs quittent les territoires hivernaux des loups chaque été en migrant sur 40-60 km, alors que les wapitis résidents restent accessibles aux loups tout au long de l'année. Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé pour comparer la probabilité relative d'utilisation par les loups en fonction des covariables d'habitat basées sur le SIG dans les zones de wapitis migrateurs et résidents. Bien que les loups des deux zones aient utilisé des habitats riches en wapitis tout au long de l'année, la densité des wapitis en été a eu une influence plus faible sur l'utilisation de l'habitat par les loups dans la zone de migration des wapitis que dans la zone de résidence des wapitis. Les loups ont utilisé un certain nombre de **stratégies alternatives** pour faire face au départ des wapitis migrateurs. Les loups des deux zones se distinguent également par leur attitude à l'égard des routes. En hiver, les loups de la zone des wapitis migrateurs ont utilisé l'habitat proche des routes, alors que les loups de la zone des wapitis résidents ont évité les routes. En été, les loups de la zone des wapitis migrateurs étaient indifférents aux routes, alors que les loups de la zone des wapitis résidents les évitaient fortement, probablement en raison de la localisation des tanières et des wapitis d'été, combinée à des niveaux de trafic différents. Les résultats de l'étude peuvent aider les gestionnaires de la faune à anticiper les mouvements et l'établissement des meutes de loups lorsqu'elles s'étendent dans des zones avec des populations de proies migratrices ou résidentes, des niveaux variables d'activité humaine, et des terrains de parcours de l'avant-pays avec un potentiel de conflits avec le bétail.

INTRODUCTION

Les grands carnivores présentent des défis persistants en matière de gestion et de conservation, car ils peuvent tuer le bétail domestique, entrer en compétition avec l'homme

pour les proies ongulées (Reynolds et Tapper 1996) et se déplacer largement dans des paysages de plus en plus dominés par l'homme (Woodroffe et Ginsberg 1998). La densité des espèces de grands carnivores est souvent déterminée par la densité et la distribution de leurs proies (Carbone et Gittleman 2002), et la compréhension de cette relation peut aider les gestionnaires de la faune à prévoir et à atténuer les conflits entre l'homme et les carnivores.

Dans de nombreux systèmes, le comportement **migratoire** entraîne une redistribution saisonnière des grands ongulés à de vastes échelles géographiques. Les migrateurs longue distance bien connus tels que le gnou d'Afrique (*Connochaetes taurinus*) et le caribou de la toundra (*Rangifer tarandus*) peuvent migrer sur plus de 1000 km, et des espèces telles que le wapitis (*Cervus elaphus*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), le mouflon (*Ovis canadensis*), le pronghorn (*Antilocapra americana*) et le bison (*Bison bison*) se déplacent sur 20 à 200 km (Berger 2004, Sawyer et al. 2005). Ces **mouvements migratoires** sont principalement motivés par la disponibilité saisonnière de fourrage de haute qualité, mais ils peuvent également réduire l'exposition des proies aux prédateurs en aval (Fryxell et Sinclair 1988) et donc réduire la **réponse numérique** des prédateurs à leurs proies migratoires (Fryxell et al. 1988). Les migrations des ongulés sont plus ou moins longues et le degré auquel les carnivores suivent les proies en migration est très variable. Certains carnivores ne se déplacent pas de façon saisonnière avec leurs proies préférées parce qu'ils doivent s'occuper des jeunes à un endroit fixe (Fryxell et Sinclair 1988). En revanche, certaines hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) dans le Serengeti (Hofer et East 1993) et certains couguars (*Puma concolor*) dans les montagnes de la Sierra Nevada (Pierce et al. 1999) suivent les mouvements saisonniers de leurs proies en effectuant des déplacements « pendulaires » ou parfois en migrant complètement avec leurs proies. Peu de recherches empiriques ont exploré la relation entre la distribution saisonnière des carnivores et les stratégies de migration des ongulés dans le contexte des conflits entre carnivores et humains.

La migration est susceptible de jouer un rôle important dans les schémas saisonniers de sélection de l'habitat des loups car la distribution des loups a été largement liée à la distribution (Messier 1984, Ballard et al. 1997), à l'abondance (Massolo et Meriggi 1998, Potvin et al. 2005) et à la diversité (Ciucci et al. 2003) des proies, y compris des proies qui migrent. Par exemple, Ballard et al. (1997) ont caractérisé 11% des loups étudiés dans le nord-ouest de l'Alaska comme migrateurs, car ils suivaient des troupeaux de caribous migrateurs. Selon la mesure dans laquelle ils suivent les proies migratrices, les territoires des loups ont été considérés comme statiques d'une saison à l'autre (Messier 1984, Ballard et al. 1997), partiellement migratoires (Ballard et al. 1997) ou totalement migratoires (Walton et al. 2001). Dans l'écosystème du Grand Yellowstone (GYE), les loups gris s'attaquent principalement aux wapitis migrateurs et établissent leur territoire sur la zone d'hivernage des wapitis (Smith et al. 2004). En dehors de la zone centrale protégée du Parc National de Yellowstone (YNP), les vallées de basse altitude où de nombreux ongulés passent l'hiver sont généralement dominées par des terres privées et le pâturage du bétail. Les conflits entre les loups et le bétail peuvent être localement chroniques dans ces zones (Bangs et al. 2005), et la mortalité des loups qui en résulte peut-être la première cause de mortalité dans ces populations de loups (Smith et al. 2010). La coïncidence entre le pâturage estival du bétail et le départ des wapitis migrateurs (c'est-à-dire le « remplacement » des proies indigènes par des proies domestiques) a été supposée être un facteur clé du conflit entre les loups et le bétail dans le GYE (Garrott et al. 2005), mais cette notion n'a pas fait l'objet d'une évaluation empirique. La variabilité de

l'abondance des proies indigènes a également été liée aux modèles de déprédation des loups dans les systèmes Européens (par exemple, Sidorovich et al. 2003).

Au cours des dernières années, des rapports décroissants entre les wapitis migrateurs et les wapitis résidents ont été documentés dans les populations partiellement migratrices du GYE (Middleton et al. 2013) et du parc national de Banff au Canada (Hebblewhite et al. 2005, 2006). Dans ces écosystèmes, les sous-populations de wapitis résidentes sont souvent associées aux habitats de l'avant-pays, qui sont des zones périphériques caractérisées par une altitude plus faible et une plus grande proportion de terres privées proches du développement humain. La diminution de la proportion de migrateurs dans ces populations a été partiellement attribuée à des taux de prédation plus élevés à l'intérieur des parcs, où les grands carnivores sont protégés ou en voie de rétablissement, qu'à l'extérieur des parcs, où les populations de carnivores sont souvent gérées de façon moins rigoureuse. L'abondance croissante des loups résidents, qui restent toute l'année dans les habitats de basse altitude de l'avant-pays (Hebblewhite et al. 2006, Middleton et al. 2013), peut servir d'attracteur pour amener les loups à entrer en contact toute l'année avec le bétail domestique et exacerber les taux de conflit.

Un autre facteur important qui peut influencer la capacité des loups à suivre les wapitis en migration est la nécessité de livrer régulièrement de la nourriture à leurs petits dans les tanières et les lieux de rendez-vous pendant les mois d'été (Thurston 2002). Les meutes qui se reproduisent peuvent présenter des comportements de recherche de nourriture dans un lieu central pendant l'été, tout en adoptant un comportement de territoire **nomade** pendant les autres parties de l'année (Milakovic et al. 2011). Par ailleurs, dans les systèmes où les pré-migrations s'éloignent pendant la période de mise bas, les loups peuvent ne pas suivre numériquement la reproduction et la croissance du troupeau, en particulier dans les systèmes à proies multiples (Mech et Peterson 2003). L'augmentation de la taille des portées dans les zones à forte biomasse d'ongulés en Alaska (Boertje et Stephenson 1992) et l'augmentation de la survie des petits près des routes de migration des caribous au Canada (Frame et al. 2009) suggèrent un rôle important de la **distribution** des proies pendant la période où les loups se rendent sur leurs sites de rendez-vous. Pour les loups qui dépendent de proies migratrices, l'importance des grands déplacements pour accéder aux proies (Walton et al. 2001) peut affaiblir leur association avec la tanière natale. Par exemple, Scott et Shackleton (1982) ont découvert que les loups s'éloignaient de leur tanière natale en été pour se rendre à des sites de rendez-vous plus proches de l'aire de répartition saisonnière du cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*). En Alaska, où les loups ne sont généralement pas territoriaux pendant la saison précédant la mise-bas, ils choisissent leurs tanières près de la limite des arbres, probablement pour maximiser leur accès aux caribous migrateurs (Heard et Williams 1992). Cependant, dans certaines régions, les loups peuvent être très territoriaux pendant les mois d'hiver précédant le choix de la tanière (Peters et Mech 1975), ce qui peut limiter leur **flexibilité** dans le choix de l'emplacement de la tanière natale. Pour les loups qui s'attaquent aux wapitis dans le nord des Rocheuses, le moment de la sélection de la tanière se produit souvent lorsque les wapitis sont rassemblés sur le territoire hivernal. En raison de son influence sur les mouvements des loups, la tanière peut être une contrainte importante sur la capacité des loups à suivre les proies migratrices.

Alors que la plupart des études théoriques et empiriques antérieures soulignent l'influence probable des stratégies de migration des ongulés et de la localisation des tanières dans la détermination des mouvements saisonniers des loups, d'autres lignes de preuves soulignent l'importance de l'activité humaine et des infrastructures. La mortalité causée par l'homme a historiquement menacé de nombreuses espèces de grands carnivores (Woodroffe et Ginsberg 1998, Treves et Karanth 2003) et l'évitement par les loups des structures et des activités humaines est bien documenté (Mladenoff et al. 1995, Potvin et al. 2005, Oakleaf et al. 2006). Par exemple, les loups du centre-sud de l'Alaska utilisent les routes fermées des pipelines comme corridors de déplacement, mais évitent les routes d'accès aux champs pétrolifères où le trafic est plus important (Thurber et al. 1994). En Espagne et en Italie, les loups qui vivent dans des zones non perturbées sont plus actifs la nuit que le jour (Vila et al. 1995), et dans le Minnesota, les loups utilisent les pâturages plus fréquemment la nuit, lorsque l'activité humaine est faible (Chavez et Gese 2006). De plus, il a été démontré que l'activité nocturne des loups augmente avec la densité des routes et la disponibilité des ressources alimentaires anthropiques (Theuerkauf 2009). De tels compromis dynamiques entre l'obtention de ressources alimentaires et l'évitement du risque de mortalité causé par l'homme compliquent notre compréhension de la sélection de l'habitat du loup, en particulier lorsque les coûts et les avantages de la recherche de nourriture pour les loups changent selon les saisons. Alors que les loups étendent leur aire de répartition dans les zones plus développées du nord des Rocheuses, une tâche importante consiste à réconcilier les influences compensatoires de facteurs tels que la migration des proies avec celles des modèles de développement humain contemporains.

Dans cette étude, nous avons évalué l'utilisation saisonnière de l'habitat des loups de l'écosystème du Grand Yellowstone (GYE) dont les territoires d'hiver englobaient des sous-populations de wapitis migrateurs ou résidents. Les meutes de loups que nous avons étudiées étaient caractérisées par des taux de **rotation** élevés en raison des prélèvements létaux effectués par les agences de gestion en réponse aux déprédations du bétail, suivis d'une réimplantation par des loups dispersés (voir également Musiani et al. 2005). En outre, les wapitis résidents sont de plus en plus nombreux dans les habitats de l'avant-pays (Middleton et al. 2013) qui sont gérés pour le pâturage du bétail. Ce sont souvent les mêmes paysages où l'accès des chasseurs et la récolte des wapitis sur les ranchs privés sont limités, ce qui fournit une base de proies robuste pour les loups en voie de rétablissement. Nous avons cherché à évaluer l'influence de la distribution des wapitis et des perturbations humaines sur l'utilisation saisonnière de l'habitat des loups en utilisant des données de déplacement GPS à petite échelle de quatre meutes de loups sur trois ans. Nous avons adopté une approche comparative, mettant en contraste l'utilisation de l'habitat en été et en hiver pour trois meutes de loups vivant avec une disponibilité limitée de wapitis migrateurs en été et une meute de loups vivant avec une disponibilité de wapitis résidents tout au long de l'année. Comprendre comment les mouvements des loups sont influencés par la **distribution changeante** des proies dans de tels paysages mixtes peut aider à intégrer les objectifs souvent séparés de la gestion des grands carnivores, des ongulés et du bétail domestique.

MÉTHODES

Zone d'étude

Nous avons étudié l'utilisation de l'habitat du loup dans les montagnes d'Absaroka au nord-ouest du Wyoming, y compris les habitats situés juste à l'intérieur de la frontière orientale du PNY et à l'est de la ville de Cody, Wyoming (Fig. 1). Les terres appartiennent principalement à l'U.S. Forest Service, avec un mélange de terres publiques, privées et d'État. Les types de végétation dominants sont les prairies alpines, subalpines et montagnardes (40%), les arbustes à feuilles caduques subalpins (20%), les forêts de sapins subalpins (13%), les forêts de douglas (*Pseudot sugamenziesii*) (11%) et les steppes d'armoise (*Artemesia* spp.) (6%). L'altitude de la zone d'étude varie de 1738 à 3734 m. Le troupeau de wapitis de Clarks Fork est partiellement migratoire et se compose de sous-populations distinctes de wapitis migrateurs et résidents. Les wapitis **migrateurs** hivernent principalement dans les vallées de basse altitude et migrent vers le cours supérieur de la rivière Lamar à l'intérieur du PNY pendant l'été. Ces wapitis sont la proie de trois meutes de loups (Sunlight, Beartooth et Hoodoo), et généralement d'au moins une autre meute dans le PNY pendant l'été. La sous-population de wapitis **résidents** est associée aux habitats de l'avant-pays, qui sont des zones périphériques de l'écosystème caractérisées par une plus faible altitude et une plus grande proportion de terres privées proches du développement humain. Les wapitis **résidents** occupent toute l'année les contreforts de l'Absaroka dans un rayon de 16 km autour de la ville de Cody, Wyoming, et sont la proie d'une meute de loups (meute de l'Absaroka). Les meutes de loups sont presque entièrement liées aux wapitis migrateurs ou résidents, qui se chevauchent relativement peu (10-15%) sur le territoire hivernal (Middleton et al. 2013). Au cours des années 2007-2009, la zone d'étude comprenait l'aire de répartition estivale et hivernale de 4000 à 5000 wapitis dans les troupeaux de Clarks Fork et de Cody, 4000 à 6000 cerfs mulets, 300 à 400 cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*), 200 à 300 pronghorns et un petit nombre d'orignaux (*Alces alces*) (D. E. McWhirter, données non publiées). La zone d'étude abrite chaque année 3 à 5 meutes de loups, ainsi que des grizzlis (*Ursus arctos horribilus*), des ours noirs (*Ursus americanus*), des couguars et des coyotes (*Canis latrans*). Plusieurs milliers de têtes de bétail paissaient sur des pâturages publics et privés dans la zone d'étude.

Capture et pose de colliers

Nous avons capturé 14 loups entre 2007 et 2009 par des départs aériens en hiver (n = 12) et par des pièges à mâchoires en été (n = 2). Quatre loups ont été capturés dans la zone des wapitis résidents (meute d'Absaroka) et 10 loups ont été capturés dans la zone des wapitis migrateurs (meute de Sunlight, n = 4 ; meute de Beartooth, n = 3 ; meute de Hoodoo, n = 3). Chaque loup a été immobilisé à l'aide de Telozol (Aveco, Fort Dodge, Iowa), à raison de 10 mg de Telozol/kg de masse corporelle pour les efforts de piégeage et de 17 mg/kg pour la capture par hélicoptère (Kreeger et Arnemo 2007), à l'aide d'un pistolet à fléchettes (Cap-Chur, Powder Springs, Géorgie, USA) ; tous les loups ont été équipés d'un collier GPS. Nous avons équipé 12 loups de colliers GPS Argos (modèle TGW-3580, Telonics, Mesa, Arizona, USA), programmés pour acquérir une position toutes les trois heures. Trois loups ont été équipés de colliers téléchargeables à distance (4400s Lotek Wireless, Newmarket, Ontario, Canada) qui ont enregistré un point toutes les 20 minutes pendant les mois d'été uniquement (juillet-octobre). Les colliers Argos ont été déployés pendant une année complète et les colliers Lotek ont été déployés pendant 1 à 3 mois. Les données sur les loups utilisées dans

cette analyse ont été modélisées par loup individuel, qui avait soit un taux de fixation de 20 minutes, soit un taux de fixation de 3 heures, mais pas les deux.

Des femelles wapitis adultes ont été capturées à l'aide de filets héliportés et équipées de colliers GPS (Telonics TGW-3600) en janvier 2007 et 2008 (n = 81), et les données de déplacement obtenues ont été utilisées pour créer une covariable saisonnière de densité des élans. Les colliers ont été programmés pour enregistrer un point toutes les 3 heures en été et en hiver, et toutes les 8 et 24 heures, respectivement, pendant les périodes migratoires de septembre-octobre et d'avril-juin. Les colliers des wapitis ont été programmés pour être retirés au bout de 3,25 ans. Les effets du biais de taux de fixation induit par l'habitat ont été considérés comme minimes en raison des taux de fixation moyens élevés (Whittington et al. 2011). Le taux de fixation des colliers de loups était de 91,6% ± 1,2% (moyenne 6 SE) et celui des colliers d'élans de 97,9 % ± 0,4%. Toutes les captures d'animaux ont été réalisées conformément aux protocoles approuvés par le Comité institutionnel de protection et d'utilisation des animaux de l'Université du Wyoming.

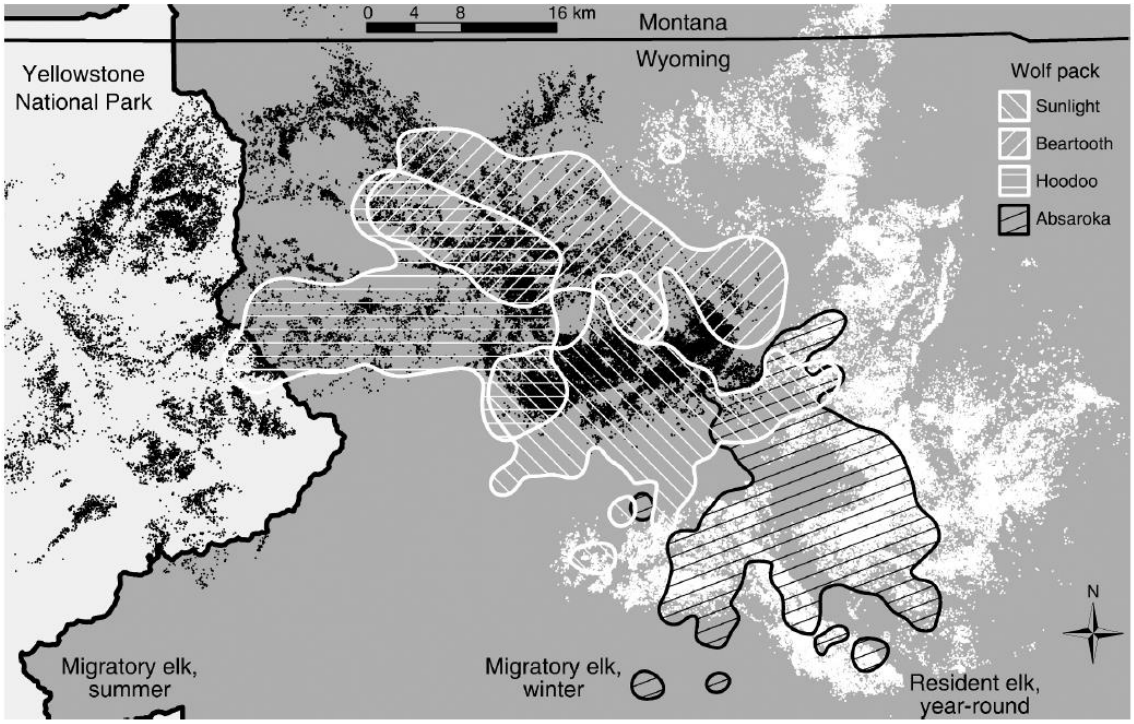


FIG. 1. Carte de la zone d'étude montrant la distribution tout au long de l'année des meutes de loups utilisant des zones avec des wapitis migrateurs et résidents dans le nord-ouest du Wyoming, Etats-Unis. La localisation des wapitis tout au long de l'année à partir des colliers GPS est indiquée pour les sous-populations : wapitis résidents (points blancs) et wapitis migrateurs (points noirs, avec la distribution estivale à gauche dans le parc national de Yellowstone, et la distribution hivernale au centre de la figure). Les trois meutes de loups (Sunlight, Hoodoo et Beartooth) vivant dans la zone des wapitis migrateurs (contour d'utilisation de 95% en blanc) se chevauchent légèrement et la meute de loups (Absaroka) vivant dans la zone des wapitis résidents (contour d'utilisation de 95% en noir). La ligne noire épaisse vers la gauche de la figure est la limite du parc national de Yellowstone (YNP).

Analyse de l'utilisation de l'habitat

Pour estimer l'influence des variables du paysage sur l'utilisation saisonnière de l'habitat par les loups, nous avons utilisé l'approche suggérée par Marzluff et al. (2004), qui utilise des méthodes de noyau pour traduire les emplacements de points en une estimation continue de l'intensité de l'utilisation (c'est-à-dire la hauteur du noyau). Nous avons utilisé chaque loup

porteur de collier dans chaque saison comme unité d'échantillonnage, estimant un ensemble unique de coefficients pour chaque individu dans chaque saison. Nous avons caractérisé les saisons d'été et d'hiver sur la base des dates médianes de départ et d'arrivée des élans dans l'aire d'hivernage pour un sous-échantillon de colliers de wapitis qui ont été récupérés au printemps 2009 (n = 9). Sur la base de ces critères, nous avons défini l'été comme étant la période du 27 mai au 27 octobre et l'hiver comme étant la période du 28 octobre au 26 mai dans les zones de wapitis migrateurs et résidents.

Nous nous sommes principalement intéressés à la façon dont l'utilisation de l'habitat par les loups était influencée par la distribution des wapitis, la distance à la tanière, les routes et d'autres caractéristiques du paysage, y compris la distance à la lisière de la forêt et l'altitude. Pour chaque loup, à chaque saison, nous avons délimité l'habitat disponible en été et en hiver en créant un contour de volume à 99% à partir d'une estimation de densité de noyau fixe (Hawth's Tools ; Beyer 2004). Nous avons utilisé 80% de la largeur de bande optimale comme facteur de lissage pour chaque ensemble de données (Kie et al. 2002, 2010), que nous avons calculé pour chaque ensemble de données de loups en utilisant l'outil Animal Space Use Tool (Horne et Garton 2009). Le contour de volume de 99% avec un facteur de lissage optimal de 80% semble représenter efficacement l'habitat disponible pour les loups pour une analyse de troisième ordre de l'utilisation de l'habitat (Buskirk et Millspaugh 2006). Nous avons estimé qu'une analyse de troisième ordre comparant l'utilisation de l'habitat à l'intérieur des domaines vitaux saisonniers était l'échelle la plus appropriée pour tester le degré auquel l'habitat saisonnier utilisé par les loups se déplaçait ou non pour englober des zones éloignées d'élans migrateurs en été. Bien que nous ayons effectué notre analyse à l'échelle du domaine vital, nous avons observé un certain nombre d'incursions extraterritoriales, au cours desquelles les loups de l'aire de migration des élans ont effectué des déplacements vers l'aire d'estivage des élans migrateurs (voir l'annexe).

Pour évaluer notre utilisation du loup individuel (et non de la meute) comme unité d'échantillonnage, nous avons examiné la distance entre les membres de la meute munis d'un collier lorsque deux colliers ou plus ont été déployés simultanément dans une meute. Afin d'explorer les variations temporelles de la « cohésion de la meute », nous avons calculé la moyenne de la distance entre les paires de loups pendant les mois d'été (juin-octobre) et d'hiver (novembre-mai). Nous avons observé une distance moyenne entre deux membres de la meute de 2668 ± 1660 m (moyenne et 95% CL) en été, et de 2278 m ± 1448 en hiver. Bien que les loups se déplacent généralement en meutes cohésives, la variation autour de ces estimations soutient l'utilisation de loups individuels comme unité d'échantillonnage pour les besoins de cette étude. En raison de la petite taille de notre échantillon (n = 6 paires à l'intérieur de la meute), nous avons considéré qu'il s'agissait d'une évaluation de l'association entre les membres de la meute dans notre échantillon, et non d'une analyse du comportement social au niveau de la population.

Covariable de distribution saisonnière des wapitis

En général, nous avons prédit que les loups dans les zones de wapitis résidents et migrateurs augmenteraient leur utilisation des habitats à forte densité de wapitis (leur proie préférée dans ce système ; Messier 1984) lorsque les contraintes territoriales le permettaient. Cependant, nous nous attendions à ce que l'influence des wapitis sur l'utilisation de l'habitat par les loups dans la zone de migration des wapitis diminue pendant l'été, lorsque les loups sont contraints

par la tanière et que les wapitis se déplacent en dehors des territoires hivernaux des loups vers des habitats éloignés à haute altitude à l'intérieur du PNY. En outre, l'option de s'attaquer à une autre espèce de proie disponible, comme le cerf mulet, pourrait permettre aux loups vivant dans leur zone migratoire d'éviter de s'éloigner longuement de leur tanière (Ballard et al. 1997). Toutes les covariables du SIG et les trames des noyaux de réponse ont été créées en utilisant une taille de 100 cellules. Pour estimer la distribution des wapitis, nous avons créé des estimations de densité à noyau fixe en utilisant les données de localisation de 81 wapitis dans la zone d'étude pour l'été et l'hiver. La contribution des localisations des wapitis à l'ensemble des données variait selon les individus de 103 à 6423 localisations, avec une moyenne de 4129 localisations (IC 95% : 6439 localisations). La majorité des colliers de wapiti ont été déployés au cours de la même période, et tous ont été regroupés pour créer le noyau.

Covariable activité humaine

Les loups réagissent différemment aux routes avec différents niveaux d'utilisation humaine (Thurber et al. 1994), c'est pourquoi nous avons estimé une couche de route primaire composée de toutes les routes recevant un trafic quotidien, tout au long de l'année. Les polylignes des routes (U. S. Detailed Streets, 2002, ESRI, Redlands, Californie, USA) ont été éditées à l'aide de l'imagerie satellite. Nous avons ensuite créé un raster de la distance à la route la plus proche à l'aide de la fonction de distance (linéaire) d'ArcMAP Spatial Analyst (ESRI 2006). Bien que de nombreuses études menées à plus grande échelle utilisent la densité des routes comme indice de la réaction des loups à l'activité humaine (par exemple, Mladenoff et al. 1995), nos données GPS à petite échelle justifiaient l'examen de la réaction des loups à des caractéristiques routières particulières. En général, les loups ont tendance à éviter l'activité humaine mais sacrifieront l'évitement des routes lorsque les proies préférées se trouvent à proximité des routes (Potvin et al. 2005). Ainsi, nous nous attendions à ce que les loups utilisent les habitats proches des routes plus souvent en hiver, lorsque les wapitis se concentrent à basse altitude près des routes, qu'en été, lorsque les wapitis se dispersent à des altitudes plus élevées.

Autres covariables du paysage

L'altitude a été décrite à l'aide d'un modèle numérique d'élévation (MNE) obtenu auprès de l'U.S. Geological Survey (données disponibles en ligne).[9]Le raster de la covariable de la distance à la tanière a été créé à l'aide de la fonction de distance (linéaire) de l'ArcMAP Spatial Analyst pour les emplacements connus de la tanière natale. Pour calculer la distance à la lisière de la forêt, nous avons reclassé la couche de végétation REGAP (GAP Ecological Systems 2007, USGS, Moscow, Idaho, USA) en classes forestières et non forestières avant de créer un raster de distance à la lisière de la forêt.

Échantillonnage des données spatiales

Pour relier l'utilisation des loups aux variables explicatives du SIG, nous avons créé une grille d'échantillonnage de 500 cellules de 3 500 m, créées autour de points centraux régulièrement espacés qui ont été coupés sur le contour du volume de 99% pour chaque loup et chaque saison. Pour chaque cellule individuelle de la grille d'échantillonnage, nous avons estimé l'utilisation moyenne des loups (hauteur du noyau) et la moyenne de chaque covariable du SIG en utilisant l'outil de statistiques zonales ArcMAPSpatial Analyst (ESRI 2006). Nous avons ensuite normalisé les valeurs de chaque covariable en soustrayant la valeur de la

covariable mesurée de la moyenne et en la divisant par l'écart type de l'ensemble des données de la covariable mesurée pour ce loup.

Modèle de sélection de l'habitat

En analysant chaque loup individuellement pour chaque saison, nous avons modélisé la probabilité d'utilisation comme une fonction des variables de l'habitat en utilisant PROC GLIMMIX dans SAS 9.2 (SAS Institute 2006), avec un lien logarithmique et un terme d'erreur gaussien. Nous avons modélisé les résidus spatialement corrélés en utilisant une fonction de décroissance sphérique par loup, abordant ainsi l'erreur dans les estimations des coefficients du modèle qui seraient autrement faussées (Marzluff et al. 2004). PROC GLIMMIX a été configuré pour ajuster une valeur unique de seuil et de plage pour chaque loup sans aucun paramètre d'entrée. L'utilisation de méthodes de noyau pour estimer l'utilisation de l'habitat en tant que variable de réponse continue a fourni une meilleure précision biologique et moins de problèmes de convergence que nos efforts antérieurs de modélisation directe des comptages (voir également Hebblewhite et Merrill 2008).

Les techniques de modélisation à effets mixtes ont été récemment utilisées pour estimer les réponses hiérarchiques (par exemple, les loups et les meutes) et les réponses individuelles aux covariables de l'habitat (Hebblewhite et Merrill 2008). Étant donné que les loups de notre étude variaient considérablement dans le degré de corrélation spatiale de leurs schémas d'utilisation, et que nous ne pouvions pas atteindre la convergence des modèles qui incluaient tous les loups et toutes les saisons, nous avons estimé les coefficients du modèle pour chaque loup séparément et pour chaque saison. Cette approche de la modélisation de l'utilisation de l'habitat par les loups a fourni un moyen facilement transparent de caractériser les associations différentielles d'habitat des loups individuels. En utilisant une approche d'analyse fonctionnelle des données (Zhao et al. 2004), nous avons cherché à évaluer l'influence de chaque variable de l'habitat sur l'intensité de l'utilisation (c'est-à-dire si les coefficients étaient différents de zéro) et à déterminer si l'influence de chaque variable différait entre les loups dans les zones de wapitis migrateurs ou résidents au cours de chaque saison. L'analyse fonctionnelle des données permet de tirer des conclusions en générant d'abord des statistiques sommaires, puis en analysant les résultats sommaires (par exemple, en évaluant la sélection pour chaque loup, puis en comparant les groupes). Pour évaluer les coefficients du modèle pour les zones de wapitis migrateurs et résidents à chaque saison, nous avons estimé des intervalles de confiance bootstrap en échantillonnant d'abord au hasard avec remplacement les loups de chaque zone, puis en tirant un coefficient bootstrap au hasard à partir d'une distribution normale en utilisant le coefficient comme moyenne et l'estimation de la variance produite par GLIMMIX (n = 1000 échantillons bootstrap). L'influence significative d'une variable sur l'utilisation de l'habitat a été déterminée en évaluant si les intervalles de confiance bootstrap à 95% se chevauchaient avec zéro. Pour tester les différences d'influence des variables sur l'utilisation de l'habitat entre les saisons et entre les zones de migration et de résidence des wapitis, nous avons appliqué une procédure bootstrap similaire, sauf que nous avons utilisé les différences bootstrap et tiré au hasard dans la distribution des différences normalement distribuées entre les coefficients des modèles des groupes comparés.

Activité nocturne et utilisation humaine

Comme les modèles de sélection de l'habitat nocturne et diurne diffèrent souvent chez les loups en raison d'un niveau d'activité humaine plus faible la nuit (Vila et al. 1995, Hebblewhite et Merrill 2008), nous avons cherché à examiner la différence de distance à la route entre les localisations diurnes et nocturnes des loups. Les loups ont une activité nocturne plus importante à proximité du développement humain (Theuerkauf 2009), nous nous attendions donc à ce que les loups de notre zone d'étude soient plus proches des routes pendant la nuit et que la différence entre le jour et la nuit soit plus prononcée pendant l'hiver, lorsque les proies se regroupent le long des routes. Nous avons identifié les heures de clarté par des moyennes mensuelles calculées à partir des heures moyennes de lever et de coucher du soleil provenant du département des applications astronomiques de l'observatoire naval américain (disponible en ligne).[10]Nous avons également assigné chaque emplacement de loup à des périodes de jour ou de nuit. Nous avons ensuite calculé une mesure moyenne de la distance à la route pendant le jour et la nuit, appariée pour chaque meute et chaque saison, et nous avons testé les différences entre l'utilisation diurne et nocturne de l'habitat routier à l'aide d'un test *t* apparié.

RÉSULTATS

L'hiver

Les loups dans les zones de wapitis résidents et migrateurs ont montré une utilisation significative de l'habitat riche en wapitis en hiver (Fig. 2 ; voir Planche 1), ce qui confirme nos prédictions. Dans la zone de wapitis migrateurs, les wapitis ont eu une plus grande influence sur l'utilisation par les loups (β_{MIG} = 0,0274) que dans la zone de wapitis résidents (β_{RES} = 0,0085), bien que cette différence ne soit pas significative (les IC à 95% se chevauchent fortement : Tableau 1, Fig. 3). Comme nous l'avions prévu, les loups des zones de wapitis migrateurs ont été attirés par l'habitat routier (β_{MIG} = -0,1861) ; cependant, contrairement à nos prévisions, les loups des zones de wapitis résidents ont évité les routes en hiver (β_{RES} = 0,0618 ; Tableau 1, Fig. 4).

Les loups des deux zones ont montré une utilisation significative des habitats proches de la tanière (β_{MIG} = -0,4887, β_{RES} = -0,1950 ; Tableau 1) en hiver, mais cette utilisation était plus forte pour les loups de la zone de wapitis migrateurs que pour ceux de la zone de wapitis résidents (Fig. 5, Tableau 1). Cette relation pourrait être due aux mouvements des mois d'avril et de mai, lorsque les loups ont tendance à se localiser autour de leur tanière (notre période hivernale s'est terminée le 27 mai) ; l'inspection des emplacements des loups a montré qu'ils passaient du temps près de leur tanière tout au long de l'hiver. Les loups de la zone de migration des wapitis ont montré une plus forte utilisation des habitats de basse altitude que les loups vivant dans les zones de résidence des wapitis (Tableau 1), probablement en raison de la topographie plus accidentée de la zone de migration des wapitis. Contrairement à d'autres études (Bergman et al. 2006), l'habitat de lisière de forêt n'a pas influencé les schémas d'utilisation de l'habitat par les loups (Tableau 1).

Bien que nous ayons prédit que l'influence de la densité de wapitis s'estomperait pendant les mois d'été pour les loups de la zone de migration des wapitis, les zones de forte utilisation des loups avaient toujours une association positive avec les habitats riches en wapitis pendant l'été (β_{MIG} = 0,0152 ; Tableau 1). Les loups de la zone de wapitis résidents étaient plus

fortement influencés par les wapitis (β_{RES} = 0,0711) que les loups de la zone de wapitis migrateurs, et l'influence des wapitis était également plus forte en été qu'en hiver (Tableau 1, Fig. 3). Dans la zone des wapitis migrateurs, les loups n'ont pas été influencés par les routes en été (β_{MIG} = 0,0092), alors que les loups ont systématiquement évité les routes dans la zone des wapitis résidents (β_{RES} = 0,1704 ; Tableau 1, Fig. 6). Dans la zone de résidence des wapitis, l'utilisation par les loups des habitats proches des tanières était plus forte en été (β_{RES} = -0,4166) qu'en hiver (β_{RES} = -0,1950 ; Tableau 1). Bien que nous nous attendions à ce que les loups vivant dans les zones de wapitis migrateurs passent moins de temps dans leur tanière que les loups vivant dans les zones de wapitis résidents, il n'y a pas eu de différence dans l'influence de la tanière entre les zones pendant l'été (Tableau 1). Contrairement à ce que nous avions prédit pour l'été, les loups des deux zones de proies ont utilisé des habitats de basse altitude, probablement parce qu'ils n'utilisaient qu'occasionnellement des habitats de haute altitude avec les wapitis, mais passaient plus de temps à des altitudes modérées près de leur site d'origine. L'utilisation de l'habitat par les loups était aléatoire en ce qui concerne l'habitat en lisière de forêt en été (Tableau 1).

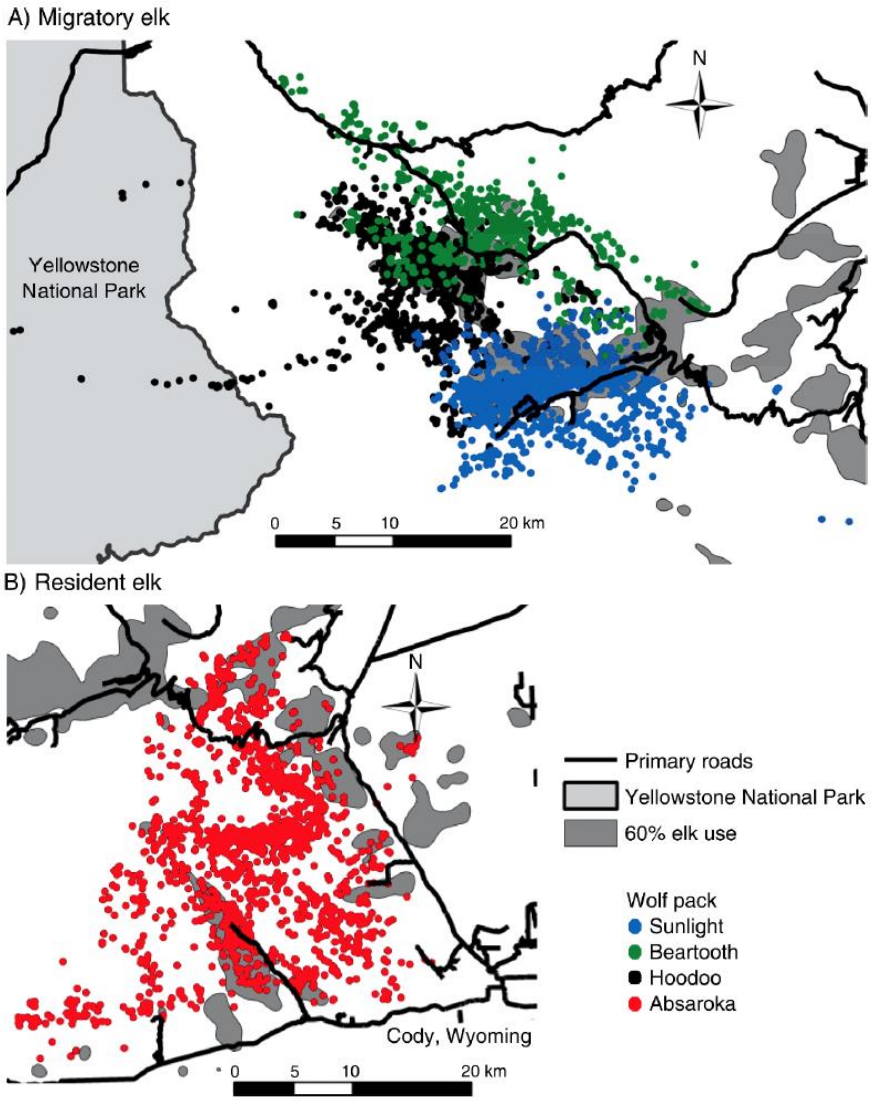


FIG. 2. En hiver, les emplacements des meutes de loups vivant dans la zone des élans migrateurs (panneau supérieur) sont fortement associés aux élans (contour du noyau à 60%), tandis que les meutes de loups vivant dans la zone des wapitis résidents (panneau inférieur) sont faiblement associés aux wapitis qui passent l'hiver près d'une grande route

Les loups vivant dans les zones de migration et de résidence des wapitis ont montré des différences similaires dans leur utilisation de l'habitat routier le jour par rapport à la nuit. Comme prévu, en associant les emplacements moyens de jour et de nuit au sein de chaque meute et de chaque saison, nous avons constaté que les loups utilisaient l'habitat plus près des routes la nuit que le jour. Cet effet diffère selon les saisons, avec une différence de 392 ± 163 mm en hiver (moyenne ± SE) et de 134 ± 37 m en été (P = 0,013 ; Fig. 7).

TABLEAU 1. Coefficients d'utilisation de l'habitat pour les loups munis d'un collier pour les modèles d'été et d'hiver dans les zones de wapitis migrateurs (n = 10 loups) et résidents (n = 4 loups)

	Winter model				Summer model			
	Migratory area		Resident area		Migratory area		Resident area	
Parameter	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
Elk†,‡	**0.0274**	0.0029, 0.0573	**0.0085**	0.0006, 0.0179	**0.0152**	0.0025, 0.0283	**0.0711**	0.0522, 0.0906
Road†,‡,§,¶	**−0.1861**	−0.2659, −0.1156	**0.0618**	0.0310, 0.0933	0.0092	−0.085, 0.1204	**0.1704**	0.1372, 0.2052
Forest edge	0.0007	−0.003, 0.0053	−0.0019	−0.0043, 0.0004	0.0002	−0.002, 0.0029	−0.0025	−0.0082, 0.0026
Elevation§	**−0.0424**	−0.06, −0.027	−0.007	−0.0145, 0.0024	**−0.0296**	−0.0459, −0.0134	**−0.0334**	−0.0573, −0.0103
Den‡,§	**−0.4887**	−0.735, −0.29	**−0.195**	−0.3101, −0.091	**−0.422**	−0.6753, −0.2075	**−0.4166**	−0.4838, −0.3572

Note: Confidence intervals are bootstrapped among individual wolf coefficients, and significance ($P < 0.05$) is denoted by boldface.
† Use coefficients are different between migratory and resident elk areas in summer.
‡ Use coefficients in the resident elk area are different in summer and winter.
§ Use coefficients are different between resident and migratory elk areas in winter.
¶ Use coefficients are different between summer and winter in the migratory elk area.

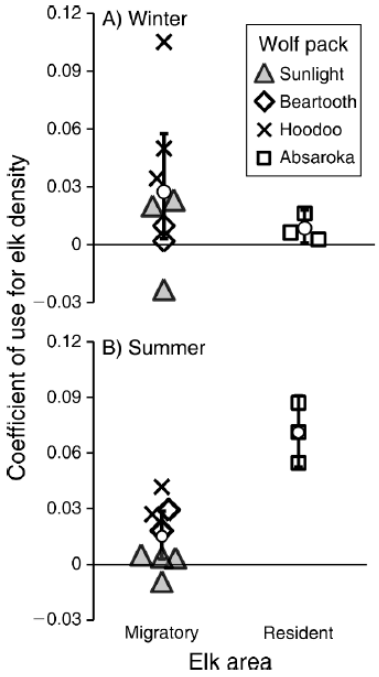


FIG. 3. Coefficients individuels d'utilisation de l'habitat par les loups pour la densité des élans avec les moyennes de la population (cercles ouverts) et les intervalles de confiance bootstrapped pour les loups vivant dans les zones de migration et de résidence en (**A**) hiver et (**B**) été. Les meutes utilisant l'aire de migration des wapitis comprenaient les meutes de Sunlight, Beartooth et Hoodoo, la meute d'Absaroka utilisant l'aire de résidence. Les loups ont été associés à un habitat riche en wapitis dans toutes les zones, mais la force de l'association était plus forte pour les loups dans la zone de résidence des wapitis en été et dans la zone de migration des wapitis en hiver

DISCUSSION

Les loups vivant dans des habitats adjacents dominés par des wapitis **migrateurs** et des wapitis **résidents** diffèrent dans leur utilisation des zones riches à wapitis et dans leur évitement des routes. Ces résultats confirment l'importance des interactions entre la pré-

migration et l'activité humaine en tant que **facteurs prédictifs** des mouvements saisonniers des loups. Il n'était pas clair si les loups dans la zone de migration des wapitis continueraient à utiliser les habitats occupés par les wapitis pendant le printemps et l'été. Un résultat important est que les loups vivant dans la zone de migration des wapitis semblent s'adapter tout au long de l'été pour accéder aux wapitis éloignés de leur tanière en se déplaçant vers des sites de rendez-vous, en accédant aux wapitis résidents proches et en faisant des incursions extraterritoriales vers les wapitis migrateurs estivants (voir Annexe). Bien que nous nous attendions à ce que les loups de la zone des wapitis résidents utilisent un habitat riche en wapitis en été, la différence d'influence des wapitis sur l'utilisation de l'habitat par les loups entre l'été et l'hiver était beaucoup plus importante chez les loups de la zone des wapitis résidents que chez ceux de la zone des wapitis migrateurs.

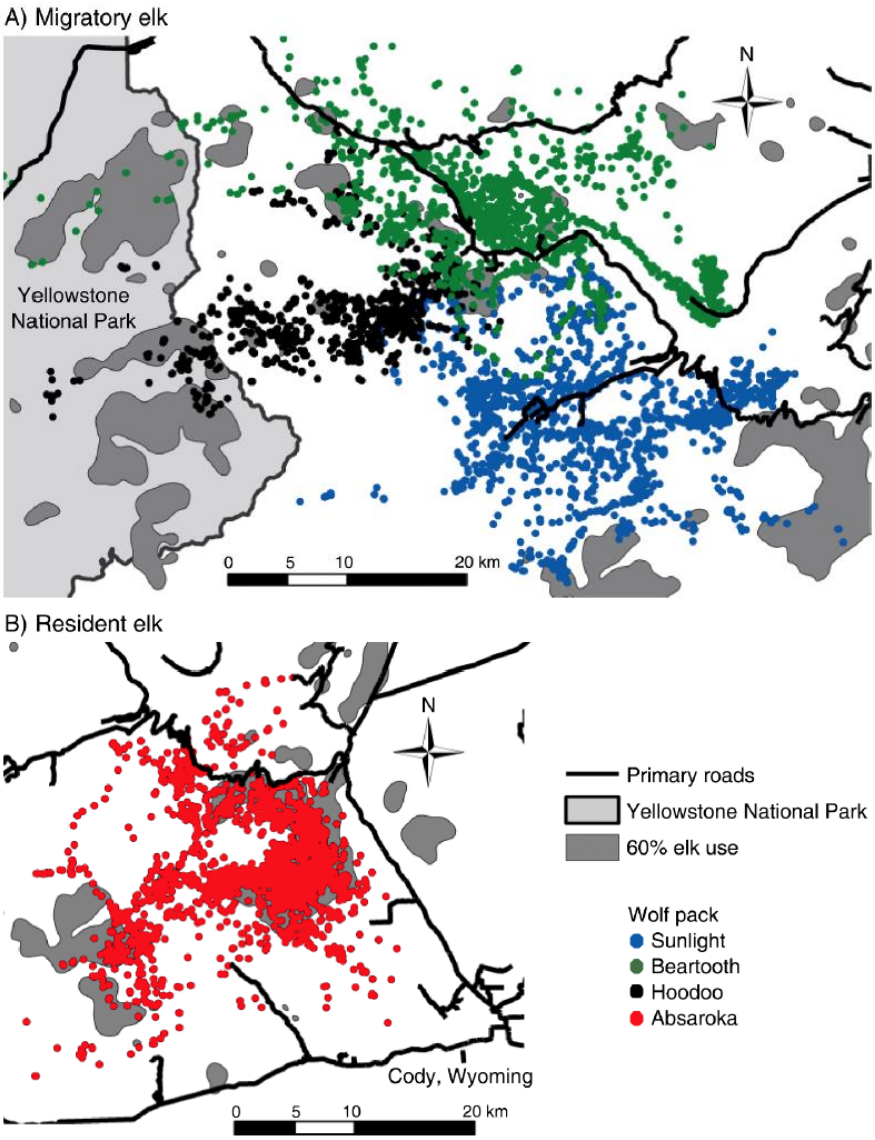


FIG. 4. Les meutes de loups vivant dans la zone de wapitis migrateurs (panneau supérieur) ont accédé à certaines zones de wapitis migrateurs et résidents en été (contour du noyau à 60%), alors que les meutes de loups vivant dans la zone de wapitis résidents (panneau inférieur) ont été fortement associées à l'aire de répartition estivale des wapitis résidents

Dans la zone des wapitis résidents, l'influence plus faible des wapitis en hiver est probablement due au fait que les loups évitent l'activité humaine associée à la principale autoroute nord-sud qui coupe en deux l'aire d'hivernage des wapitis (Fig. 4 et 6). Une route

départementale coupe également en deux l'aire d'hivernage des wapitis migrateurs, mais cette route n'a pas été évitée par les loups (Fig. 2A), probablement parce que les wapitis hivernants étaient étroitement associés au fond de la vallée où se trouve la route à faible trafic. Néanmoins, le fait que les loups évitent les routes dans la zone de résidence des wapitis semble dissocier plus fortement les mouvements des loups de l'habitat riche en wapitis que le changement saisonnier de 40-60 km dans la distribution des proies que connaissent les loups dans leur zone de proies migratoires. Nous avons également constaté que les loups des deux zones utilisent les habitats proches du développement humain plus fréquemment pendant la nuit que pendant la journée (Vila et al. 1995, Chavez et Gese 2006). Une telle stratégie peut permettre aux loups d'accéder aux wapitis qui se regroupent dans les zones à forte activité humaine (c'est-à-dire en utilisant le couvert de l'obscurité pour chasser). Bien que nous ayons trouvé des variations considérables entre les individus et les meutes, probablement limitées par l'âge, le sexe et la territorialité, nos résultats suggèrent que les habitudes migratoires des wapitis peuvent influencer l'utilisation de l'habitat par les loups de manière prévisible. Ces résultats ont une incidence sur plusieurs aspects de l'écologie et de la gestion des loups, en particulier en ce qui concerne l'expansion de la répartition des loups, l'évolution des schémas migratoires des wapitis et la croissance du développement humain.

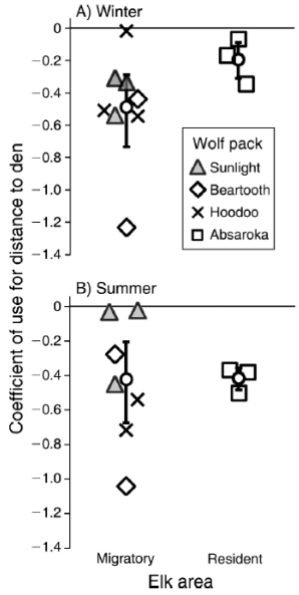


FIG. 5. Coefficients d'utilisation de l'habitat des loups individuels pour la proximité de la tanière natale en fonction de la saison. (**A**) En hiver, les coefficients d'utilisation de l'habitat diffèrent entre les loups vivant dans les zones migratoires et les zones résidentes. Dans la zone de proies résidentes, l'utilisation de l'habitat proche de la tanière natale diffère également entre (**A**) l'hiver et (**B**) l'été, avec une utilisation plus proche de la tanière en été. Les moyennes des populations (cercles ouverts) et les intervalles de confiance bootstrappés sont indiqués pour les loups vivant dans les zones de migration et de résidence des élans. Un coefficient d'utilisation de l'habitat négatif indique une affinité pour la tanière, et un coefficient positif indique un évitement. Les meutes utilisant la zone de proie migratoire comprenaient les meutes Hoodoo (X), Beartooth (diamant) et Sunlight (triangle), la meute Absaroka (carré) utilisant la zone de résidence

Réponse des loups à l'activité humaine

Les loups des zones de migration et de résidence des wapitis ont répondu à l'activité humaine (c.-à-d. les routes et le trafic) de manière distincte, ce qui semble être dû à des modèles différents de distribution de leurs proies et à l'intensité de l'activité humaine. Les loups évitent généralement les zones à forte densité de routes (Mladenoff et al. 1995), sauf dans les cas où ils peuvent accéder à des zones riches en proies proches des routes (Potvin et al. 2005), ou

utiliser des routes à faible trafic pour se déplacer (Thurber et al. 1994). Nous avons constaté qu'en hiver, les loups de la zone de résidence des wapitis n'accédaient pas à l'habitat le plus riche en wapitis immédiatement adjacent à une route principale (Fig. 2B), et que les emplacements des loups loin de la route correspondaient aux distributions connues de mâles wapitis pendant l'hiver (D. E. McWhirter, données non publiées). La forte abondance de wapitis dans la zone de résidence des wapitis (Middleton et al. 2013) peut avoir atténué le besoin pour les loups d'accéder aux proies près des routes qu'ils perçoivent comme risquées. Dans la zone de migration des wapitis, les loups ont montré une utilisation significative de l'habitat près des routes (et des habitations associées) qui traversent le cœur de leur aire d'hivernage. Il existe peu d'autres habitats où les loups des zones de migration des wapitis peuvent localiser de manière prévisible de grands groupes de proies en dehors de ces fonds de vallées en hiver. Malgré les différences dans l'évitement ou l'utilisation de l'habitat routier, tous les loups ont utilisé l'habitat plus proche des routes la nuit, et les différences dans l'activité nocturne étaient les plus fortes en hiver lorsque les wapitis sont proches des routes (Fig. 7). Ces résultats suggèrent que (**1**) les loups fréquentent davantage les zones dominées par l'homme lorsque la densité des proies constitue une forte incitation (Treves et al. 2004) ; et (**2**) lorsque les proies sont proches de l'homme, les loups réduisent leur risque de mortalité due à l'homme en augmentant leur comportement nocturne (Theuerkauf 2009). Par exemple, Hebblewhite et Merrill (2008) ont montré que les meutes de loups dont les domaines vitaux sont plus éloignés du développement humain ont une tendance à la diminution de l'activité nocturne causée par l'homme, alors que nos résultats suggèrent le même effet pour les loups vivant plus loin des routes en été qu'en hiver (Fig. 6). L'ensemble de ces résultats indique que les loups répondent de manière dynamique aux perturbations humaines lorsqu'ils recherchent des proies (Vila et al. 1995, Theuerkauf 2009), ce qui leur permet de tolérer et d'utiliser des zones peu développées par l'homme.

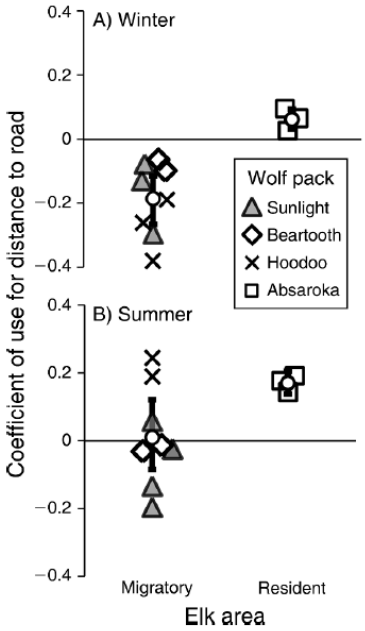


FIG. 6. L'utilisation par les loups de l'habitat proche des routes varie en fonction de la saison et de la zone. Les coefficients individuels d'utilisation de l'habitat par les loups pour les routes ouvertes sont donnés avec les moyennes de la population (cercles ouverts) et les intervalles de confiance en cascade pour les loups vivant dans les zones migratoires et résidentes en (**A**) hiver et (**B**) été. Les coefficients négatifs d'utilisation de l'habitat indiquent une forte utilisation des habitats routiers, et les coefficients positifs indiquent un évitement. Les meutes utilisant l'aire de migration des wapitis comprenaient Sunlight, Beartooth et Hoodoo, la meute d'Absaroka utilisant l'aire de résidence

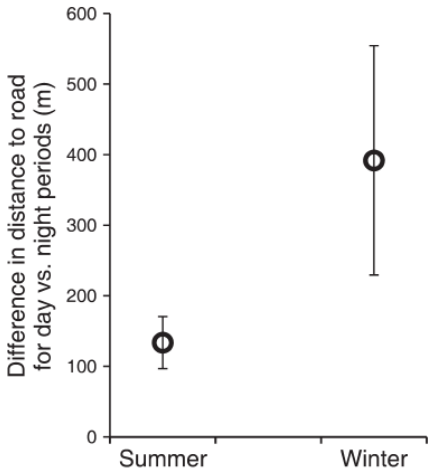


FIG. 7. Les loups ont utilisé des paysages plus proches des routes la nuit que le jour, et la différence était plus prononcée et plus variable en hiver. Les différences moyennes (avec 95 % d'IC) entre les emplacements jumelés de jour et de nuit par meute sont indiquées pour chaque saison (n = 4 meutes et 14 loups individuels) sur neuf années-pilotes

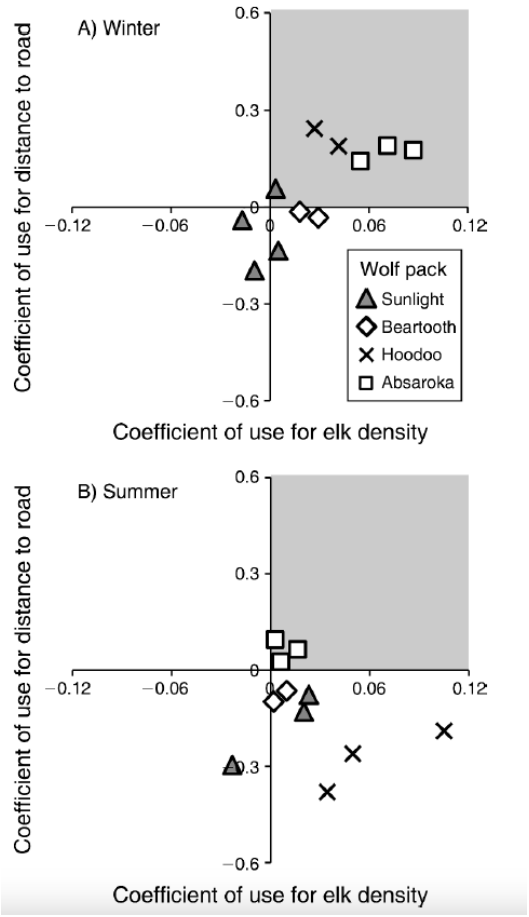


FIG. 8. Les loups de la zone des élans résidents (meute d'Absaroka) ont bénéficié de la sélection des élans et de l'évitement des routes (quadrant ombré en haut à droite) à la fois (**A**) en hiver et (**B**) en été. Les loups de la zone des wapitis migrateurs, qui comprenait les meutes de Sunlight, Beartooth et Hoodoo, ont semblé échanger ces deux ressources dans une certaine mesure, en particulier en hiver lorsque les wapitis migrateurs se déplacent vers les vallées de basse altitude proches des établissements humains

Les loups qui occupent la zone de résidence des wapitis semblent avoir un avantage potentiel car ils peuvent maximiser l'accès aux proies tout en minimisant le risque de mortalité causée par l'homme tout au long de l'année (Fig. 8A, B). En revanche, les loups vivant dans la zone

de migration des wapitis ne peuvent simultanément utiliser les habitats riches en wapitis et éviter les routes qu'en été (Fig. 8B). L'optimisation du compromis entre l'évitement des humains et l'acquisition de proies (Whittington et al. 2005) peut permettre aux loups de l'aire des wapitis résidents d'atteindre une meilleure condition physique que les loups de l'aire des wapitis migrateurs (Messier 1984). Néanmoins, nos résultats sur l'utilisation de l'habitat suggèrent que, même face à des taux élevés de prélèvements létaux, les loups continueront d'être attirés par ces paysages d'avant-pays où les populations de wapitis résidentes sont abondantes, et même d'y être productifs par intermittence.

Les loups suivent-ils leurs proies en migration ?

Dans les zones de migration des wapitis, nous nous attendions à ce que l'influence des wapitis sur l'utilisation par les loups s'affaiblisse une fois que les wapitis seraient partis en migration vers les zones d'été (Garrott et al. 2005). Cependant, l'influence des wapitis dans la zone de migration des wapitis n'a pas différé entre les saisons (Tableau 1), malgré des changements considérables dans la distribution saisonnière des wapitis migrateurs (Figs. 3A et 4A). Les loups ont semblé utiliser quatre stratégies discernables en été pour faire face aux changements saisonniers dans la disponibilité des wapitis. **Premièrement**, certains loups dans la zone de migration des wapitis n'ont pas modifié leur distribution saisonnière et ont montré une association faible ou négative avec les wapitis, ce qui pourrait avoir été facilité par la disponibilité de **proies alternatives** (similaire au Nord-Ouest de l'Alaska ; Ballard et al. 1997). Les données de prédation de notre zone d'étude indiquent que les loups peuvent subsister en partie grâce au cerf mulet comme source de **proie alternative**, tuant environ 50% chacun des cerfs et des wapitis pendant les mois d'été (Nelson 2011). **Deuxièmement**, la meute Sunlight, qui occupe un territoire de wapitis migrateurs adjacent à la zone de wapitis résidents, a tué des wapitis à la périphérie du troupeau de wapitis résidents à proximité pendant les mois d'été (Nelson 2011). Nous avons également documenté des **incursions extraterritoriales** vers le territoire estival des wapitis migrateurs (n = 3 animaux, 7 voyages au total ; Annexe), un comportement typique des loups considérés comme « partiellement migrateurs » (Ballard et al. 1997). Enfin, les meutes Hoodoo et Sunlight ont semblé déplacer leurs sites de rendez-vous plus près des aires de répartition estivales des wapitis migrateurs et des wapitis résidents, respectivement. Ces derniers comportements - incursions extraterritoriales et changements de sites de rendez-vous - semblent permettre aux loups de suivre relativement bien les wapitis migrateurs, ce qui explique en grande partie l'utilisation constante et inattendue d'habitats riches en proies que nous avons observés.

Ces modèles suggèrent que dans notre système d'étude, la **réponse** des loups aux changements dans la distribution de leurs proies préférées (comportements d'incursion, chasse de proies alternatives et accès aux wapitis résidents à proximité) peut les protéger contre les coûts de fitness importants qui ont été observés dans les zones avec une seule espèce de proie migratrice qui migre sur de longues distances (Frame et al. 2009). Dans le sud-ouest du Québec, au Canada, les loups vivant dans des zones à faible densité de proies avaient un taux de mortalité des adultes et des jeunes plus élevé que ceux vivant dans des zones à forte densité de proies (Messier 1984), et les loups d'Alaska avaient des portées plus importantes dans les habitats à forte biomasse d'ongulés (Boertje et Stephenson 1992). En l'absence de **proies alternatives**, on peut s'attendre à ce que les loups de notre zone d'étude se rendent plus fréquemment et uniformément vers les groupes de wapitis estivants, malgré leur éloignement des tanières (voir Cook et al. 1999). La disponibilité du cerf mulet en tant

que **proie alternative** peut permettre aux loups de répondre aux changements saisonniers de l'abondance des wapitis migrateurs en modifiant leur régime alimentaire (Garrott et al. 2007) sans modifier de manière significative leur distribution. Par exemple, Milakovic et al. (2011) ont émis l'hypothèse que dans un **système de proies multiples**, le manque d'association entre les loups et les indices de distribution pour une seule proie ongulée se produit parce que les loups sélectionnent des voies facilement parcourues pour maximiser les **taux de rencontre** avec de multiples espèces de proies potentielles. Nos résultats et ceux d'autres chercheurs suggèrent qu'il y a probablement des avantages à accéder à un habitat riche en wapitis malgré les coûts de déplacement, et que la variation de la réponse à la migration des wapitis est soutenue par la présence de proies alternatives. D'autres études sont toutefois nécessaires pour évaluer le seuil de distance à partir duquel ces avantages pèsent sur les coûts potentiels du déplacement et de l'intrusion territoriale pendant ces périodes.

Conformément à nos attentes, les loups de la zone de résidence des wapitis ont passé plus de temps près de leur tanière en été (Tableau 1, Fig. 5) qu'en hiver. La capacité des loups vivant dans la zone de résidence des wapitis à s'occuper de leurs jeunes dans la tanière tout en ayant accès à des proies abondantes peut leur conférer des avantages en termes de comportement, similaires aux taux plus élevés de survie des petits observés dans les meutes de loups qui ont séjourné près des routes de migration des caribous en Alaska (Frame et al. 2009). Les loups dans le GYE établissent des tanières à la fin de l'hiver (Thurston 2002), lorsque les wapitis migrateurs restent densément regroupés sur les aires d'hivernage de basse altitude. Ainsi, lorsque les proies migrent pendant l'été (comme dans d'autres systèmes), les loups peuvent être obligés de parcourir de longues distances depuis la tanière pour localiser les proies (Walton et al. 2001), alors que les loups qui ont des proies résidentes peuvent accéder à une abondance de proies à proximité de leur tanière (Fig. 3B). De tels schémas, où les wapitis migrateurs partent vers des zones estivales de haute altitude, ont été supposés découpler les loups de la distribution des wapitis en été dans une grande partie du GYE (Garrott et al. 2005). Cependant, nos observations indiquent des stratégies que les loups peuvent utiliser pour faire face à ce défi. L'une d'entre elles consiste à rapprocher les sites de rendez-vous des groupes de wapitis en été. Nous avons documenté l'une des trois meutes de l'aire de migration qui a adopté ce comportement : la meute Hoodoo a cessé toute activité dans sa tanière natale après le 23 juillet et s'est déplacée vers un site de rendez-vous situé à 5,5 km plus près des groupes de wapitis migrateurs en été. En effet, les loups peuvent déplacer leurs petits vers des sites de rendez-vous situés à moins de 1 à 8 km de la tanière au fur et à mesure que l'été avance (Mech et Boitani 2003), distances qui peuvent être liées aux changements saisonniers dans la distribution des proies (Packard 2003). Il n'y a pas de consensus sur la question de savoir si les grands carnivores peuvent suivre efficacement les migrations de leurs proies. Notre travail suggère que dans le GYE, où la migration des wapitis est courante en été, les loups utilisent plusieurs stratégies comportementales différentes pour faire face efficacement à ce défi saisonnier.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Proies migratrices, proies résidentes et déprédations du bétail

Dans le GYE et dans d'autres régions du nord des Rocheuses, les populations de loups s'étendent dans des zones où la densité du bétail est élevée. Dans cette étude, nous n'avons pas évalué la réponse des loups à la répartition du bétail. Cependant, le fait que les wapitis

attirent fortement les loups dans la zone de résidence des wapitis suggère que le risque de rencontre entre les loups et le bétail peut être élevé dans les pâturages où les wapitis et le bétail se rencontrent. D'autre part, nous avons également trouvé des preuves que ce risque élevé de rencontre peut être contrebalancé dans les pâturages qui sont proches des routes et de l'activité humaine qui peuvent servir à dissuader les loups. Une étude antérieure dans le nord des Montagnes Rocheuses a montré que la présence de wapitis dans les pâturages augmente le risque de conflits entre loups et consommateurs (Bradley et Pletscher 2005). Ainsi, l'obtention et la diffusion d'informations sur le moment de la rencontre entre les wapitis et le bétail peuvent aider les éleveurs à augmenter le niveau d'attention (par exemple, les gardes forestiers) accordé au bétail dans les zones éloignées pendant les périodes clés de l'été. Les agences de gestion de la faune sauvage peuvent également chercher à réduire la densité des wapitis qui se mêlent au bétail, ce qui s'est avéré compliqué lorsque les propriétaires de ranchs sont réticents à autoriser des niveaux élevés d'accès pour les chasseurs (Haggerty et Travis 2006).

Dans les zones de migration des wapitis, notre étude a permis de faire deux découvertes qui pourraient aider à prédire les rencontres entre les loups et le bétail dans les zones à faible densité humaine. Les loups des deux prézones ont utilisé un habitat riche en wapitis en hiver (malgré la proximité de l'homme) et un habitat proche de leur tanière natale tout au long de l'année (Fig. 2A). Ainsi, le bétail qui pâture dans des zones de faible activité humaine parmi les wapitis hivernants peut rencontrer des loups fréquemment, en particulier la nuit. Les tanières et les sites de rendez-vous sont connus pour être des points chauds pour les conflits avec le bétail (Oakleaf et al. 2003, Bradley et Pletscher 2005), et nos résultats soutiennent la possibilité d'une augmentation des rencontres entre les loups et le bétail lorsque le bétail est proche des tanières, indépendamment du comportement migratoire des proies. Lorsque les éleveurs doivent utiliser des pâturages avec des loups ou à proximité de tanières, il peut s'avérer bénéfique de le faire lorsque les veaux sont plus âgés et moins vulnérables, et avec plus d'attention (et d'activité) de la part des humains.

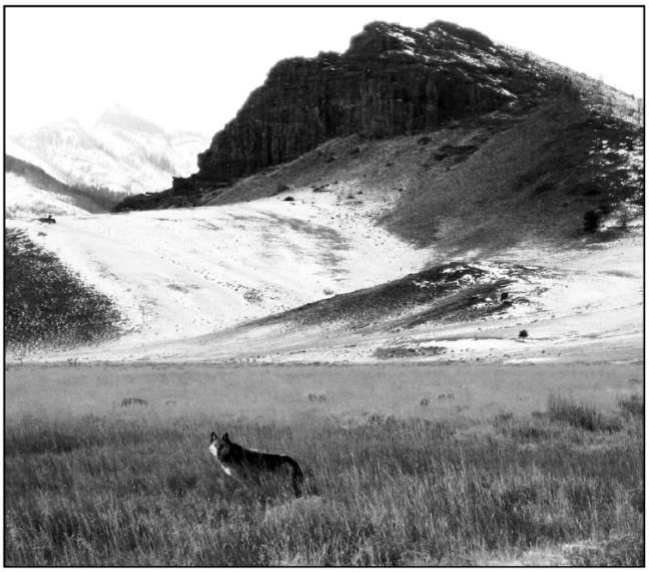
Refuges de prédation induits par l'homme pour les populations de wapitis

Le fait que les meutes de loups évitent l'activité humaine, et plus particulièrement les routes, peut se traduire par des avantages démographiques pour la sous-population de wapitis résidente étudiée. Les loups sont les prédateurs principaux des wapitis adultes dans le GYE (Smith et al. 2004) et un prédateur secondaire important des jeunes wapitis (Barber-Meyer et al. 2008). Ainsi, le fait que les loups évitent les activités humaines peut créer des zones de refuge pour leurs proies. Dans le parc national de Banff, les wapitis ont prospéré dans et autour de la ville de Banff, une tendance attribuée à l'évitement par les loups de l'activité humaine dans la région (Hebblewhite et Merrill 2007). Un schéma similaire a été observé dans la vallée de Madison du PNY, où White et al. (2009) ont suggéré que les wapitis ont commencé à privilégier les zones à forte fréquentation en hiver suite à l'installation des loups. Dans notre étude, les wapitis résidents qui traversent une autoroute à deux voies (c'est-à-dire l'autoroute 120 du Wyoming) échappent presque entièrement aux loups, probablement parce que les loups ont évité l'autoroute au cours de notre étude. Les taux élevés de recrutement de veaux parmi les wapitis résidents dans cette zone soutiennent l'idée que les wapitis résidents bénéficient de taux de prédation plus faibles de la part des ours et des loups (Middleton et al. 2013). Au fur et à mesure que les populations de carnivores se rétablissent dans l'ouest des Rocheuses, les refuges induits par l'homme pourraient devenir un facteur de

plus en plus important des différences démographiques entre les populations de proies vivant à différents niveaux de développement humain.

Augmentation des populations résidentes de wapitis dans l'avant-pays

Les tensions croissantes dans le nord des Rocheuses entre les intérêts de l'élevage de bétail et la préservation des populations d'animaux sauvages sur les terres publiques et privées (Haggerty et Travis 2006) soulignent le besoin pressant de mieux intégrer la gestion de l'élevage et de la faune sauvage. Les pertes de bétail sur les terres privées et publiques peuvent réduire la tolérance à la cohabitation avec les carnivores (Bangs et al. 2005). Par ailleurs, l'élimination létale des loups associée aux pertes de bétail était la cause la plus fréquente de mortalité en dehors des zones protégées avant que les loups ne soient retirés de la liste de l'Endangered Species Act, et de telles actions influencent la démographie des loups dans le nord des Rocheuses (Smith et al. 2010). Ce défi est susceptible de s'accroître si le ratio entre les wapitis migrateurs et les wapitis résidents continue à diminuer dans la région, fournissant des « puits attractifs » aux loups qui cherchent des proies dans la matrice agricole de l'avant-pays (Hebblewhite et Merrill 2008). Certaines options de gestion émergent maintenant et peuvent aider à réduire le chevauchement spatial des wapitis et du bétail dans les habitats de l'avant-pays avec des taux élevés de conflits avec les loups. Dans le nord-ouest du Wyoming, y compris dans notre zone d'étude, le Wyoming Game and Fish Department (WGFD) travaille en coopération avec les propriétaires terriens pour réduire les densités de wapitis dans les fermes privées, et emploie du personnel pour coordonner et gérer de manière intensive l'accès des chasseurs sur des terres privées spécifiques. Après le retrait des loups de la liste, Montana Fish Wildlife and Parks travaille avec les éleveurs de bétail et les chasseurs pour offrir des chasses de déprédation aux loups après la perte confirmée de bétail, ce qui peut aider à déplacer les loups et les wapitis de la proximité du bétail (Treves 2009) dans ces paysages où les trois espèces se rencontrent. Le maintien de populations de loups viables tout en réduisant les conflits entre loups et bétail à l'avenir nécessitera probablement des solutions créatives qui intègrent les connaissances sur la gestion du bétail, la sélection des ressources des prédateurs, la démographie et les mouvements des proies.



Un loup gris récemment capturé se tient dans la zone d'hivernage des wapitis migrateurs dans le bassin Sunlight, Wyoming, États-Unis. Les loups de la zone de migration des wapitis sont fortement associés aux groupes de wapitis en hiver, tandis que les loups de la zone de résidence des wapitis sont plus fortement associés aux groupes de wapitis en été. Crédit photo : A. D. Middleton