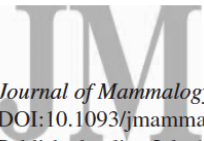


Temps de chien en été : quels facteurs influencent la décision des loups de déplacer leurs louveteaux



Journal of Mammalogy, 97(5):1282–1287, 2016
DOI:10.1093/jmammal/gyw114
Published online July 12, 2016



Dog days of summer: influences on decision of wolves to move pups

DAVID E. AUSBAND, MICHAEL S. MITCHELL,* SARAH B. BASSING, MATTHEW NORDHAGEN, DOUGLAS W. SMITH, AND DANIEL R. STAHLER

Idaho Department of Fish and Game, 2885 Kathleen Avenue, Coeur d'Alene, ID 83815, USA (DEA)

U.S. Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, 205 Natural Sciences Building, Missoula, MT 59812, USA (MSM)

Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, 205 Natural Sciences Building, Missoula, MT 59812, USA (SBB, MN)

Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA (DWS, DRS)

Résumé

Pour les animaux qui chassent sur des zones étendues, la protection des jeunes contre la prédation peut s'étendre sur des périodes relativement longues en raison de l'incapacité des jeunes à se déplacer avec leurs parents. Déplacer des jeunes relativement immobiles pour améliorer l'accès aux ressources, limiter la détection de l'odeur concentrée par d'autres prédateurs, et diminuer les infestations par les ectoparasites peut être avantageux. Cependant, déménager les jeunes peut également les exposer à des risques accrus de mortalité (p. Ex., Accidents, mort, prédation). Pour les animaux qui vivent en groupe dans des environnements variables et qui doivent prendre soin des jeunes sur de longues périodes de temps, l'influence des facteurs biotiques (e. g., la taille du groupe, le risque de prédation) et les facteurs abiotiques (par exemple, la température et les précipitations) sur la décision de déplacer les jeunes est inconnue. Nous avons utilisé les données de 25 loups (*Canis lupus*) équipés de colliers GPS dans l'Idaho, au Montana et dans le parc national de Yellowstone, pour évaluer comment ces facteurs pourraient influencer la décision de déplacer les louveteaux pendant la saison d'élevage. Nous avons émis l'hypothèse que la taille de la portée, le nombre d'adultes dans le groupe et le risque de prédation perçu, influenceraient positivement le nombre de déplacement des louveteaux. Nous avons en outre émis l'hypothèse que les loups déplaceraient leurs louveteaux plus souvent par temps chaud et sec pour assurer un accès suffisant à eau. Contrairement à notre hypothèse, la température mensuelle au-dessus de la moyenne sur 30 ans était négativement liée au nombre de fois où les loups ont déplacé leurs louveteaux. Toutefois, les précipitations mensuelles supérieures à la moyenne des 30 dernières années étaient positivement liées à la quantité de temps passés par les loups sur les sites de rendez-vous après avoir quitté la tanière natale. Nous avons trouvé peu de relation entre le risque de prédation (par les grizzlis, les humains, ou leurs congénères), la taille du groupe ou de la portée sur le nombre de fois où loups ont déplacé leurs louveteaux. Nos découvertes suggèrent que les facteurs abiotiques influent plus fortement la décision des loups pour déplacer les louveteaux, bien que les réponses à des événements biotiques imprévisibles (par exemple, un prédateur rencontrant des petits) ne puissent pas être exclus.

INTRODUCTION

Protéger les jeunes de la prédation est une stratégie importante du cycle de vie, en particulier pour les animaux longévifs dont la gestation et l'élevage des jeunes sont relativement longs. Les parents présentent un large éventail de comportements pour protéger les jeunes de la prédation, y compris une défense active, l'occupation de cavités, des nids ou des tanières, cris d'alarme et feignent même d'être blessés

pour leurrer les prédateurs pour les éloigner de leurs jeunes (Theberge et Pimlott 1969, Smythe 1977, Hofer et East 1993; Hollen et Radford 2009). La coloration cryptique et les modes de croissance précoces des jeunes aident également à échapper à la prédation (Davies et al., 2012). Pour les carnivores terrestres qui se nourrissent largement de ressources éparses, la protection des jeunes contre la prédation peut s'étendre sur des périodes relativement

longues en raison de l'incapacité des jeunes pour se déplacer loin, participer à la recherche de nourriture et être ainsi protégés par leurs parents. Les carnivores qui vivent en groupe restent souvent avec un groupe d'adultes pour protéger la progéniture de la prédation (Moehlman 1979, Ruprecht et al., 2012). Les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*), par exemple, s'occuperont des jeunes pendant leurs 12 premiers mois de vie, en grande partie dans des tanières communautaires. Plusieurs femelles au sein d'un clan déplaceront leurs jeunes âgés de 2 semaines de ces sites pour laisser les adultes les garder pendant que le clan ira se nourrir (Hofer et East 1993). Les femelles hyènes donnent naissance séparément dans des terriers de naissance et les femelles de haut rang ont des tanières natales qui sont plus proches des tanières communes que les femelles de rang inférieur, ce qui suggère que le déplacement des jeunes est dangereux et qu'il est avantageux de faire des déplacements aussi courts que possible (Boydston et al., 2006).

Si le déménagement des jeunes les expose à un risque accru de mortalité, les avantages de les déplacer devraient, en moyenne, l'emporter sur les coûts de risques accrus de mortalité. Par exemple, déménager les jeunes peut être risqué, mais les garder sur un site où les odeurs accumulées peuvent attirer les prédateurs, où les charges parasitaires peuvent augmenter, où la distance par rapport aux ressources alimentaires et aquatiques distribuées de façon irrégulière devient trop importante, peut être plus coûteuse que le déplacement. De plus, les facteurs abiotiques tels que la température et les précipitations peuvent influencer directement les déplacements, en raison de leurs effets sur la disponibilité de l'eau (ou, indirectement, les effets de la disponibilité de l'eau sur les proies). Pour les animaux qui vivent en groupe, les avantages et les coûts de la décision de déplacer les jeunes peuvent tous être affectés par la taille du groupe. L'influence relative des facteurs biotiques tels que la taille du groupe et le risque de prédation, et les facteurs abiotiques tels que la température et les précipitations sur la décision des animaux vivant en groupe de déplacer des jeunes élevés pendant une longue période est inconnue.

Le loup gris (*Canis lupus*) est une espèce utile pour étudier les influences sur les décisions de déplacer les louveteaux. Qu'ils soient protégés ou que les populations soient légèrement récoltées, les loups vivent généralement dans des groupes familiaux comprenant un couple reproducteur et 2-3 générations de leur progéniture. Les loups ont de vastes territoires et chassent loin, ainsi les louveteaux nés dans les tanières sont souvent déplacés sur des **sites de rendez-vous** au cours des premiers 4-5 mois de vie, jusqu'à ce qu'ils soient assez grands pour voyager avec le groupe. La décision de déplacer la progéniture ne semble pas être due uniquement à l'âge de naissance, parce que les loups varient considérablement dans la fréquence et le calendrier de ces déplacements. La taille des portées et des groupes, ainsi que le risque de prédation provenant d'autres carnivores (p. Ex. Grizzlis, *Ursus arctos*-Hayes et Baer 1992), varient également considérablement parmi les groupes de loups.

Parce que les odeurs qui attirent les prédateurs et les charges d'ectoparasites (Boydston et al., 2006) augmentent potentiellement au fil du temps sur les sites de RDV, nous avons émis l'hypothèse que la taille des portées et le nombre

d'adultes dans le groupe influencerait positivement le nombre de fois où les loups déplaceraient les louveteaux durant la saison d'élevage. Comme la présence de grizzlis, l'exposition à l'homme et la forte densité de loups menacent la survie des petits, nous avons émis l'hypothèse que chacun influencerait positivement la fréquence à laquelle les jeunes seraient déplacés. Enfin, les loups ont besoin de grandes quantités d'eau pour digérer les protéines de leur régime alimentaire (Unger et al., 2009) et ils choisissent généralement des sites d'élevage à proximité de source d'eau permanente mais aussi éphémères (Ausband et al., 2010). Nous avons donc émis l'hypothèse que les loups déplaceraient les louveteaux plus souvent par temps chaud et sec, parce qu'ils ont besoin de trouver de nouveaux sites d'élevage avec suffisamment d'eau.

ZONE D'ETUDE

Nos trois zones d'étude se trouvaient dans l'Idaho, au Montana, et dans le parc national de Yellowstone (YNP), au Wyoming. Généralement, l'Idaho et le Montana sont montagneux et dominé par un mélange de pin ponderosa (*Pinus ponderosa*), de pin tordu (*P. contorta*) et d'épinette (*Picea engelmannii*) et de steppe d'armoise (*Artemisia tridentata*). Les précipitations annuelles varient de 89 à 178 cm et les températures vont de -34°C en hiver à 38°C en été (Western Regional Climate Centre 2014). Les loups étaient communs et présentaient des densités modérées à élevées dans l'Idaho et le Montana au cours de notre étude. Les groupes dans nos zones d'étude d'Idaho ne chevauchent pas la gamme des grizzlis, alors que certains de nos groupes dans le Montana et tous nos groupes dans le YNP oui. Les ours noirs (*U. americanus*), les cougars (*Puma concolor*) et les coyotes (*Canis latrans*) étaient présents dans toutes nos zones d'étude. La récolte de loups a commencé à la fois dans l'Idaho et le Montana en 2009. YNP est dominé par des forêts de pins tordus et de vastes prairies. YNP est relativement sec et les précipitations moyennes de 47 cm par année et les fluctuations de température vont de -9°C en hiver à 30°C en été au lac Yellowstone (climat régional de l'Ouest, Centre 2014). Les loups et les grizzlis vivent en densité élevées à l'intérieur du PNY, où aucune chasse n'est autorisée par les humains.

RESULTATS

Vingt-cinq groupes de loups avaient ≥ 1 membre du groupe portant un collier satellite pendant la saison d'élevage (du 15 avril au 1^{er} septembre). Les loups à collier étaient localisés 2,4 fois (médiane) par jour. Les groupes comprenaient en moyenne 7,6 adultes (SD = 3,4) et 4,7 petits (écart-type = 2,0), occupaient 3,8 sites / saison d'élevage (SD = 1,5) et déplaçaient leurs petits 2,8 fois (écart-type = 1,4) au cours de la saison d'élevage. **Les jours passés dans les sites d'élevage étaient très variables, mais diminuaient généralement à mesure que l'été progressait et que les petits grandissaient** (figure 1). Le modèle global contenant toutes les covariables n'a pas mieux expliqué le nombre de fois que les loups ont déplacés leurs louveteaux que des modèles plus parcimonieux. Nous n'avons trouvé aucune preuve d'un effet zone d'étude, de la présence de grizzlis ou du nombre de

routes et de sentiers avoisinants sur le nombre de fois où les loups ont déplacé leurs petits (tableau 1). Les modèles avec le nombre d'adultes et la taille des portées n'ont pas mieux fonctionnés, y compris les modèles avec seulement les effets de précipitations et de température. Un modèle utilisant seulement la température relative était le modèle le plus soutenu de tout ce que nous avons considéré (tableau 1). La température relative était fortement et négativement corrélée avec le nombre de fois où les loups ont déplacé leurs louveteaux ($\beta = -3,5$, $P = 0,01$). La densité de loups dans le PNY était sans rapport avec le nombre de fois où les loups ont déplacé leurs petits ($R^2 < 0,01$; $P = 0,94$).

Les modèles contenant uniquement des facteurs abiotiques expliquent le mieux le nombre de fois où les loups ont déplacé leurs jeunes, mais l'effet de ces variables sur les

jours passé sur chaque site d'élevage variait. Le nombre de jours passés sur un site de tanière était négativement corrélé avec la température relative et faiblement avec les précipitations relatives (tableau 2). En revanche, après avoir quitté la tanière natale, la température relative et les précipitations étaient à la fois fortement et positivement corrélés avec le nombre de jours passés sur le deuxième site d'élevage (c'est-à-dire le site de rendez-vous 1 et le tableau 2). Les précipitations relatives étaient fortement et positivement liées au nombre de jours passés sur les sites d'élevage subséquents (tableau 2). La taille des échantillons pour les groupes ayant utilisé > 4 sites d'élevage était faible ($N \leq 7$), nous n'avons donc pas modélisé le nombre de jours sur les sites après le 4^{ème} site d'élevage.

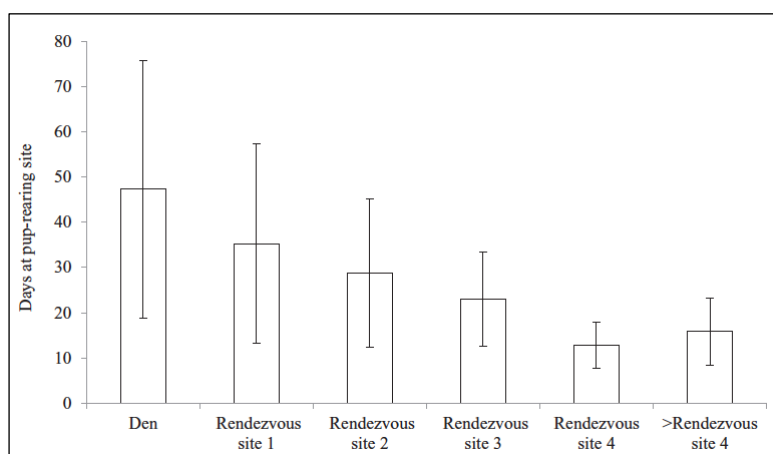


Fig. 1 : Nombre de jours passés à la tanière et sur les sites de rendez vous successifs

DISCUSSION

Le déplacement des jeunes peut les exposer à un risque accru de mortalité par prédation, les accidents (par exemple, la noyade) ou le fait que les jeunes soient séparés et perdus pendant les déplacements. Les avantages du déplacement peuvent l'emporter sur les coûts et la réinstallation des louveteaux, aussi bien chez les loups que chez d'autres espèces (Hofer et East 1993). Nous avons trouvé peu d'influence du risque de prédation, mais de forts effets des facteurs abiotiques sur le nombre de fois où les loups ont déplacé leurs petits. Les températures mensuelles et les précipitations qui étaient relativement élevées (c.-à-d. > Moyenne sur 30 ans) semblent avoir fortement influencé le moment et la fréquence de déplacement des louveteaux, alors que la taille des groupes et des portées ne l'ont pas été.

Contrairement à notre hypothèse, nous avons constaté que les loups déplaçaient leurs louveteaux moins souvent lorsque les températures étaient relativement élevées. Cette tendance était particulièrement évidente sur les sites de rendez-vous utilisés immédiatement après avoir quitté la tanière natale. Il est concevable que des températures relativement élevées puissent affecter les loups de plusieurs façons. Les loups qui occupent les sites d'élevage avec de l'eau adéquate peuvent rester sur ces sites aussi longtemps possible car les sites équivalents sont limités et les déménagements peuvent être physiologiquement contraignants durant ces années. La relation positive entre les

précipitations relatives et les jours passés sur les sites d'élevage au cours de l'été semble soutenir cela. Alternativement, les loups dans les montagnes Rocheuses peuvent ne pas avoir à nourrir aussi largement et déplacer les louveteaux aussi fréquemment près des parcelles de proies durant les années chaudes parce que leurs proies de base, les wapitis (*Cervus elaphus*), sont concentrées le long des cours d'eau et des rivières dans la plupart de nos zones d'étude (M. Hurley, IDFG, comm. pers.). Nous suggérons que cela est peu probable, étant donné la facilité avec laquelle les loups voyagent et les distances relativement courtes à laquelle ils ont déplacé les louveteaux ($X = 3.29$ km, $SD = 2.22$). Nos résultats n'étaient pas compatibles avec l'idée que les ectoparasites peuvent être plus abondants durant les années chaudes (Merino et Potti, 1996), ce qui incite les parents à déménager fréquemment es louveteaux.

Nous n'avons trouvé aucune relation entre nos mesures de risque de prédation perçu (présence de grizzlis, densité de routes et de sentiers, et densité de loup) et le nombre de fois où les loups ont déplacé leurs jeunes. Bien que les grizzlis soient connus pour tuer les loups (Hayes et Baer, 1992), la probabilité de prédation par les grizzlis peut être suffisamment faible pour que le déplacement des louveteaux ne contribue guère à la réduire. Alternativement, la simple présence de grizzlis aurait pu être insuffisante pour capturer l'effet des ours sur le mouvement des louveteaux. Les rencontres entre les humains et les loups sont probablement également

improbables pendant la saison d'élevage des petits. En outre, parce que la chasse et le piégeage par les humains ne chevauchent généralement pas la saison d'élevage dans nos zones d'étude, les personnes qui rencontrent des loups à cette période de l'année peuvent présenter peu de danger pour les louveteaux et donc pas d'incitation à les déplacer. Sinon, la densité des routes et des sentiers pourrait ne pas être proportionnelle aux risques de mortalité ou de perturbation. Les loups peuvent tuer les petits d'autres loups sur les sites de rendez vous (Smith et al., 2010); il est concevable que le risque de se produire augmente avec la densité de loups. YNP a les densités de loups les plus élevées des montagnes Rocheuses Américaines (Smith et al., 2003) et était la seule zone où nous pourrions obtenir des estimations fiables de la densité de loups pendant la saison d'élevage des petits. Bien que la taille de notre échantillon était limitée ($n = 8$), nous n'avons trouvé aucune relation entre la densité de loups et le nombre de fois où les loups ont déplacé leurs petits (figure 2). Certains déplacements de louveteaux observés pourraient avoir été dû à des rencontres fortuites entre des prédateurs et des sites d'élevage (Smith et al., 2015), un type d'interaction que nous n'avons pas pu observer. Parce que nos mesures du risque de prédation ont été grossières, des travaux supplémentaires sont nécessaires pour rejeter la densité ou la distribution des prédateurs sympatriques comme relativement sans importance sur la décision de déplacer les louveteaux. De plus, le risque de prédation n'a peut-être pas affecté les décisions intra-annuelles de relocaliser les petits, mais pourrait affecter les décisions entre les années. Par exemple, les chouettes de Tengmalm (*Aegolius funereus*) se déplaceront et auront une nouvelle couvée dans le nouveau nid si une couvée est perdue à cause de la prédation (Sonerud, 1985). Pour l'anecdote, cependant, il ne semble pas que les loups de Yellowstone évitent toujours les anciens sites de rendez vous après une prédation de louveteaux sur ces sites (D. Stahler, YNP, comm. pers.).

Nous avons émis l'hypothèse que de grandes portées laisseraient des signes et un parfum abondant que les prédateurs seraient susceptible de détecter et augmenter le transfert et l'abondance des ectoparasites. (Boydston et al., 2006, mais aussi Almberg et al., 2015), ce qui incite à déplacer fréquemment de grandes portées. Nous avons également émis l'hypothèse que les groupes déplaceraient les louveteaux plus fréquemment en raison d'une aide suffisante. **Nous n'avons trouvé aucun support pour ces hypothèses.**

Considérant que de grandes portées peuvent potentiellement augmenter la détection par les prédateurs ou l'infestation par les ectoparasites, déplacer de grandes portées sans que les louveteaux ne soient séparés et perdus peuvent être suffisamment difficile de l'emporter sur les risques de rester. Le nombre d'adultes dans les groupes n'a peut-être pas eu d'influence car aider les louveteaux à bouger n'augmente pas avec la taille du groupe; par exemple, les mères déplacent des louveteaux très jeunes en les portant un à la fois (Boydston et al., 2006), et les louveteaux deviennent assez mobiles pour suivre leur mère à mesure que la saison d'élevage progresse.

La prise de décision liée à la reproduction chez les loups gris, à l'instar d'autres **espèces reproductrices en coopération**, peut être affectée par des interactions dynamiques entre les facteurs biotiques et abiotiques (Ruprecht et al 2012, Creel et Creel 2015). Nos résultats suggèrent que les facteurs abiotiques étaient les plus influents dans la décision de déplacer leurs louveteaux alors que les facteurs biotiques ne l'étaient pas. Si tel est le cas, les loups prennent la décision de déplacer les louveteaux en réponse aux conditions et contraintes environnementales (par exemple, en évitant le stress thermique) et potentiellement à la disponibilité des ressources en eau. **Les biologistes qui utilisent les sites de rendez vous comme moyen de surveillance et d'étude des populations de loups (Ausband et al., 2010, Iliopoulos et al., 2014) doivent prendre en compte le fait que les groupes se déplaceront relativement peu durant les années chaudes et que la capacité de les détecter sur plusieurs endroits sera faible.** De fortes précipitations pendant la saison d'élevage des petits renforcent ce schéma. Enfin, compte tenu de l'influence de la température relative sur la relocalisation des louveteaux, nous avons observé que la prise en compte de la variabilité des facteurs abiotiques sur la probabilité de détection serait utile pour estimer les paramètres de sur les enquêtes sur les sites d'élevage des petits.

3,8 sites de rendez vous par saison

4,7 petits par portée

Distance moyenne de déplacement des louveteaux = 3,29 km

Les loups déplacent moins souvent leurs louveteaux lorsque les températures sont élevées



David Ausband

Idaho Department of Fish and Game

2012.05 · PhD, Fish and Wildlife Biology