Utilisation de l'espace et fréquentation des sites de rendez vous par les loups ibériques pendant la saison de reproduction

Mammalian Biology 92 (2018) 1–10

Contents lists available at ScienceDirect

Mammalian Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/mambio

Original investigation

Use of space and homesite attendance by Iberian wolves during the breeding season

Helena Rio-Maior[a,*], Pedro Beja[a,b], Mónia Nakamura[a], Francisco Álvares[a]

[a] CIBIO/InBio, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto, Campus Agrário de Vairão, Vairão, Portugal
[b] CEABN/InBio, Centro de Ecologia Aplicada "Professor Baeta Neves", Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa, Tapada da Ajuda, 1349-017 Lisboa, Portugal

Résumé

La persistance des grands carnivores dans les milieux anthropisés est subordonnée à la préservation des conditions écologiques adéquates pendant la période de reproduction, quand ils peuvent être particulièrement vulnérables aux perturbations humaines. Cependant, on sait peu de choses sur le comportement reproducteur des grands carnivores dans ces paysages, bien que cela soit important pour la gestion et la conservation. Nous décrivons ici l'utilisation de l'espace fréquenté par les loups vivant dans des milieux anthropisés du nord-ouest du Portugal, basé sur le suivi GPS de 11 individus de 2008 à 2013. Les naissances (N = 3) ont eu lieu à la fin du mois de mai, avec des louveteaux restés dans les tanières pendant 24 à 85 jours, après quoi ils ont été transférés sur un premier et parfois sur un deuxième site de rendez-vous. Deux de ces déplacements étaient associés à des perturbations humaines. Les femelles reproductrices (N = 4) passaient une grande partie de leur temps avec les louveteaux avant le sevrage (2 mois après la naissance), ne les laissant que la nuit pendant de courtes périodes; ensuite, elles réduisent progressivement le temps passé sur les sites résidentiels (c.-à-d., tanières natales et sites de rendez-vous), et ont augmenté à la fois les distances journalières et l'activité diurne. Tout au long de la saison d'élevage des petits, les femelles reproductrices limitent leurs déplacements à ≈2 km des sites de rendez-vous. Les femelles non reproductrices (N = 4) ont montré des taux de fréquentation nettement inférieurs à ceux des femelles reproductrices, en particulier avant le sevrage, et elles ont eu beaucoup moins de déplacements limités tout au long de la saison de reproduction, avec une activité se produisant tout au long du cycle circadien. Les mâles non reproducteurs (N = 3) ont montré un modèle de fréquentation et d'utilisation de l'espace intermédiaire entre les femelles reproductrices et non reproductrices, avec des déplacements largement concentrés dans les mêmes zones que celles utilisées par les femelles reproductrices. Nos résultats suggèrent que la reproduction des loups peut être particulièrement sensible aux activités humaines se déroulant à moins de 2 km des sites de rendez-vous, bien que des recherches supplémentaires soient nécessaires pour évaluer l'effet final de telles perturbations sur le succès de la reproduction et la survie des louveteaux.

INTRODUCTION

Dans de nombreuses régions du monde, les grands carnivores se trouvent dans des paysages fortement modifiés par l'homme, confrontés à des menaces liées à la persécution, aux modifications d'habitat et au déclin des proies naturelles (Ahmadi et al., 2014; Treves et Karanth, 2003). Cette situation devient de plus en plus courante en raison de l'expansion de la population humaine dans les habitats des grands carnivores, ainsi que de la recolonisation de certaines espèces dans des milieux anthropisés (Chapron et et al., 2014; Linnell et al., 2001; Lopez-Bao et al., 2015; Mech, 1995). Pour résoudre ces problèmes, il est essentiel de comprendre comment les grands carnivores gèrent les perturbations d'origine anthropique et les changements d'habitat, fournissant ainsi une base permettant d'identifier les options de gestion permettant de promouvoir le partage du paysage entre

humains et grands carnivores. En particulier, il est important de comprendre comment les grands carnivores sont capables de se reproduire dans ces paysages, car ces animaux ont une forte demande énergétique, sont extrêmement vulnérables aux perturbations anthropiques et nécessitent souvent des habitats très spécifiques et isolés (Ahmadi et al., 2014; Capitani et al., 2006; Harrington et al., 1983; Iliopoulos et al., 2014; Linnell et al., 2000; Ordiz et al., 2011; Sazatornil et al., 2016).

Le loup *Canis lupus* fait partie des grands carnivores partageant souvent des paysages avec les humains et pour lequel on sait peu de choses sur les comportements de reproduction dans ce type de paysages. Comme beaucoup d'autres grands carnivores, les loups ont généralement une saison de reproduction bien définie, alors que les schémas de déplacement et d'utilisation des aires de répartition des individus reproducteurs ont tendance à être limités par le besoin de nourrir et de protéger les louveteaux (Vilà et al., 1995; Mech et Boitani et al., 1995, 2003; Packard, 2003; Ruprecht et al., 2012). Cependant, contrairement à la plupart des autres grands carnivores, les loups ont un système social complexe, avec une unité sociale de base (c'est-à-dire la meute) composée d'un couple de reproducteurs et de leur progéniture d'une ou plusieurs portées (Mech, 1999; Mech et Boitani et al., 1999). 2003). Les non-reproducteurs jouent un rôle important dans ce système social en contribuant à la protection et aux soins de la mère et des louveteaux (Harrington et al., 1983; Mech, 1999; Clutton-Brock, 2002; Mechand Boitani et al., 2003 ; Tsunoda et al., 2009; Ruprecht et al., 2012; Ausband et al., 2016), ce qui pourrait grandement affecter le succès de la reproduction (Harrington et al., 1983; Sparkman et al., 2011) et la condition physique des reproducteurs (Mech , 1999; Tsunoda et al., 2009). Malgré la rareté des études comparatives, ce système de base semble être considérablement flexible, y compris par exemple la possibilité que des meutes incorporent des individus non apparentés (Fritts et Mech, 1981; Van Ballenberghe, 1983; Peterson et al., 1984; Mech, 1987; Smith. et al., 1997; Jimenezet et al., 2017), survenue d'une reproduction simultanée par plus d'une femelle dans le même groupe (Smith et al., 1997; Mechand Boitani et al., 2003), d'où la grande variation dans la prise en charge des petits et des schémas de déplacement et d'activité des reproducteurs et des non-reproducteurs tout au long de la saison de reproduction (Ballard et al., 1991; Harrington et Paquet, 1982; Ruprecht et al., 2012; Schmidt et al., 2008; Thurston, 2002; Tsunoda et al., 2008). , 2009).

Il est incertain que la vie dans des milieux dominés par l'homme puisse affecter le comportement de reproduction du loup, mais il existe un certain nombre d'influences potentielles. Par exemple, les loups partageant des milieux avec des humains se nourrissent souvent de bétail, de sorte que le moment de la reproduction peut coïncider avec le pic de disponibilité des proies domestiques plutôt qu'avec celui des proies sauvages (Asa et Valdespino, 1998; Durant et al., 2007; Fuller et Sievert, 2001). De plus, les loups ont tendance à déplacer les louveteaux des tanières natales vers d'autres lieux (sites de rendez-vous) où ils restent plusieurs semaines et sont suivis par les membres de la meute (Ausband et et al., 2016; Ruprecht et al., 2012; Schmidt et al., 2012). 2008; Theuerkaufet al., 2003*b*), mais il est concevable que les perturbations humaines puissent contribuer à augmenter la fréquence des déplacements entre les sites (eg, Habib et Kumar, 2007). D'autre part, cependant, des sites rendez-vous adéquates peuvent être rares dans les milieux anthropisés, réduisant ainsi la fréquence des changements (Ciucci et al., 1997). En ce qui concerne le comportement d'aide « helpers », il est prévisible que les reproducteurs et les helpers non-reproducteurs passent plus de temps à surveiller les louveteaux, en raison de la perception de risques élevés de perturbation humaine (Alfredéen, 2006; Argue et al., 2008). Cela impliquerait que, dans les milieux anthropisés, les loups adultes limitent leurs déplacements quotidiens dans des zones proches des terriers natals et des sites de rendez-vous (c.-à-d. les sites résidentiels) et que l'activité en dehors des sites résidentiels soit concentrée la nuit, lorsque les perturbations humaines tendent à être moins importantes (Ciucci et al. 1997; Demma and Mech, 2009; Kusak et al., 2005; Theuerkauf, 2009; Vaz et al., 2007; Vilà et al., 1995). Cependant, les meutes vivant dans les milieux anthropisés sont souvent relativement petites, en conséquence de la mortalité d'origine humaine (Haight et al., 1998; Llaneza et al., 2012), ce qui peut être associé à la rareté éventuelle de la pauvreté des helpers et donc induire une forte exigence pour les membres du groupe pour trouver suffisamment de nourriture et défendre le territoire (Ausband et al., 2016; Mech, 2006; Ruprecht et al., 2012; Schmidt et al., 2008). Dans ces circonstances, les loups adultes peuvent être amenés à parcourir de grandes distances et être loin de leur site de rendez-vous, l'activité se déroulant à différentes heures de la journée et de la nuit. Comprendre ces aspects de la reproduction serait important pour la conservation dans les milieux anthropisés, ce qui contribuerait à évaluer le besoin de gérer les activités humaines autour des sites de rendez-vous (Apollonio, 2004; Iliopoulos et al., 2014; Sazatornil et al., 2016; Passoni et al., 2016). ., 2017)

Dans cette étude, nous avons abordé ces hypothèses en examinant les schémas d'utilisation de l'espace et de fréquentation des sites de RDV pendant la période de reproduction dans les milieux anthropisés du nord-ouest du Portugal. Spécifiquement, nous avons suivi les loups tout au long de la saison de reproduction en utilisant la télémétrie GPS, dans le but d'évaluer (**i**) le calendrier des naissances; (**ii**) les taux de déplacement entre les sites de RDV; (**iii**) les distances moyennes journalières de déplacement et la surface des zones couvertes; (**iv**) la proportion de temps passé sur les sites de RDV (taux de fréquentation) et la durée des absences; (**v**) les distances maximales entre les sites de RDV et (**vi**) les schémas d'absences circadiens. Nous visions à comparer les variations de ces paramètres tout au long de la saison de reproduction, notamment entre les périodes de pré-sevrage et de post-sevrage et leurs variations entre les femelles reproductrices, les femelles non reproductrices et les mâles.

MATERIELS ET METHODES

Zone d'étude

L'étude a été réalisée dans le nord-ouest du Portugal (41◦42´ – 42◦08´N, 8◦51´ – 8◦08'W; Fig. 1) entre août 2008 et

octobre 2013. Le climat est tempéré avec une influence océanique, avec des températures mensuelles moyennes comprises entre 6,3 et 21,7°C (IPMAI.P., 2014) et des précipitations annuelles moyennes de 1357 mm (SNIRH, 2014). La densité de population humaine est de 107,7 habitants/km^2 (PORDATA, 2014), et la densité de routes revêtues et de chemins de terre est de 4,6 km km^2 et de 3,2 km/km^2, respectivement. Le paysage est très hétérogène, avec des villages et des terres agricoles prédominants dans les vallées fluviales, tandis que les garrigues, les chênaies et les plantations forestières sont les types de couverture terrestre les plus répandus dans les montagnes. Les activités humaines se déroulent sur l'ensemble du territoire, même dans les zones montagneuses où le bétail pâture, le tourisme, la chasse et le développement des infrastructures (par exemple, des parcs éoliens et les routes). La population de loups est stable dans la zone d'étude (Álvares et al., 2015; Torres et Fonseca, 2016) et tend à utiliser les zones les moins peuplées et situées à une altitude plus élevée pour leurs zones centrales, bien que leurs territoires englobent toujours des zones habitées, des routes et des fermes d'éoliennes (Fig. 1). Il existe des conflits significatifs avec les humains (Rio-Maior et al., 2016) en raison de la forte prédation exercée sur les chevaux, le bétail et d'autres animaux d'élevage (Vos, 2000; Pimenta et al., 2017). Le braconnage est une source importante de mortalité chez les loups, qui a causé la mort de **47%** des 17 loups munis d'un collier radio GPS suivis dans l'étude menée entre 2007 et 2017 (résultats non publiés). Des hybrides entre chiens et loups ont été identifiés dans la zone d'étude et ailleurs dans la péninsule ibérique (Godinho et al., 2011; Torres et al., 2017).

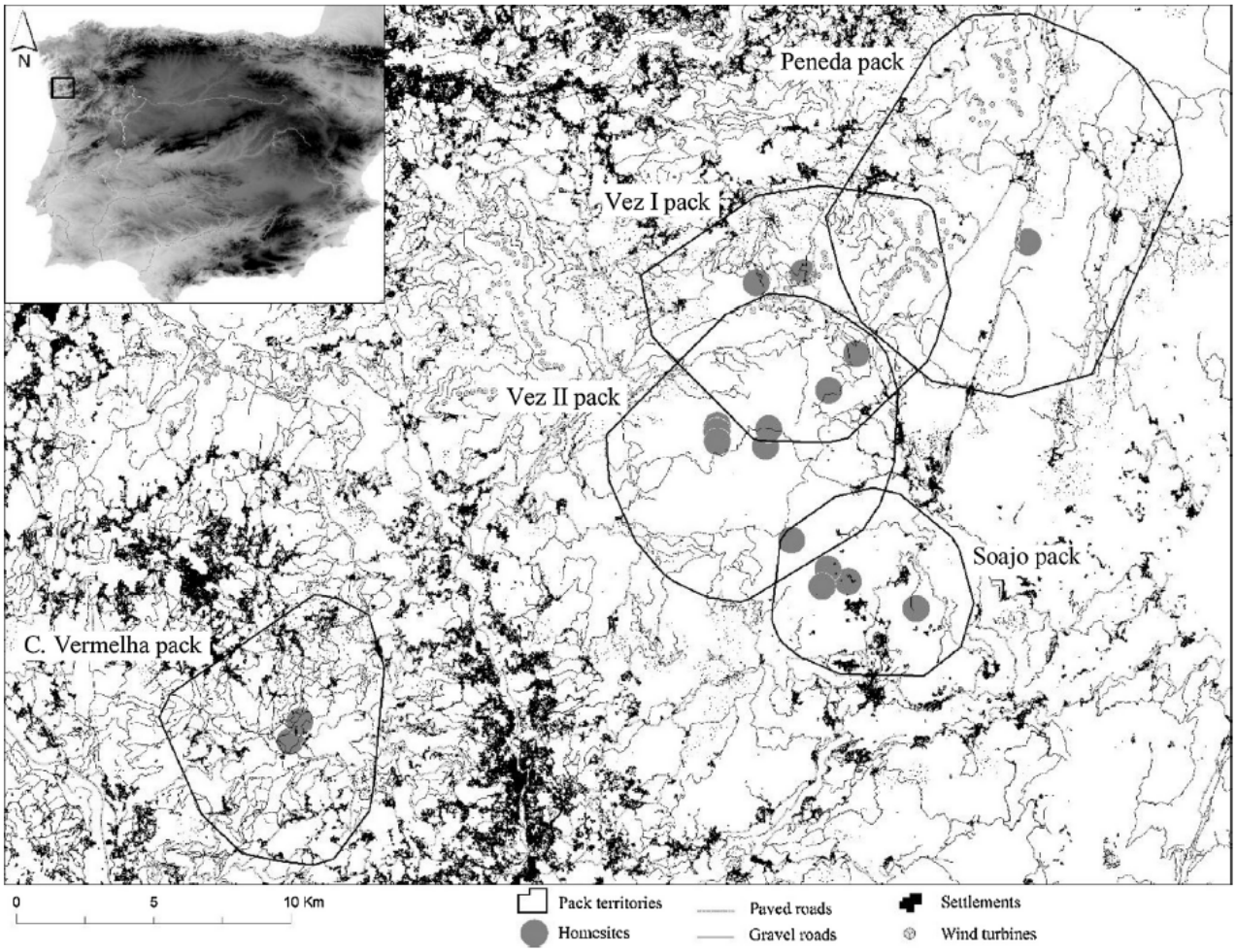

Fig. 1. Map of the study area in north-western Portugal, showing the distribution of the main sources of human disturbance (urban areas, wind farms, and roads), and the location of the pack ranges and homesites of tracked wolves. The considerable overlap in the ranges of pack Vez I and Vez II is a consequence of home range shifts and the tracking of different packs in different years.

Procédures de capture et de manipulation

L'âge approximatif a été estimé par schéma dentaire selon Gipson et al. (2000). Des échantillons de sang ont été prélevés pour confirmer au laboratoire qu'aucun des individus n'était un hybride loup × chien utilisant un ensemble de 42 marqueurs microsatellites autosomiques (Godinho et al., 2011, R. Godinho, communication personnelle). Un collier de télémétrie GPS (650g; modèle Pro Light de Vectronic Aerspace GmBh, Berlin, Allemagne) a ensuite été ajusté sur chaque individu, pesant en moyenne 1,96% de son poids corporel.

L'étude était basée sur le suivi GPS de 11 loups avant et pendant la saison d'élevage des petits (tableau supplémentaire S1). Les loups ont été capturés avec des Belisle® (taille 8, Edouard Bélisle, Saint Véronique, Québec), vers lesquels ils ont été attirés par des leurres olfactifs. Les pièges étaient fixés à l'aide d'un ressort pour éviter que les animaux capturés n'endommagent leurs membres. Un

système d'émetteur satellites (modèle TT2 Globalstar, Vectronic Aerspace GmBh, Berlin, Allemagne) a été couplé aux pièges, permettant une arrivée rapide de l'équipe de biologistes et de vétérinaires sur l'animal piégé, prévenant ainsi les blessures et une exposition prolongée au stress de capture (Santos et al., 2017). Les pièges étaient activés tous les jours peu après le coucher du soleil et désactivés peu avant le lever du soleil.

Surveillance et analyse des données

La surveillance reposait sur la technologie de télémétrie GPS, conformément à des procédures standard (par exemple, Demma et Mech, 2009), avec une acquisition programmée d'emplacements à des intervalles de 125 minutes. Le taux d'acquisition effectif des colliers était de 94% et l'erreur de localisation dans l'espace était inférieure à 5 m (Moen et al., 1997; D'eon et Delparte, 2005). Chaque position GPS acquise a été stockée dans une base de données et tracée sur une carte à l'aide d'un système d'information géographique. Les localisations ont été considérées comme valables pour l'analyse, si le récepteur utilisait cinq satellites ou plus pour calculer la position et si la DOP était inférieur à 10, ce qui représente la meilleure qualité de réception pouvant être obtenue avec les colliers.

La phénologie de la reproduction et la localisation des tanières et des sites de rendez-vous ont été estimées en combinant les informations provenant des déplacements d'animaux enregistrées par suivi GPS, avec une détection des louveteaux de terrain basée principalement sur des observations visuelles. Des enquêtes visuelles ont également été utilisées pour obtenir des estimations de taille minimale de chaque meute suivie, avec un effort d'échantillonnage annuel (moyenne ± écart type) de 19 ± 19 enquêtes par meute (n = 167). Des enquêtes à partir de hurlements (14 ± 6 enquêtes par meute et par an; n = 126) ont été utilisées pour compléter les observations visuelles, permettant ainsi la détection de groupe et, chaque fois que possible, d'estimer le nombre minimum de loups en comptant les hurlements simples à leur entrée dans le chœur ou à l'émission dans différentes directions (Joslin, 1967; Harrington et Paquet, 1982; Ciucci et al., 1997). Le statut reproducteur de chaque loup a été évalué à partir d'une combinaison d'informations comprenant l'examen externe initial, les observations visuelles au cours de la période de suivi, l'analyse génétique des relations de parenté au sein de chaque groupe (Pacheco et al., 2016), et l'analyse post mortem d'individus (détails dans le tableau S1). Les données GPS n'ont pas été utilisées pour déduire l'état de reproduction afin d'éviter les raisonnements circulaires.

Pour les femelles reproductrices, la date de mise bas a été déduite d'après une réduction soudaine des déplacements, correspondant à l'utilisation répétée et quasi permanente du même endroit, supposée être la tanière de naissance et confirmée par la suite par des observations de terrain. Lorsque le signal satellite a été perdu vers le jour de la mise bas, nous avons supposé que les femelles reproductrices étaient souterraines et avons traité les correctifs manqués comme les emplacements des terriers natals (Nielson et al., 2009; Ruprecht et al., 2012). L'abandon du site natal et le déplacement des louveteaux vers le site de rendez-vous auraient eu lieu lorsque des points GPS normaux ont commencé à être détectés dans un lieu bien défini, à > 500 m de la tanière, où les louveteaux ont été détectés visuellement ou acoustiquement. La présence de sites de rendez-vous supplémentaires a été estimée de la même manière, lorsqu'il y avait des positions GPS diurnes dans un emplacement bien défini, à > 500 m du site de rendez-vous précédent. Des critères similaires ont été adoptés pour estimer l'utilisation des tanières et des sites de rendez-vous par les individus non-reproducteurs, bien que les déductions soient souvent plus faibles que pour les femelles reproductrices. Plus précisément, nous avons déduit que les individus non-reproducteurs fréquentaient une tanière ou un site de rendez-vous après avoir été identifiés, soit en suivant une femelle reproductrice, soit en détectant les louveteaux aux sites avec ou sans femelle reproductrice suivie. Dans ces cas, nous avons déduit que le jour de naissance était la date de naissance moyenne observée pour les femelles reproductrices de la population (tableau complémentaire S1).

L'utilisation de l'espace par rapport à la phénologie de reproduction a été estimée pour chaque individu à partir des distances moyennes journalières parcourues et de la superficie totale couverte au cours des 60 et 150 jours précédant et suivant le jour de la parturition, respectivement. Le suivi post-parturition couvrait ainsi toute la période précédant le sevrage (<2 mois après la naissance, pendant la lactation) et environ 3 mois de la période post-sevrage correspondant à la saison d'élevage des petits (par exemple, Kreeger, 2003; Ausband et al., 2016). Dans l'analyse, nous avons divisé la période de suivi en intervalles de 15 jours, ce qui était considéré comme une période suffisamment courte pour détecter les changements temporels des déplacements, tout en maintenant une taille d'échantillon suffisante dans chaque intervalle (Ruprecht et al., 2012). Les distances journalières ont été calculées comme la somme des distances rectilignes (km) entre des emplacements consécutifs au cours de chaque cycle de 24 h. Dans les rares cas d'emplacement manquant (6%), les distances journalières ont été calculées en excluant les segments reliant des emplacements consécutifs pris > 125 -min intervalles.

RESULTATS

Modèles de reproduction généraux

Les 11 loups suivis comprenaient quatre femelles reproductrices, quatre femelles non reproductrices et trois mâles non reproducteurs (tableau S1). Chaque femelle reproductrice était associée à l'un des quatre groupes différents, auxquels étaient également associés les autres individus suivis, sauf un mâle associé à un cinquième groupe (Figure supplémentaire S1). Au cours de l'une des années de l'étude (2013), nous avons détecté des reproductions multiples au sein de la même meute. Une femelle non équipée a mis bas dans la tanière utilisée par la meute et une femelle équipée d'un collier GPS 11 535 a utilisé une tanière secondaire (Fig. S1 supplémentaire). Des femelles reproductrices 4363, 4361 et 11 535, tandis que la reproductrice 4358 a fourni moins d'informations car le collier s'est rompu autour de la parturition (Fig. S2, tableau S1), les trois premières femelles ont mis bas entre le 21 et le 28 mai

(moyenne = le 25 mai) et sont passées au premier site de rendez-vous entre le 19 juin et le 21 août. Les femelles 4363B et 11 535 ont abandonné le premier site de rendez-vous entre le 30 août et le 10 septembre, respectivement, et ont commencé à utiliser un deuxième site de rendez-vous.

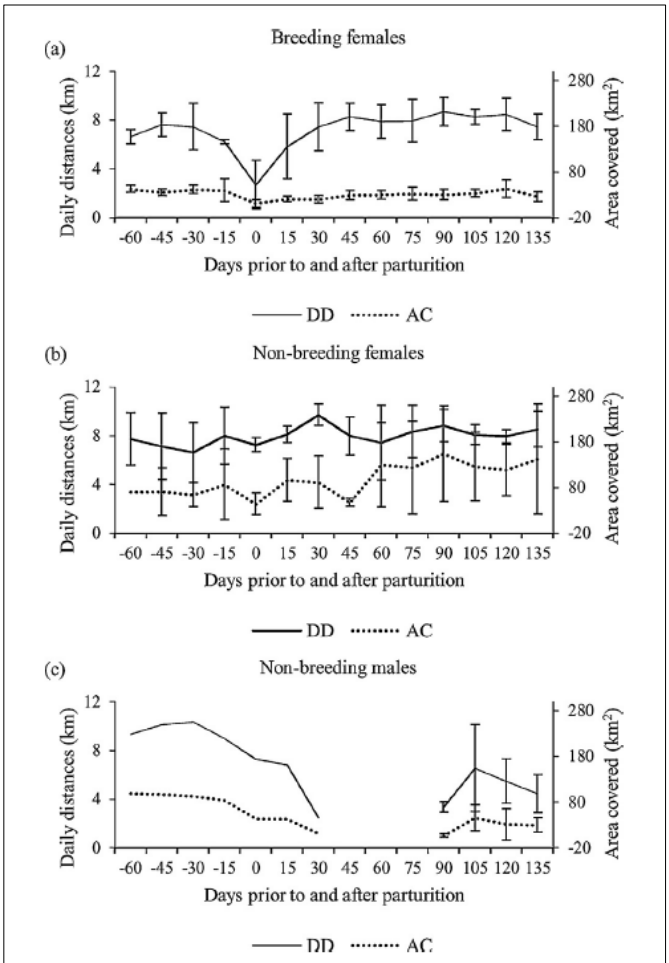

Fig. 2. Temporal variation in mean (±SD) daily distances (DD) and mean area covered (AC) by breeding females (a), non-breeding females (b) and non-breeding males (c) tracked during the breeding season in north-western Portugal).

Schémas de déplacement

Les distances journalières moyennes parcourues et la superficie totale parcourue par les quatre femelles reproductrices ont varié de manière significative au cours de la période de reproduction (Fig. 2a, tableau supplémentaire S2). Les distances étaient plus faibles entre 0 et 15 jours après la parturition, alors qu'elles étaient proches de la moyenne ou sensiblement au-dessus de celles-ci après le 30ème jour après la mise bas (tableau complémentaire S2). La zone couverte était également plus faible entre 0-15 jours après la mise bas, mais dans le cas contraire, elle n'était pas significativement différente de la moyenne (tableau supplémentaire S2). Les femelles non reproductrices ne présentaient aucune variation globale significative des distances journalières parcourues, mais il y avait quelques différences dans les zones totales couvertes (Fig. 2b, tableau supplémentaire S2). Cependant, cette dernière correspondait à une zone sensiblement plus petite 60 à 45 jours avant la parturition, sans autre différence significative par la suite (tableau supplémentaire S2). Les mâles non reproducteurs ont présenté une variation temporelle globale significative des distances journalières parcourues et de la superficie totale couverte (Fig. 2c), avec une tendance marquée de valeurs plus élevées avant la date de mise bas moyenne et des valeurs nettement inférieures à la moyenne au cours de la période 30–105 jours après la mise bas, même si les données n'étaient pas disponibles pour la période de 45 à 90 jours (tableau supplémentaire S2).

Fréquentation des sites de rendez-vous

Les taux de fréquentation des sites de RDV étaient significativement plus faibles chez les femelles non reproductrices et moins nombreuses que chez les reproductrices, et ils étaient significativement plus élevés avant et après le sevrage (tableaux 1 et 2a). L'interaction significative entre la période et le statut indiquait que la différence entre les femelles reproductrices et non reproductrices était la plus grande au cours du pré-sevrage (tableaux 1 et 2a). Dans le cas unique de deux loups du même groupe suivis ensemble pendant la même saison de reproduction, nous avons constaté que le taux de fréquentation simultanée de la femelles reproductrices 11 535 et de la femelles non reproductrices 4364C était plus faible pendant la période pré (17%) que pendant le post-sevrage (27%), mais le faible échantillon empêchait les tests statistiques.

Les absences du site de RDV étaient significativement plus longues pour les femelles non reproductrices par rapport aux reproductrices et pendant le sevrage après le sevrage par rapport au pré-sevrage (Tableaux 1 et 2b). L'interaction entre la période et le statut indiquait que la différence entre les femelles reproductrices et non reproductrices était la plus grande pendant le pré-sevrage (Tableaux 1 et 2b). Pendant les absences, les femelles non reproductrices se sont déplacées plus loin des sites de RDV que les reproductrices et les mâles non reproducteurs, qui sont restés en moyenne à ≈2 km des sites de RDV tant avant qu'après sevrage (Tableaux 1 et 2c). L'interaction significative entre la saison et le statut indique que la différence entre les femelles reproductrices et non reproductrices est la plus élevée après le sevrage (tableaux 1 et 2c).

Schémas circadiens

Le taux d'absence des femelles reproductrices des sites de RDV a montré un schéma circadien significatif (Fig. 3, tableau supplémentaire S3). Au cours du pré-sevrage, les femelles reproductrices ont été significativement plus absente pendant la nuit, particulièrement de 23h00 à 5h00, alors que pendant le jour les taux d'absence étaient significativement inférieurs ou égaux à la moyenne (figure 3, tableau supplémentaire S3). Pendant le post-sevrage, les schémas circadiens étaient moins marqués et les taux d'absence étaient également significativement plus élevés la nuit, en particulier de 23h00 à 3h00 (Fig. 3, tableau supplémentaire S3). Les femelles non reproductrices et les reproducteurs ne présentaient pas de tendance circadienne cohérente pour les absences, se produisant à une heure particulière du jour ou de la nuit (figure 3, tableau supplémentaire S3).

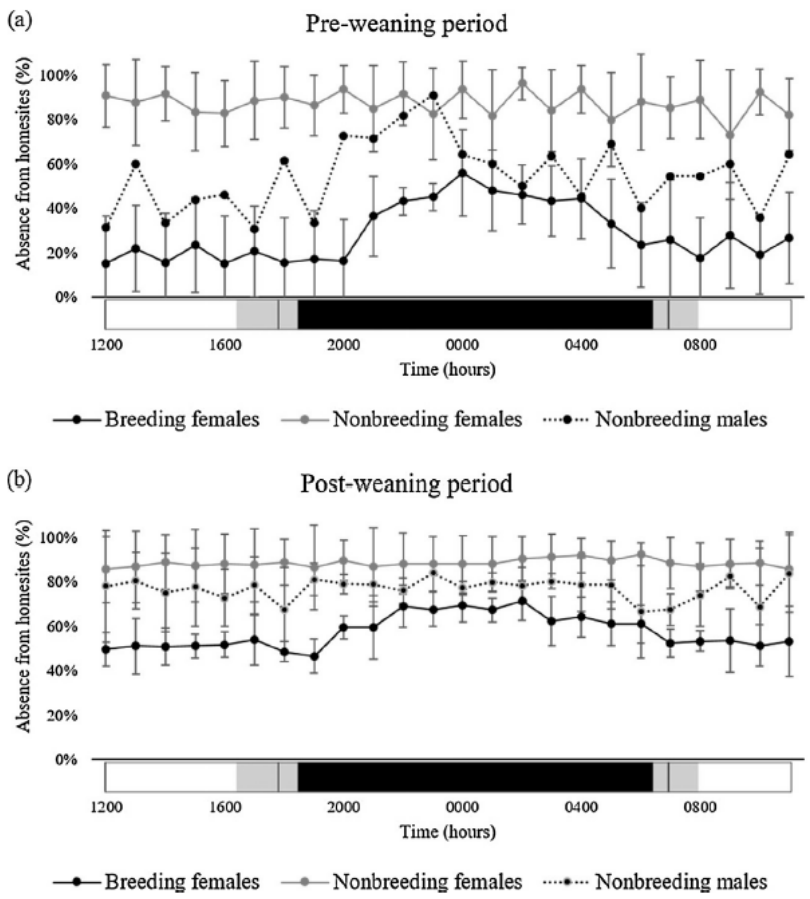

Fig. 3. Circadian variation in mean rates (±SD) of absence from homesites of breeding females (n = 4), non-breeding females (n = 4) and non-breeding males (n = 3) tracked during the pre-weaning (a) and post-weaning (b) breeding periods in north-western Portugal.

DISCUSSION

Notre étude a décrit l'utilisation de l'espace et la fréquentation des loups pendant la saison de reproduction dans un paysage très fréquenté par l'homme. Les mises bas ont été concentrée à la fin du mois de mai et les louveteaux sont restés dans les tanières pendant plusieurs semaines, après quoi ils ont été transférés vers un premier et parfois aussi sur un deuxième site de rendez-vous. Les femelles reproductrices ont fortement restreint leurs domaines vitaux autour de leurs terriers et leurs sites de rendez-vous pendant toute la période d'élevage des louveteaux, restant en moyenne à moins de 2 km des sites de résidence. Ce sont les membres de la meute qui visitent le plus souvent les louveteaux, en particulier lors du pré-sevrage, lorsqu'ils sont absents des sites de rendez vous la nuit et pendant de courtes périodes. Les femelles non reproductrices affichaient les taux de fréquentation les plus faible et elles voyageaient plus loin que les reproductrices, sans schéma circadien clair. Les mâles non reproducteurs présentaient un schéma quelque peu intermédiaire, en particulier après le sevrage, où ils restaient souvent près des sites de rendez vous. Globalement, nos résultats suggèrent que les aspects du comportement de reproduction du loup examinés dans la présente étude dans les milieux anthropisés étaient globalement similaires à ceux observés dans des zones plus naturelles (par exemple, Schmidt et al., 2008; Tsunoda et al., 2009; Ruprechtet et al. 2009). , 2012; Ausband et al., 2016), et fournissent des informations pouvant être utiles à la gestion de la conservation.

Les dates de parturition observées chez trois femelles reproductrices étudiées sont en grande partie conformes aux informations obtenues au Portugal (Moreira, 1992; Petrucci-Fonseca, 1990), mais elles sont assez tardives par rapport à celles enregistrées ailleurs dans la région holarctique. Par exemple, les dates de naissance allaient de février à mi-avril aux latitudes comprises entre 34° et 47°N en Amérique du Nord (Mech, 2002; Ruprecht et al., 2012), et de la mi-février à la mi-mai, en Amérique latine entre 49° et 53° ans en Pologne (Schmidt et al., 2008; Tsunoda et al., 2009). Les résultats pour le Portugal peuvent donc être considérés comme surprenants, car les naissances devraient se produire plus tôt dans les régions telles que nos basses latitudes (41° – 42°N) et avec des hivers doux (Mech, 2002, 1970). Les raisons en sont incertaines, mais cela peut être une conséquence des différences dans les modèles temporels de disponibilité alimentaire, car la période de lactation exigeante sur le plan énergétique coïncide généralement avec la période d'abondance maximale des proies (Asa et Valdespino, 1998; Durant et al., 2007; Fuller et Sievert, 2001). Dans le nord-ouest du Portugal, les loups se nourrissent principalement de chevaux et de bovins en liberté (Vos, 2000; Álvares et al., 2015), de sorte que la reproduction peut être ajustée à la fin

du printemps – été au pic d'abondance d'adultes et jeunes animaux dans les pâturages en zones de montagne (Abarzuza, 2013; Rio-Maioret et autres, 2006; Vos, 2000). Cette hypothèse est provisoire étant donné le faible nombre de naissances enregistrées dans notre étude et ailleurs au Portugal (Moreira, 1992; Petrucci-Fonseca, 1990), nécessitant des données supplémentaires pour évaluer la cohérence des profils observés.

Les déplacements au cours de la saison d'élevage des petits entre les tanières natales et un ou plusieurs sites de rendez-vous, tels que ceux observés dans notre étude, constituent un comportement commun et bien connu des loups (Packard, 2003). Les raisons de ce comportement sont multiples, mais au moins dans certains cas, ils peuvent être liés à la survenue d'événements de perturbation (Ballard et et al., 1987; Chapman, 1977; Habib et Kumar, 2007; Thiel et al., 1998; Argue et al., 2008; Person et Russell, 2009; Nonaka , 2011; Sidorovich et al., 2017). Les changements peuvent également refléter les besoins des louveteaux qui évoluent avec l'âge, de leur développement musculaire et de leur mobilité (Thiel et al., 1998; Packard, 2003; Frame et al., 2007; Habiband Kumar, 2007), incitant ainsi les adultes à se déplacer vers des sites plus appropriés pour répondre à ces besoins (Ciucci et al., 1997; Kumar, 1998; Mech et al., 1999). Les facteurs supplémentaires impliqués dans les déplacements peuvent inclure le suivi de la disponibilité des proies, des conditions environnementales, de l'abondance d'insectes, de l'entretien des terriers et des caractéristiques des tanières (terriers de surface et terriers) (Ciucci et al., 1997; Sidorovich et al., 2017). Dans notre étude, au moins un déplacement entre deux sites a probablement été provoqué par une perturbation (femelle reproductrice 4361), comme cela s'est produit juste après un incendie provoqué par des humains qui ont brûlé à proximité de la tanière natale (environ 0,25 km). Un autre cas de changement de site de RDV (femelle reproductrice 4363B) impliquait un déplacement d'une tanière natale située très près d'une route goudronnée (environ 0,5 km), juste après la mort de deux louveteaux lors d'une collision automobile (Rio-Maior et al., 2011). Encore un troisième cas, cependant, était probablement lié à des interactions intraspécifiques plutôt qu'à une perturbation, et il était associé à l'événement de **métissage** observé en 2013. La femelle 11 535 qui s'est reproduit dans une seconde tanière a déplacé ses louveteaux âgés de moins de 4 semaines vers la tanière principale de la meute, située à environ 4 km, facilitant vraisemblablement les soins coopératifs des compagnons de meute fréquentant ce site. Ces deux femelles reproductrices ont été génétiquement identifiées à l'aide d'une analyse de parenté (Pacheco et al., 2016), ce qui conforte l'idée selon laquelle la reproduction multiple peut être favorisée par une parenté génétique proche entre les membres de la meute (Mech et Boitani et al., 2003). Pris ensemble, ces résultats suggèrent que les perturbations d'origine humaine peuvent jouer un rôle dans le déplacement du site d'origine dans certaines circonstances, comme cela a déjà été signalé dans des études précédentes. Néanmoins, l'importance de ce facteur sur la population de loups doit être évaluée au moyen de recherches ultérieures, car d'autres études n'ont pas révélé d'effets négatifs importants des changements associés à la présence humaine sur le succès de la reproduction et la survie des petits (Thiel et al., 1998; Frame et al. , 2007; Person et Russell, 2009).

Les femelles reproductrices ont montré d'importants changements temporels dans les schémas de déplacement, une utilisation du budget espace-temps largement conforme aux schémas observés ailleurs et probablement liés aux comportements associés à la parturition et à l'élevage des jeunes (Ballard et al., 1991; Schmidt et al., 2008; Ruprecht et al., 2012; Ausband et al., 2016). Peu de temps après la mise bas, les mouvements des femelles reproductrices ont soudainement chuté et, tout au long du pré-sevrage (environ 2 mois), elles sont restées près du lieu de résidence pendant plus de 70% du temps, probablement en raison de la nécessité d'allaiter les louveteaux, de les tenir au chaud et de les garder propre (Packard, 2003). Au cours de cette période, les mouvements des femelles reproductrices ont été en grande partie limités à environ 2 km des sites de RDV et les absences des sites de RDV ont été observées principalement la nuit, lorsque les perturbations potentielles humaines pour les louveteaux et les loups adultes étaient probablement au plus bas (Vilà et al., 1995, Theuerkauf et al., 2003*a*, *b*). La femelle 11 1135 constituaient une exception à cette tendance générale, car elle restait moins de temps sur le site et ne montraient aucune trace d'absences circadienne, probablement parce qu'elles étaient inexpérimentées (les mesures du mamelon à la capture indiquaient qu'elle n'avait jamais élevé auparavant) et qu'elle était impliqué dans un cas d'élevage multiple dans le même groupe. Les distances parcourues par les femelles reproductrices ont augmenté un peu plus d'un mois après la mise bas, et la proportion de temps passé sur les sites de RDV est tombée à 30–40% après le sevrage, avec des absences beaucoup plus longues, de nuit comme de jour. Cela a probablement été une conséquence du fait que les louveteaux sont progressivement devenus moins dépendants de leur mère, permettant ainsi aux femelles reproductrices de reprendre progressivement leurs habitudes d'activité normale (Packard, 2003; Ruprecht et al., 2012).

Des tendances similaires ont été rapportées chez d'autres carnivores sociaux (Courchamp et al., 2002), reflétant probablement l'importance de la chasse par des femelles reproductrices expérimentées pour l'alimentation des jeunes et, finalement, pour leur survie (Mech et Boitani et al., 2003). Cependant, il convient de noter que les surfaces utilisées ont augmenté lentement au cours des cinq mois qui ont suivi la mise bas et ont à peine atteint les niveaux précédents, les femelles reproductrices ayant encore tendance à limiter leurs déplacements à moins de 2 km des sites de RDV. Ce comportement maternel peut être lié aux besoins de protection des jeunes, qui peuvent être plus prononcés dans les paysages potentiellement perturbés par l'homme.

Les loups non reproducteurs fréquentaient généralement beaucoup moins les sites de RDV que les femelles reproductrices, et ils présentaient des tailles de domaines vitaux toujours plus grandes, sans variation nette au cours de la période de reproduction ou du cycle circadien (Zimmermann et al., 2014). Les taux de fréquentation des quatre femelles non reproductrices suivis dans notre étude (moyenne ≈14%) étaient les plus faible jamais enregistrés, tant

au moment du sevrage (23% à 37%) (Ausband et et al., 2016; Ballard et al., 1991; Schmidt et al., 2008; Ruprecht et al., 2012) que du post-sevrage (18%; Ruprecht et al., 2012). Cependant, il y avait des variations considérables entre les individus, des femelles non reproductrices fréquentant très rarement les sites de RDV (4365B et 11 700; taux d'assiduité de 8%), tandis que d'autres affichaient des taux d'assiduité plus élevés, contribuant probablement à l'élevage des petits (4364C et 9371 ; ≈20%). Les taux de présence des mâles non reproducteurs (15,2–46,2%) étaient généralement plus élevés que ceux des autres études (8-16%; Ballard et al., 1991; Ruprecht et al., 2012), ce qui peut indiquer au moins que certains individus participent également à l'élevage des jeunes. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que certains mâles et femelles non reproducteurs ont peut-être participé à l'effort reproductif de la meute, bien que beaucoup moins que les femelles reproductrices, bien que de faibles échantillons empêchent la généralisation, nécessitant des recherches plus poussées pour comprendre le rôle des aides et des mâles reproducteurs dans la reproduction de loups vivant dans des milieux anthropisés.