

# Utilisation de l'espace et sélection de l'habitat par les loups rouges (*Canis rufus*) résidents et de passage



## Résumé

Le rétablissement des grands carnivores reste un défi car la **dynamique spatiale** complexe qui facilite la persistance des populations est mal comprise. En particulier, le rétablissement du loup rouge (*Canis rufus*), une espèce gravement menacée, a été difficile en raison de sa vulnérabilité à l'extinction due à la mortalité causée par l'homme et à l'hybridation avec les coyotes (*Canis latrans*). Par conséquent, il est important de comprendre l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat par le loup rouge pour contribuer à son rétablissement, car les aspects clés de l'écologie du loup, tels que la compétition interspécifique, la recherche de nourriture et la sélection de l'habitat, sont bien connus pour influencer la dynamique et la persistance de la population. De 2009 à 2011, nous avons utilisé la radio-télémetrie du système de positionnement global (GPS) pour quantifier l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat de troisième ordre pour les loups rouges résidents et de passage sur la péninsule d'Albemarle en Caroline du Nord orientale. La péninsule d'Albemarle était un paysage essentiellement agricole dans lequel les loups rouges maintenaient des domaines vitaux stables dans l'espace qui variaient entre 25 km<sup>2</sup> et 190 km<sup>2</sup>. À l'inverse, les loups rouges de passage ne maintenaient pas de domaines vitaux et parcouraient des zones comprises entre 122 km<sup>2</sup> et 681 km<sup>2</sup>. **L'utilisation de l'espace par les loups rouges transitoires n'était pas stable dans l'espace et présentait des schémas changeants jusqu'à ce que les loups deviennent résidents.** La sélection des habitats était similaire entre les loups rouges résidents et transitoires, les habitats agricoles étant préférés aux habitats forestiers. Cependant, les loups transitoires ont montré une sélection plus forte pour les lisières et les routes que les loups rouges résidents. Les comportements des loups de passage sont rarement rapportés dans les études de l'utilisation de l'espace et de la sélection de l'habitat en raison des limitations techniques d'observation de l'utilisation extensive de l'espace et parce qu'ils ne contribuent pas à la reproduction des populations. Dans notre étude, les loups de passage étaient des loups rouges déplacés et des jeunes disperseurs qui se disputaient un espace limité et des opportunités d'accouplement. Par conséquent, nos résultats suggèrent que la transience est probablement une stratégie importante de l'histoire de vie des loups rouges qui facilite la dynamique des **métapopulations** par des mouvements à courte et longue distance et le remplacement éventuel des résidents reproducteurs perdus par la mortalité.

## INTRODUCTION

Les populations réintroduites de grands carnivores sont fréquemment réexposées aux facteurs anthropiques initialement responsables de leur disparition, et le manque de connaissances empêche de développer des réponses de gestion efficaces pour réduire le risque d'extinction et promouvoir

les conditions de rétablissement d'une population autonome [1-4]. Par conséquent, la reconstitution des populations de carnivores reste un défi dans lequel les besoins en surface insuffisante, la perception négative du public et les politiques conçues pour favoriser le bétail ou d'autres espèces sauvages continuent d'entraver les efforts de reconstitution [4-6]. La dynamique spatiale complexe et la vie en groupe qui facilitent la persistance des populations de grands carnivores sont souvent mal comprises, sous-estimées ou simplement négligées par les gestionnaires de la faune sauvage et les écologistes [1,2,4,7]. Par exemple, les loups maximisent leur capacité de reproduction en vivant en groupe et en défendant des territoires à l'année, la taille de la meute influençant le succès de la défense territoriale [8-12]. **L'abattage par l'homme de membres essentiels (par exemple, les reproducteurs) dans les meutes est problématique pour les efforts de rétablissement car il déstabilise les structures sociales et augmente l'échec de la reproduction** [3,11-16]. Pour les loups de l'Est (*Canis lycaon*) et les loups roux (*Canis rufus*), l'augmentation des taux de mortalité d'origine humaine entraînant l'effondrement des territoires facilite l'empiètement des coyotes (*Canis latrans*) et augmente les taux d'hybridation entre coyotes et loups [3,14,16-18]. Par conséquent, le rétablissement du loup rouge, une espèce en danger critique d'extinction, a été un défi en raison de sa vulnérabilité à l'extinction par la mortalité anthropique et l'hybridation avec les coyotes [3,16,19-23].

Originaire de l'Est des États-Unis, le loup rouge a complètement disparu de son aire de répartition historique en 1980 et a été classé comme espèce menacée par le United State Fish and Wildlife Service (USFWS). Il a ensuite été réintroduit dans l'Est de la Caroline du Nord et dans le parc national des Great Smoky Mountains en 1987 et 1991, respectivement [19, 22, 24]. Bien que la réintroduction en Caroline du Nord se poursuive, la réintroduction dans le parc national des Great Smoky Mountains a été interrompue au bout de 6 ans car les loups rouges étaient incapables de maintenir des territoires à l'intérieur des limites du parc alors que la population connaissait un faible taux de survie des petits [25-26]. De même, les loups rouges de l'Est de la Caroline du Nord résident à proximité d'habitats agricoles sur des terres privées et fédérales par rapport aux grands habitats forestiers contigus disponibles dans les refuges nationaux de la faune sauvage de l'USFWS [27-30]. Par conséquent, le programme de rétablissement du loup rouge de l'USFWS (ci-après appelé programme de rétablissement) a dû faire face à des problèmes potentiels pour prédire comment la population de loups rouges se répartirait sur le paysage au fur et à mesure de son expansion, pour anticiper les contraintes logistiques et sociales (c'est-à-dire les conflits avec les propriétaires terriens et les chasseurs) et pour comprendre les interactions entre les loups rouges et les coyotes.

Les études précédentes sur l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat par les loups rouges ont rapporté des domaines vitaux variant entre 10 et 150 km<sup>2</sup>, comprenant principalement des habitats agricoles [27-30]. Cependant, les études précédentes ne se sont concentrées que sur les schémas d'utilisation de l'espace des loups rouges résidents, n'ont pas analysé l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat ensemble, et ont souffert de la petite taille des échantillons. Par exemple, Hinton et Chamberlain [27] ont seulement évalué la taille des domaines vitaux et l'utilisation de l'habitat par 2 meutes de loups rouges pendant l'élevage des petits, alors que Chadwick et al. [28] ont observé les domaines vitaux annuels de 4 loups mâles. De plus, Dellinger et al. [29] n'ont mesuré que la sélection de l'habitat par les loups rouges résidents et Karlin et al. [30] ont mesuré la sélection de l'habitat en utilisant les données obtenues par ses collier-radio VHF collectés lors de vols de télémétrie diurnes (09h00-12h00). Il est important de comprendre les schémas d'utilisation de l'espace et de sélection de l'habitat des loups rouges résidents car les résidents constituent la partie reproductive de la population. Cependant, la dynamique spatiale de la population réintroduite

est composée de loups rouges résidents qui ont des compagnons et entretiennent des meutes et de **loups transitoires** qui sont des individus solitaires à la recherche de territoires et d'opportunités d'accouplement. Par conséquent, notre connaissance actuelle des modes d'utilisation de l'espace par les loups rouges est incomplète en raison de l'exclusion des loups rouges transitoires des études précédentes. En effet, l'existence **d'individus transitoires** est connue dans les populations de coyotes [31-33], de loups de l'Est [17] et de loups gris [34-37], mais leur capacité à traverser de vastes zones rend leur suivi et leur étude difficiles sans système de positionnement global (GPS) et sans technologie satellitaire [33]. Malgré ces difficultés, il est reconnu que la mobilité joue un rôle fonctionnel dans la dynamique de population de loups par l'émigration et le remplacement des résidents reproducteurs perdus par la mortalité [3,12-13,15,36].

Hinton et al. [33] ont rapporté l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat de coyotes sympatriques avec des loups rouges dans l'Est de la Caroline du Nord. Comme les loups, les coyotes de passage ont été observés en train de remplacer les résidents reproducteurs perdus par la mortalité [33]. Par conséquent, Hinton et al. [33] ont suggéré que la **transience** était une stratégie importante du cycle de vie facilitant la dynamique des **métapopulations** de coyotes par la dispersion et le **remplacement des résidents reproducteurs**. En effet, Hinton et al. [3] ont rapporté une augmentation de l'empiètement des coyotes et du remplacement des loups rouges résidents après que les loups reproducteurs résidents aient été tués par les humains. Bien que les loups rouges présentent des schémas d'accouplement assortatifs [16,38], les coyotes étaient capables de s'associer par paires avec des loups rouges survivants lorsqu'aucun loup transitoire n'était disponible pour empiéter sur les territoires perturbés par la mortalité anthropique [3]. Par conséquent, la formation de couples avec des coyotes par des loups rouges survivants a permis de former des couples reproducteurs congénères qui se sont hybridés [3,22,33]. Par conséquent, la capacité des loups rouges à récupérer des territoires de reproduction est probablement fonction du nombre d'individus de passage traversant le paysage à la recherche d'opportunités d'accouplement. Le fait d'avoir moins de loups dans la zone de récupération du loup rouge a créé des opportunités pour les coyotes de remplacer les loups perdus à cause de la mortalité due à l'homme par empiètement [3].

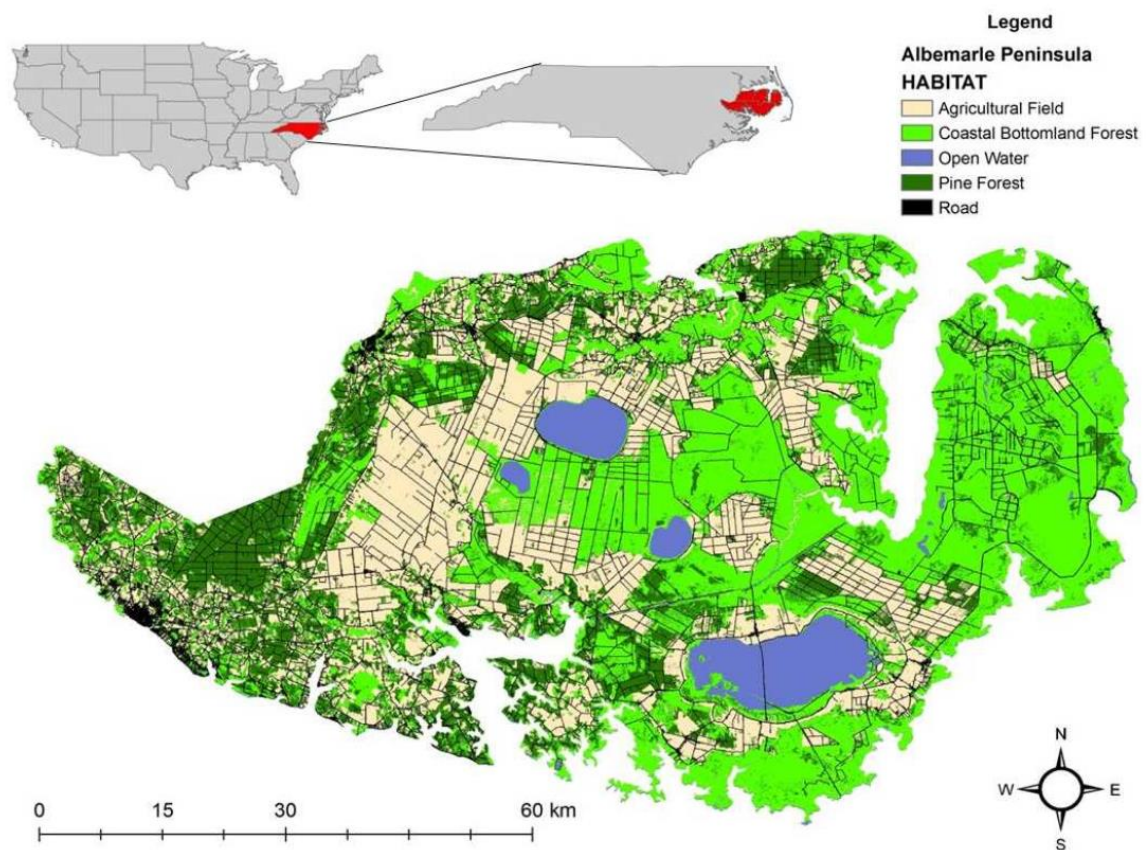
Notre compréhension de la façon dont la population de loups rouges réintroduite dans l'Est de la Caroline du Nord s'est répartie dans le paysage et a utilisé l'habitat disponible est restée incomplète car les études examinant l'écologie de l'utilisation de l'espace par les loups rouges étaient limitées. Afin d'améliorer notre compréhension des besoins spatiaux du loup rouge, nous avons étudié les schémas d'utilisation de l'espace et de sélection de l'habitat par les loups résidents et transitoires et examiné leurs implications pour le rétablissement du loup rouge. Pour ce faire, nous avons quantifié la taille des zones utilisées par les loups rouges résidents et de passage et décrit les habitats composant ces zones. Nous avons ensuite comparé les différences dans la sélection de l'habitat par les loups rouges résidents et transitoires en développant des **fonctions de sélection des ressources** (RSF) pour prévoir et cartographier la probabilité relative d'utilisation de l'habitat par les loups.

## MATERIEL ET METHODES

### Zone d'étude

Notre zone d'étude était située sur la péninsule d'Albemarle, dans l'Est de la Caroline du Nord, où la population de loups rouges réintroduite s'est rétablie (Fig. 1). La zone de récupération du loup

rouge (ci-après zone de récupération) s'étendait sur environ 6 000 km<sup>2</sup> de terres fédérales, étatiques et privées et comprenait 5 comtés (Beaufort, Dare, Hyde, Tyrrell et Washington). Le paysage de la zone de rétablissement se composait d'une matrice de cultures agricoles en rangs et de forêts de fond (Fig. 1). Les cultures agricoles (c'est-à-dire le maïs, le coton, le soja, le blé d'hiver) représentaient environ 30% du couvert végétal au printemps et en été. Après la récolte des cultures au début de l'automne, les champs agricoles sont restés stériles pendant l'automne et l'hiver. Les forêts de pins (*Pinus* spp.) gérées représentaient environ 15% de la couverture végétale. Les autres principaux types de couverture végétale étaient les forêts de fond côtières et les pocosins (35%), les terres humides herbacées et les marais d'eau salée (5%) et d'autres communautés végétales mineures (10%). Environ 5% de la zone de rétablissement est constituée d'eaux libres telles que des lacs, des rivières et des ruisseaux. La variabilité de l'altitude sur la péninsule Albemarle était mineure et se situait entre 0 et 50 m. Le climat était représentatif du milieu de l'Atlantique et comprenait quatre saisons complètes (printemps, été, automne et hiver), d'une durée presque égale, avec des moyennes annuelles de précipitations allant de 122 à 132 cm. Les étés étaient chauds et humides avec des températures allant de 27°C à 38°C alors que les hivers étaient relativement frais avec des températures allant de -4°C à 7°C.



**Fig. 1.** Carte de la péninsule d'Albemarle au nord-Est de la Caroline du Nord avec les principaux types d'habitats pendant la période 2009-2011

### Capture et suivi

Le programme de rétablissement de l'USFWS a effectué un piégeage annuel pour capturer et marquer par radio les loups rouges juvéniles et adultes pour le suivi et la gestion à long terme de la population réintroduite [23,39-40]. Nous avons participé aux efforts de piégeage annuels de 2009 à 2011 afin de déployer des colliers émetteurs GPS sur les loups rouges. **Au cours de cette période, le programme de rétablissement a suivi annuellement 83-94 loups rouges porteurs de colliers radio**

dans 16-17 meutes [3,23,40]. Chaque année, 10 à 15 loups rouges radio-identifiés qui n'étaient pas associés à des meutes ou à des couples reproducteurs connus étaient supposés être de passage (par exemple, en train de se disperser) [41]. Le loup rouge est inscrit sur la liste des espèces en danger critique d'extinction de la loi Américaine sur les espèces en danger (ESA) et de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN). Nous avons donc opéré dans le cadre d'un accord de coopération avec le programme de rétablissement de l'USFWS pour piéger et manipuler les loups rouges. Nos méthodes de capture, de manipulation et de traitement des loups rouges étaient en coopération et en concordance avec l'USFWS, approuvées par le Louisiana State University Agricultural Institutional Animal Care and Use Committee (numéro de protocole AE2009-19) et conformes aux directives recommandées par l'American Society of Mammalogists [42]. L'autorisation d'accéder à des terres privées pour le piégeage a été accordée en vertu de protocoles d'accord (MOA) entre les propriétaires individuels et le Recovery Program et, en l'absence de MOA, nous avons reçu la permission de piéger des propriétaires.

De 2009 à 2011, nous avons capturé des loups rouges à l'aide de pièges à cale-pieds rembourrés (Victor no. 3 Soft-catch, Lititz, Pennsylvania, USA) d'octobre à mai. Les loups rouges étaient généralement attachés à l'aide d'une perche, d'une muselière et d'entraves. Bien que la plupart des loups rouges n'aient pas été anesthésiés, certains ont été immobilisés chimiquement par une injection intramusculaire de kétamine HCl et de xylazine HCl afin d'inspecter l'intérieur de la gueule pour détecter d'éventuelles blessures. Les loups rouges ont été sexés, mesurés et pesés. L'âge et la confirmation génétique des loups rouges capturés étaient connus si les individus portaient une étiquette à transpondeur intégré passif (PIT) sous-cutanée insérée dans l'animal lors des enquêtes annuelles sur les tanières suspectes de loups rouges [23,39,43]. L'âge des individus sans étiquette PIT a été estimé par l'usure des dents [44-45], et un échantillon de sang a été prélevé pour l'identification génétique. Nous avons classé les loups rouges âgés de 2 ans comme adultes, ceux âgés de moins de 2 ans mais d'un an comme juvéniles, et ceux âgés de moins d'un an comme louveteaux. Avant de les relâcher sur les sites de capture d'origine, nous avons équipé les loups rouges adultes et juvéniles d'un collier radio GPS sensible à la mortalité (Lotek 4400S, Newmarket, Ontario, Canada) qui enregistrait une position toutes les 5 heures selon un horaire tournant de 24 heures tout au long de l'année.

Le programme de rétablissement a surveillé les loups rouges porteurs de colliers radio 2 fois par semaine à partir d'avions afin d'identifier et de surveiller les territoires dans la zone de rétablissement [23]. Nous avons identifié les couples résidents de loups rouges comme étant des individus porteurs de colliers radio en âge de se reproduire (2 ans), associés l'un à l'autre dans le temps et l'espace et défendant un territoire pendant 4 mois en tant que paire reproductrice [3,33]. Les biologistes du programme de rétablissement ont confirmé le statut de couple reproducteur au cours de l'étude des tanières au printemps en localisant les tanières et les lits de jour des femelles marquées par radio pour vérifier et obtenir le nombre de petits pour chaque couple reproducteur marqué par radio [23,39-40,46-47]. Nous avons également classé les juvéniles non dispersés équipés de colliers émetteurs comme résidents. Afin de réduire l'autocorrélation, nous n'avons utilisé qu'un seul loup rouge équipé d'un collier radio GPS par meute connue et nous n'avons utilisé que des juvéniles non dispersés lorsque les couples reproducteurs résidents n'étaient pas équipés de colliers radio GPS. Nous avons classé les loups rouges porteurs de collier radio comme transitoires lorsqu'ils étaient solitaires et non associés à d'autres individus porteurs de collier radio et qu'ils se déplaçaient de façon **nomade** dans toute la zone de récupération.

## RESULTATS

De 2009 à 2011, nous avons suivi 35 loups rouges équipés de collier-radio GPS. Au moment de la capture, 29 loups rouges étaient des résidents connus et 6 étaient des transitoires connus ; 9 loups ont changé de statut au cours de l'étude. Par conséquent, nous avons acquis des données sur l'espace et la sélection de l'habitat de 32 résidents et 11 transitoires. Parmi les 11 transitoires, 5 étaient des résidents qui sont devenus transitoires, tandis que 4 étaient des transitoires qui sont devenus résidents. Deux individus de passage n'ont pas changé de statut au cours de l'étude. La masse corporelle moyenne et l'âge des loups rouges suivis étaient de  $27,1 \text{ kg} \pm 0,4$  et de  $3,1 \text{ ans} \pm 0,2$ , respectivement, dans lesquels la masse ( $t_{29} = 0,181$ ,  $P = 0,857$ ) et l'âge ( $t_{29} = 0,458$ ,  $P = 0,650$ ) des résidents ne différaient pas des transitoires (Tableau 1). Les domaines vitaux ( $25,0 \text{ km}^2$ - $190,0 \text{ km}^2$ ;  $t_{65} = 0,461$ ,  $P = 0,647$ ) et les zones centrales ( $1,9 \text{ km}^2$ - $30,5 \text{ km}^2$ ;  $t_{65} = 0,062$ ,  $P = 0,951$ ) des résidents ne différaient pas entre les saisons (Tableau 1). Nous n'avons pas non plus détecté de différence saisonnière dans les aires de passage ( $122,3 \text{ km}^2$ - $680,8 \text{ km}^2$ ;  $t_{12} = 0,157$ ,  $P = 0,878$ ) et les zones de contournement ( $8,9 \text{ km}^2$ - $120,0 \text{ km}^2$ ;  $t_{12} = 0,113$ ,  $P = 0,912$ ; Tableau 1).

**Tableau 1.** Masse corporelle moyenne ( $\pm$  SE), âge et utilisation de l'espace par les loups rouges résidents et de passage dans le nord-Est de la Caroline du Nord entre 2009 et 2011

Red wolf status	Mean mass (kg)	Mean age (yr)	Size of area used (km <sup>2</sup> )					
			Growing <sup>1</sup>		Harvest <sup>2</sup>		Composite <sup>3</sup>	
			95% <sup>4</sup>	50% <sup>5</sup>	95%	50%	95%	50%
Resident	27.2 ± 0.5	3.0 ± 0.2	73.3 ± 8.5	9.1 ± 1.4	67.8 ± 8.3	9.0 ± 1.6	68.4 ± 7.5	8.7 ± 1.3
Transient	26.8 ± 0.8	3.5 ± 0.4	277.9 ± 80.7	27.3 ± 14.5	260.7 ± 66.1	29.3 ± 8.6	319.2 ± 57.3	32.8 ± 10.8

<sup>1</sup>L'utilisation de l'espace en saison de croissance a été définie comme les zones utilisées de mars à août.

<sup>2</sup>L'utilisation de l'espace pendant la saison des récoltes a été définie comme les zones utilisées de septembre à février.

<sup>3</sup>L'utilisation combinée de l'espace a été définie comme la surface totale utilisée.

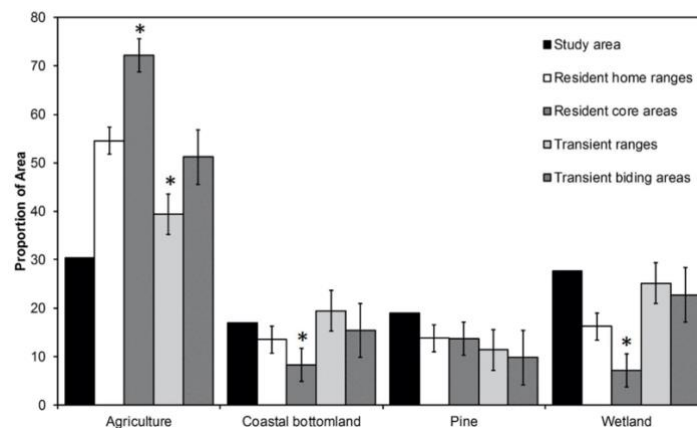
<sup>4</sup>Contour de probabilité de 95% calculé à partir des modèles dynamiques de mouvements de pont brownien utilisés pour estimer la taille des domaines vitaux résidents et des domaines transitoires.

<sup>5</sup>Contour de probabilité de 50% calculé à partir des modèles dynamiques de mouvement des ponts browniens utilisés pour estimer la taille des zones centrales des résidents et des zones de transit.

L'espace utilisé par les loups rouges se composait principalement de champs agricoles, de forêts côtières, de forêts de pins et de zones humides (Fig. 2). Bien que nous n'ayons détecté aucune différence dans la proportion de forêts de pins dans les domaines vitaux des résidents, les zones centrales, les domaines transitoires et les zones de transit ( $F_{3,68} = 0,336$ ,  $P = 0,799$ ), nous avons détecté des différences dans la proportion d'agriculture, de forêts de fond côtières et de zones humides (Fig. 2). **Premièrement**, l'agriculture est proportionnellement plus présente dans les zones centrales résidentes que dans les domaines vitaux résidents, les domaines transitoires et les zones de transit ( $F_{3,68} = 6,034$ ,  $P \leq 0,001$ ). **Deuxièmement**, les forêts de fond côtières sont proportionnellement plus présentes dans les domaines transitoires que dans les domaines vitaux des résidents, les zones centrales des résidents et les zones de transit, alors que les zones centrales des résidents sont proportionnellement moins composées de forêts de fond côtières que les domaines vitaux des résidents, les domaines transitoires et les zones de transit ( $F_{3,68} = 2,882$ ,  $P = 0,042$ ). Enfin, les zones centrales résidentes contenaient proportionnellement moins de zones humides que les domaines vitaux, les domaines transitoires et les zones de transit (Fig. 2;  $F_{3,68} = 4,737$ ,  $P = 0,005$ ).

Nous avons détecté des différences dans la sélection de l'habitat entre les loups rouges résidents et les loups rouges de passage, ce qui confirme que les comportements associés à la résidence et au

passage affectent la sélection des ressources (Tableaux 2 et 3). Les modèles globaux expliquent le mieux la sélection de troisième ordre pour les loups rouges résidents et transitoires (Tableau 4). À l'exception de la forêt de pins, toutes les autres covariables étaient des prédicteurs importants de l'occurrence transitoire dans laquelle les transitoires choisissaient l'agriculture, les zones humides, les lisières et les routes, et évitaient les forêts côtières de fond (Tableau 5). À l'exception des lisières, toutes les autres covariables étaient des prédicteurs importants de l'occurrence résidente, les résidents choisissant l'agriculture, les forêts de pins, les zones humides et les routes. Par rapport aux animaux de passage, les loups rouges résidents ont montré une plus grande sélection pour les forêts de pins et une plus faible sélection pour les lisières et les routes (Tableau 5). La validation de notre modèle a permis de classer correctement 82% et 81% des lieux de résidence et de passage, respectivement. Les différences dans la sélection de l'habitat entre les résidents et les animaux de passage ont révélé une hétérogénéité spatiale substantielle dans les probabilités d'utilisation de l'habitat dans la zone de récupération (Figures 3 et 4) malgré leurs affinités générales pour une couverture végétale similaire.



**Fig. 2.** Disponibilité de l'habitat et proportions de l'espace utilisé par les loups rouges résidents et de passage dans le nord-Est de la Caroline du Nord au cours de la période 2009-2011. Les astérisques au-dessus des barres représentent les différences statistiques entre les zones au sein des classes d'habitat ( $P < 0,05$ , test de Tukey). Les proportions de la zone d'étude sont indiquées à titre de référence

**Tableau 2.** Comparaison de l'ajustement du modèle entre le modèle nul (aucune caractéristique du paysage) et les modèles avec et sans interactions du statut (1 = résident, 0 = transitoire), utilisés pour tester les hypothèses sur la sélection des ressources de 3<sup>ème</sup> ordre du loup rouge dans l'Est de la Caroline du Nord, 2009-2011

Models	k	DIC	ΔDIC	Conclusions
Interactions (status × each landscape feature <sup>1</sup> )	14	170 700	0.00	Interactions strongly supported
No interactions (landscape features only)	8	171 359	659	
Null	2	176 973	6 273	

Les valeurs des critères d'information de déviance (DIC), les différences entre les DIC d'un modèle donné et la conclusion concernant le soutien du terme d'interaction sont illustrées.

<sup>1</sup>Distance par rapport à l'agriculture, à la forêt de pins, aux zones humides, à la forêt côtière de fond, à la lisière agriculture-forêt et aux routes

## DISCUSSION

La capacité des loups rouges à persister dans l'Est de la Caroline du Nord dépendra en partie des modèles d'utilisation de l'espace qui leur permettront de naviguer et de s'adapter à des environnements divers et dynamiques, dans lesquels la dynamique de la population est facilitée par les individus résidents et transitoires par le biais de la compétition pour l'espace et les partenaires [3,12-13,15,36]. Comme pour la population de coyotes sympatriques [33], les individus de passage représentent une proportion significative de la population de loups rouges (environ 30%). Les mesures corporelles des loups rouges échantillonnés dans le cadre de cette étude étaient conformes

à celles rapportées par Hinton et Chamberlain [43] et nous n'avons constaté aucune différence d'âge et de taille entre les loups de passage et les résidents, probablement parce que les loups de passage étaient composés de jeunes loups rouges en dispersion et de loups rouges plus âgés déplacés. De nombreux loups rouges se dispersent entre l'âge de 1 et 2 ans [41]. **Cependant, les loups résidents perdent des territoires lorsque les couples reproducteurs et les meutes sont perturbés par des causes naturelles (c'est-à-dire des maladies et des conflits intraspécifiques) et anthropiques** (c'est-à-dire des collisions de véhicules et des décès par balle) [3,23]. Par conséquent, les loups rouges déplacés plus âgés étaient également en compétition avec les jeunes loups dispersés pour de nouveaux compagnons et territoires. Par exemple, nous avons observé 3 cas dans lesquels des loups rouges résidents reproducteurs ont été déplacés de territoires établis et sont devenus des animaux de passage après que leurs compagnons soient morts de facteurs anthropiques. Deux de ces résidents ont rétabli leur territoire ailleurs, tandis qu'un autre est mort pendant la période de transition. De plus, 2 loups rouges ont abandonné leurs territoires et sont devenus transitoires après avoir contracté la gale sarcoptique (*Sarcoptes* spp.), et les deux loups sont morts pendant la transition.

**Tableau 3.** Résumé des résultats du modèle bayésien de sélection des ressources à effet mixte avec interaction du statut (résident = 1, transitoire = 0) pour les loups rouges de l'Est de la Caroline du Nord entre 2009 et 2011

Model variables	$\beta$	95% HPD
Intercept	<b>-1.367</b>	-1.481, -1.270
Agriculture	<b>-0.362</b>	-0.399, -0.323
Coastal bottomland forest	<b>0.140</b>	0.054, 0.218
Pine	0.033	-0.024, 0.086
Wetland	<b>-0.223</b>	-0.297, -0.148
Edge	<b>-0.407</b>	-0.494, -0.323
Road	<b>-0.231</b>	-0.275, -0.187
Agriculture × status	<b>-0.466</b>	-0.518, -0.415
Coastal bottomland forest × status	<b>0.138</b>	0.054, 0.223
Pine × status	<b>-0.202</b>	-0.264, 0.137
Wetland × status	0.092	0.019, 0.174
Edge × status	<b>0.391</b>	0.288, 0.476
Road × status	<b>0.155</b>	0.106, 0.201

Les coefficients  $\beta$  sont indiqués avec les intervalles crédibles inférieurs et supérieurs à 95% de la plus haute densité postérieure (HPD). Les effets significatifs apparaissent en gras. Les coefficients des termes d'interaction reflètent ceux des loups rouges résidents par rapport aux loups rouges transitoires. Toutes les variables sont basées sur la distance à chaque élément du paysage (c'est-à-dire que les valeurs négatives de  $\beta$  indiquent une plus grande proximité des loups rouges à un élément du paysage par rapport aux emplacements aléatoires, représentant ainsi une sélection pour cet élément)

**Tableau 4.** Résumé des modèles bayésiens de sélection des ressources à effets mixtes permettant de prédire l'utilisation de l'habitat par le loup rouge sur la base de 5 modèles candidats correspondant à différentes hypothèses de caractéristiques du paysage affectant potentiellement la sélection de l'habitat de 3<sup>ème</sup> ordre par les loups rouges transitoires et résidents dans le nord-Est de la Caroline du Nord, 2009-2011

Status	Model <sup>1</sup>	k	DIC	$\Delta$ DIC
Transient	Global model (AG+CB+ED+PI+RD+WL)	8	20 817	0
	No forests (AG+ED+RD+WL)	6	20 827	10
	No wetlands (AG+CB+ED +PI +RD)	7	20 845	28
	No linear features (AG+CB+PI+WL)	6	21 006	189
	No agriculture (CB+ED+PI +RD+WL)	7	21 234	417
Resident	Global model (AG+CB+ED+PI+RD+WL)	8	149 870	0
	No linear features (AG+CB+PI+WL)	6	149 935	65
	No wetlands (AG+CB+ED+PI +RD)	7	149 974	104
	No forests (AG+ED+RD+WL)	6	150 541	671
	No agriculture (CB+ED+PI+RD+WL)	7	153 002	3132

Les valeurs des critères d'information sur la déviance (DIC) et les différences entre le DIC d'un modèle donné et le modèle le plus solidement étayé ( $\Delta$ DIC) pour chaque modèle considéré sont indiquées.

<sup>1</sup>AG = agriculture, CB = forêt côtière de fond, ED = lisière agriculture-forêt, PI = forêt de pins, RD = routes, WL = zones humides

**Tableau 5.** Estimations des paramètres des modèles bayésiens de sélection des ressources à effets mixtes pour les loups rouges transitoires et résidents dans l'Est de la Caroline du Nord entre 2009 et 2011

Status	Model variables	$\beta$	95% HPD
Transient	Intercept	<b>-1.283</b>	-1.529, -1.025
	Agriculture	<b>-0.653</b>	-0.725, -0.582
	Coastal bottomland forest	<b>0.114</b>	0.052, 0.180
	Pine	0.037	-0.030, 0.096
	Wetland	<b>-0.190</b>	-0.254, -0.119
	Edge	<b>-0.391</b>	-0.476, 0.319
Resident	Road	<b>-0.322</b>	-0.388, -0.256
	Intercept	<b>-1.405</b>	-1.508, -1.302
	Agriculture	<b>-0.662</b>	-0.686, -0.638
	Coastal bottomland forest	<b>0.284</b>	0.262, 0.307
	Pine	<b>-0.165</b>	-0.194, -0.130
	Wetland	<b>-0.134</b>	-0.134, -0.161
	Edge	-0.017	-0.049, 0.017
	Road	<b>-0.071</b>	-0.088, -0.053

Les coefficients  $\beta$  pour les modèles globaux (Tableau 4) sont représentés avec les intervalles crédibles inférieurs et supérieurs à 95% de la plus haute densité postérieure (HPD). Les effets significatifs sont indiqués en gras. Toutes les variables sont basées sur la distance par rapport à chaque élément du paysage (c'est-à-dire que les valeurs négatives de  $\beta$  indiquent une plus grande proximité des loups rouges par rapport à un élément du paysage par rapport aux emplacements aléatoires, représentant ainsi une sélection pour cet élément)

Les domaines vitaux des loups rouges résidents étaient stables dans l'espace, ne variaient pas entre les saisons et s'étendaient entre 25,0 et 190,0 km<sup>2</sup>. Étant donné que de nombreux loups rouges résidents se sont dispersés à partir de territoires natals ou ont été déplacés de territoires de reproduction, ils étaient probablement conscients des changements temporels de l'environnement avant d'établir leur résidence et ont acquis suffisamment d'espace pour répondre aux besoins variant selon les saisons et la disponibilité des ressources. Bien que les loups rouges aient une taille moyenne de domaine vital significativement plus grande (68,4 km<sup>2</sup>) que les coyotes sympatriques (27,2 km<sup>2</sup>) [33], trois loups rouges munis de colliers GPS ont maintenu des domaines vitaux plus petits (28,0, 35,7 et 55,4 km<sup>2</sup>) lorsqu'ils étaient associés à des coyotes. Hinton et al. [33] ont signalé que la taille maximale du domaine vital des coyotes dans la zone de rétablissement était de 47 km<sup>2</sup>. Sur les 32 domaines vitaux de loups rouges observés, 9 (28%) étaient inférieurs à 47 km<sup>2</sup>. Des études comparatives ont montré que la taille du domaine vital des carnivores est proportionnelle à la masse corporelle et est probablement liée aux coûts métaboliques [66-68]. En effet, on a constaté que les loups rouges vivant en couples congénères étaient principalement des femelles, qu'ils étaient physiquement plus petits et qu'ils défendaient des domaines vitaux plus petits que les loups rouges vivant en couples conspécifiques [3,69]. Hinton [69-70] a suggéré que lorsque les loups rouges et les coyotes se rapprochent en termes de taille, une utilisation similaire des proies et de l'espace peut réduire les incompatibilités comportementales entre les individus qui s'accouplent et permettre la formation réussie de couples de congénères responsables de la création d'hybrides loup rouge/coyote. L'hybridation étant une menace majeure pour la conservation et la persistance des loups de l'Est [14,18,71-72] et des loups rouges [3,16,38,21-22,73], nous suggérons que des études supplémentaires soient nécessaires pour mieux comprendre les comportements et les conditions qui permettent aux individus des populations de *Canis* de former avec succès des paires de congénères responsables de l'hybridation.

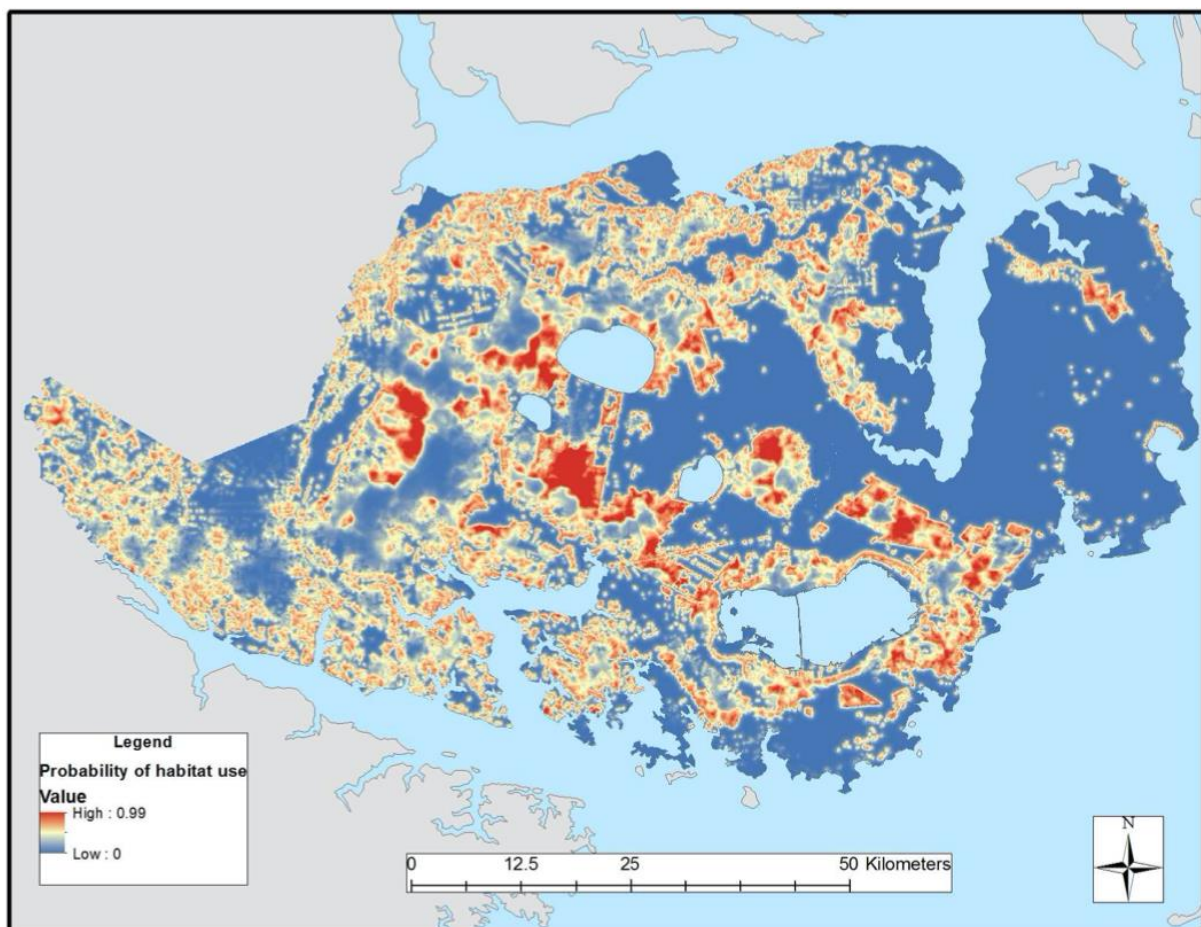
Les espaces utilisés par les loups rouges transitoires étaient instables, de grande étendue (122,3-680,8 km<sup>2</sup>) et présentaient des schémas changeants. Cependant, les loups de passage ont régulièrement effectué des déplacements localisés (c'est-à-dire des groupes d'emplacements) pendant plusieurs semaines sur une superficie moyenne de 32,8 km<sup>2</sup>, et ces zones semblaient analogues à de petits domaines vitaux tant par leur taille que par la composition de l'habitat. Nous

avons déjà observé une utilisation similaire de l'espace par des coyotes de passage et nous les avons qualifiés de zones d'évitement [33,56]. De même, nous suggérons que ce comportement peut être bénéfique à la population de loups rouges car il augmente le taux de survie des animaux de passage grâce à la familiarité des zones qu'ils parcourent et, lorsque des opportunités se présentent, ils remplacent les résidents qui meurent. Par exemple, 6 loups rouges transitoires suivis dans cette étude ont remplacé des loups rouges et des coyotes résidents qui ont été tués pendant l'étude. En effet, des travaux antérieurs sur les loups gris et les loups rouges ont suggéré que les individus plus âgés se dispersent sur de plus courtes distances en raison de leur familiarité avec la zone locale et de leur capacité à percevoir les opportunités locales [11,41]. Bien que le comportement territorial empêche les individus de passage de se reproduire, la transience est probablement un trait important qui permet aux populations de loups rouges de récupérer de l'espace et des opportunités de reproduction après avoir subi des événements de mortalité dans le paysage. Cela peut être particulièrement important pour ces populations afin d'éviter l'extinction locale et de persister à travers la dynamique des **métapopulations** [74-76].

Comme dans les études précédentes, l'utilisation de l'espace par les loups rouges était positivement associée aux habitats agricoles [27-30]. Nous avons observé que les loups rouges établissaient leurs domaines vitaux en bordure de champs agricoles et de forêts, l'intérieur (c'est-à-dire les zones centrales) comprenant proportionnellement plus d'agriculture que de forêts et de zones humides. Bien que les cultures agricoles (c'est-à-dire le blé et le maïs d'hiver) aient été privilégiées par les loups rouges comme couverture diurne pendant la saison de croissance (du printemps à l'été), les cultures récoltées au début de l'automne laissaient les champs agricoles stériles pendant les saisons de récolte (de l'automne à l'hiver). Lorsque les cultures agricoles étaient récoltées, les loups rouges se réfugiaient dans les habitats forestiers dans un rayon de 50 à 300 m des bords des champs agricoles et des routes. Après les semis d'hiver et lorsque le blé d'hiver a atteint une hauteur d'environ 0,5 m pendant la saison de croissance, les loups rouges ont abandonné les habitats forestiers et se sont abrités pendant les heures diurnes dans les champs de blé [27-28]. Lorsque le blé d'hiver a été récolté à la fin du printemps (mai et juin) et planté en coton et en soja, les loups rouges se sont déplacés vers les champs de maïs. La couverture proportionnelle de l'habitat des domaines vitaux et des domaines transitoires des loups rouges était similaire car les résidents et les transitoires ont montré une sélection similaire pour l'agriculture, les zones humides et les routes et ont évité les forêts côtières de fond. Cependant, les schémas de sélection de l'habitat différaient en ce sens que les loups rouges résidents évitaient davantage les forêts de fond côtières que les loups de passage et choisissaient les forêts de pins. Les loups rouges de passage ont fortement sélectionné les lisières et les routes. Par conséquent, les loups rouges résidents ont utilisé des habitats agricoles avec des lisières de forêt pour établir des territoires, alors que les loups rouges transitoires ont concentré leurs mouvements et leurs zones de transit à proximité de ces mêmes habitats via des réseaux routiers et des lisières (Figs. 3 et 4).

La sélection des lisières et des routes était la principale différence dans la sélection de l'habitat entre les loups rouges résidents et transitoires. De même, Hinton et al. [33] ont également observé que les coyotes sympatriques présentaient ce schéma dans la zone de récupération, les transitoires privilégiant les routes et les lisières par rapport aux résidents. Nous suggérons que l'utilisation des routes par les loups rouges de passage peut être liée à deux aspects importants de l'utilisation de l'espace par les loups rouges. Tout d'abord, les routes peuvent améliorer l'efficacité des mouvements transitoires en réduisant les coûts énergétiques liés aux déplacements et à l'utilisation extensive de l'espace qui implique souvent des manœuvres à travers des habitats inondés ou à

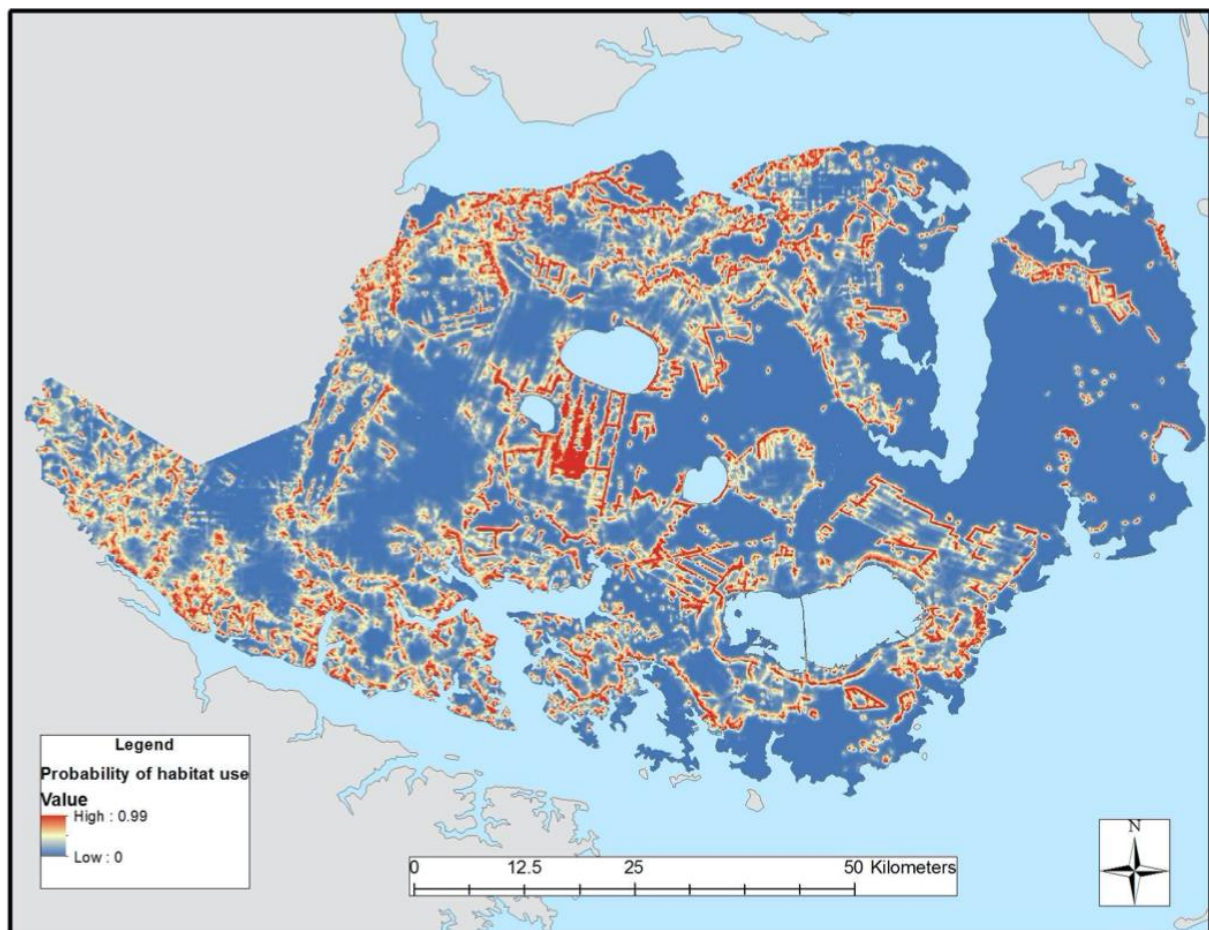
végétation dense. En outre, les routes sont généralement associées à des habitats de bordure et pourraient améliorer les possibilités de recherche de nourriture pour les animaux de passage qui sont exclus des habitats productifs présents dans les territoires résidents. **Deuxièmement**, des études antérieures ont suggéré que les routes et les corridors linéaires peuvent améliorer la ligne de vue et les sens olfactifs des loups [58-59]. Les phéromones sont largement utilisées par les animaux pour initier des interactions passives et indirectes et éviter des antagonismes physiques coûteux [77]. En effet, le marquage olfactif est un comportement fondamental des loups et des coyotes résidents pour délimiter et communiquer les frontières du territoire et éviter les interactions antagonistes [78-80]. En plus de faciliter des déplacements efficaces, nous pensons que les routes et les lisières améliorent la détection des zones occupées et vacantes par les loups rouges de passage, leur permettant d'éviter les interactions antagonistes avec les meutes résidentes. Cependant, les loups sont exposés à de plus grands risques de mortalité d'origine humaine lorsqu'ils utilisent les routes [60] et cette relation doit être évaluée plus en détail pour les loups rouges.



**Fig. 3.** Probabilité relative de sélection de l'habitat de 3<sup>ème</sup> ordre par les loups rouges résidents dans la péninsule d'Albemarle, dans l'Est de la Caroline du Nord, entre 2009 et 2011

Idéalement, lorsque la mort des loups rouges reproducteurs crée des vides dans le paysage, les loups rouges transitoires ou les individus non reproducteurs des meutes voisines acquièrent les territoires vacants. Comme les meutes de loups rouges et de coyotes maintiennent des territoires exclusifs, les loups rouges résidents sont capables d'exclure les coyotes des zones qu'ils occupent [21]. En effet, Gese et Terletzky [21] ont rapporté que tous les déplacements de canidés étaient unidirectionnels, les loups rouges les plus grands déplaçant les coyotes et les hybrides les plus petits et non l'inverse. L'objectif des efforts de rétablissement était de faire en sorte que tous les couples reproducteurs de

Canis dans la zone de rétablissement soient des loups rouges [22]. Pour y parvenir, le plan de gestion adaptative du loup rouge a été mis en œuvre pour minimiser l'hybridation en surveillant les couples reproducteurs de loups rouges et de coyotes dans toute la zone de rétablissement, et en remplaçant les coyotes et les hybrides par des loups rouges jusqu'à ce que la péninsule d'Albemarle soit saturée de meutes de loups rouges [20-22]. Dans ce contexte, la présence et l'utilisation de l'espace par les animaux de passage ont un effet profond sur le rétablissement des loups rouges, car ils peuvent remplacer les résidents disparus et empêcher l'empiètement des coyotes dans la zone de rétablissement.



**Fig. 4.** Probabilité relative de sélection de l'habitat de 3<sup>ème</sup> ordre par les loups rouges en transit dans la péninsule d'Albemarle, dans le nord-Est de la Caroline du Nord, entre 2009 et 2011

Des auteurs précédents ont exprimé leur inquiétude quant au fait que les coyotes continueraient à être une menace persistante pour le rétablissement du loup rouge, car ils pourraient occuper des habitats marginaux que les loups rouges ne pourraient pas occuper [40,81]. Cependant, ces études n'ont pas pris en compte les avantages potentiels des loups rouges transitoires sur la persistance et le maintien de la population de loups rouges dans la zone de rétablissement. **Les loups rouges et les coyotes font une utilisation similaire des habitats, les loups rouges ayant besoin de plus grands domaines vitaux en raison de leur plus grande taille.** Les animaux de passage des deux espèces sont exclus des territoires des loups rouges et utilisent des habitats de lisière et des réseaux routiers similaires pour se reposer dans les habitats marginaux adjacents aux territoires des loups. Entre 1990 et 2005, alors qu'il y avait moins de coyotes et de mortalités d'origine humaine, les loups rouges ont généralement repris les zones vacantes après la mort des reproducteurs [3,23]. Cependant, depuis 2005, la population de coyotes et les décès par balle de loups rouges ont

augmenté dans la zone de rétablissement, ce qui a entraîné un déclin de la population de loups et un empiètement accru des coyotes sur les zones vacantes [3,23]. Les densités locales de loups rouges sont peut-être maintenant trop faibles pour permettre à un nombre suffisant de loups de passage de récupérer efficacement les territoires perdus et de perturber l'empiètement des coyotes. Comme il y a peu de loups rouges (100) dans la zone de rétablissement [23,82], les coyotes peuvent exploiter et défendre ces parcelles marginales entre les territoires des loups rouges contre d'autres coyotes. Les résultats de notre étude suggèrent que si la population de loups rouges augmente et sature la zone de récupération, l'espace disponible pour les coyotes diminuerait et le nombre de loups transitoires fréquentant les habitats marginaux augmenterait. Ce faisant, les loups rouges transitoires perturberaient probablement les territoires des coyotes dans les habitats marginaux tout en attendant les opportunités d'acquiescer des territoires et des partenaires.

Hors publication : photo de loup rouge



Photo : Rebecca Bose