

Plus vite et plus loin : déplacement des loups sur des éléments linéaires et implications pour le comportement de chasse

Journal of Applied Ecology



Journal of Applied Ecology 2017, 54, 253–263

doi: 10.1111/1365-2664.12732

Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour

Melanie Dickie^{1*}, Robert Serrouya², R. Scott McNay³ and Stan Boutin¹

¹Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB T6G 2R3, Canada; ²Alberta Biodiversity Monitoring Institute, University of Alberta, Edmonton, AB T6G 2R3, Canada; and ³Wildlife Infometrics Inc., Mackenzie, BC V0J 2C0, Canada

Résumé

1. La prédation par les loups gris *Canis lupus* a été identifiée comme une cause importante de mortalité des caribous des forêts boréales *Rangifer tarandus*. On a émis l'hypothèse que l'utilisation par les loups des caractéristiques linéaires créées par l'homme, telles que les lignes sismiques, les pipelines et les routes, augmente les mouvements, ce qui entraîne des taux de prédation plus élevés.
2. Nous avons vérifié si les loups sélectionnent les caractéristiques linéaires et si les taux de déplacement augmentent lorsqu'ils se déplacent sur des caractéristiques linéaires dans le nord-est de l'Alberta et le nord-ouest de la Saskatchewan en utilisant des localisations GPS (Global Positioning System) de 5 minutes de vingt-deux loups dans six meutes.
3. Les loups ont sélectionné toutes les classes de caractéristiques linéaires sauf deux, l'ampleur de la sélection dépendant de la classe de caractéristiques et de la saison. **Les loups se déplacent deux à trois fois plus vite sur les éléments linéaires que dans la forêt naturelle.** L'augmentation de la vitesse moyenne quotidienne de déplacement sur les éléments linéaires et l'augmentation de la proportion de pas passés à se déplacer sur les éléments linéaires ont augmenté les taux nets de déplacement quotidien, ce qui suggère que l'utilisation des éléments linéaires par les loups peut augmenter leur taux de recherche.
4. **Synthèse et applications.** Nos résultats montrent que les loups se déplacent plus rapidement et plus loin sur des éléments linéaires créés par l'homme. Ils peuvent servir de base à des stratégies d'atténuation visant à réduire la prédation sur le caribou des bois, une espèce menacée. Parmi les caractéristiques qui peuvent être restaurées de manière réaliste, les stratégies d'atténuation telles que la sylviculture et la désactivation linéaire (c'est-à-dire l'abattage des arbres et l'installation de clôtures) devraient donner la priorité aux lignes sismiques conventionnelles (c'est-à-dire les lignes défrichées utilisées pour l'exploration traditionnelle du pétrole et du gaz) et aux pipelines, car elles ont été sélectionnées par les loups et augmentent leur vitesse de déplacement, avant les lignes sismiques à faible impact.

INTRODUCTION

La proportion de proies consommées par les prédateurs, ou le taux de prédation, est un prédicteur important des interactions entre consommateurs et ressources (Vucetich et al. 2011). Le taux de prédation est un produit de **la réponse fonctionnelle et numérique** du prédateur (Solomon 1949 ; Holling 1959*a*). La **réponse fonctionnelle** peut être interprétée comme l'efficacité de la recherche de nourriture du prédateur, et reflète l'interaction entre le temps de manipulation des proies et le taux de recherche instantané (Holling 1959*b*). Le taux de recherche instantané comprend la distance parcourue par le prédateur par unité de temps, la zone tampon où il peut

détecter les proies et la proportion de rencontres qui aboutissent à une prédation (Fryxell et al. 2007). Il a été supposé que le taux de recherche instantané peut être augmenté par la modification du paysage par l'homme (Wittmer et al. 2007 ; Apps et al. 2013), ce qui peut, à son tour, affecter la stabilité des systèmes prédateur-proie (Wittmer et al. 2007).

On pense que l'altération de la dynamique prédateur-proie due à la modification du paysage par l'homme contribue au déclin du caribou des bois boréal (McLoughlin et al. 2003 ; Hervieux et al. 2013), qui figure sur les listes provinciale et fédérale des espèces menacées (COSEPAC 2002). La prédation par les loups a été identifiée comme un facteur de mortalité important et une cause probable du déclin des populations (Bergerud & Elliot 1986 ; Seip 1992 ; Rettie & Messier 2000 ; McLoughlin et al. 2003 ; Festa-Bianchet et al. 2011 ; Pinard et al. 2012). Les activités associées à la foresterie et à l'exploration énergétique ont été liées à une augmentation de la prédation sur le caribou des bois causée par un plus grand chevauchement spatial avec les prédateurs, une augmentation des populations de loups et des changements dans l'efficacité de la chasse des loups (Latham et al. 2011*b* ; Hervieux et al. 2013). **On suppose que les loups utilisent les caractéristiques linéaires créées par l'homme, comme les lignes sismiques et les routes, pour augmenter leurs déplacements et la distance parcourue, ce qui entraîne une augmentation du taux de recherche instantané** (Bergerud, Jakimchuk & Carruthers 1984 ; James & Stuart-Smith 2000 ; Latham et al. 2011*a* ; Whittington et al. 2011 ; DeCesare 2012 ; McKenzie et al. 2012 ; Apps et al. 2013), augmentant ainsi le taux de prédation jusqu'à ce que les prédateurs soient saturés par le temps de manipulation (Holling 1959*b*). Si l'utilisation par les loups de caractéristiques linéaires augmente les taux de recherche et donc les taux de prédation, et si ces caractéristiques sont sélectionnées, elles ont le potentiel d'influencer considérablement les populations de caribous. On s'attend à ce que l'augmentation des rencontres avec les caribous, en supposant que les caribous n'évitent pas suffisamment les caractéristiques linéaires pour se séparer spatialement des prédateurs, et l'augmentation des rencontres avec les proies primaires et de leur mortalité, entraînant une augmentation des populations de prédateurs, augmentent la prédation des caribous.

Il est de plus en plus évident que les caractéristiques linéaires facilitent les déplacements et influencent par conséquent les taux de rencontre (Latham et al. 2011*a* ; Whittington et al. 2011 ; McKenzie et al. 2012), mais les comparaisons directes entre les mouvements sur les éléments linéaires et en forêt sont rares (mais voir Musiani, Okarma & Jezdrzejewski 1998 ; DeCesare 2012 ; McKenzie et al. 2012). Les études précédentes sur les déplacements des loups liés aux caractéristiques linéaires n'ont pas explicitement testé si l'augmentation des taux de déplacement se traduisait par des distances de déplacement quotidiennes plus importantes (Latham et al. 2011*a* ; DeCesare 2012 ; McPhee, Webb & Merrill 2012). L'équation du disque suppose que les prédateurs ont deux comportements de base : la manipulation des proies et la chasse aux proies (Holling 1959*b*). **Cependant, l'augmentation des taux de déplacement peut ne pas augmenter les taux de prédation si les loups utilisent le temps qu'ils passeraient à se déplacer pour d'autres comportements, comme le repos ou la socialisation.**

Notre objectif était de déterminer si les loups sélectionnent diverses caractéristiques linéaires, et si le taux de déplacement des loups, mesuré par la vitesse de déplacement et la distance journalière totale parcourue, est plus élevé sur les caractéristiques linéaires que dans la forêt, testant ainsi si le taux de recherche des loups peut être influencé par les caractéristiques linéaires. Cette étude s'est concentrée sur les caractéristiques linéaires et le comportement de déplacement des loups, mais n'a

pas suivi en parallèle le lien direct entre les caractéristiques linéaires et les taux de mortalité des caribous.

Plus précisément, nous posons les questions suivantes : (i) Les loups sélectionnent-ils les caractéristiques linéaires ? (ii) Les loups se déplacent-ils plus rapidement sur les éléments linéaires ? et (iii) L'utilisation accrue des éléments linéaires est-elle liée à l'augmentation des déplacements quotidiens ?

MATERIEL ET METHODES

Site de l'étude

Notre étude s'est déroulée dans le nord-est de l'Alberta et le nord-ouest de la Saskatchewan (Fig. 1). La zone d'étude de 18 000 km² contient une forêt boréale avec une mosaïque de tourbières, de hautes terres, de marais et de marécages, notamment des tourbières d'épinettes noires et des fens d'épinettes noires et de mélèzes (Latham et al. 2011a). La topographie est plate avec une élévation d'environ 550 m, avec divers petits lacs et rivières. Les principales espèces-proies des loups sont l'orignal *Alces alces* et le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* ; cependant, le caribou des bois, le castor *Castor canadensis* et le lièvre d'Amérique *Lepus americanus* font également partie de leur régime alimentaire (Latham et al. 2011b). La zone d'étude englobe l'aire de répartition du caribou de Cold Lake ainsi que l'East Side Athabasca Range (ESAR).

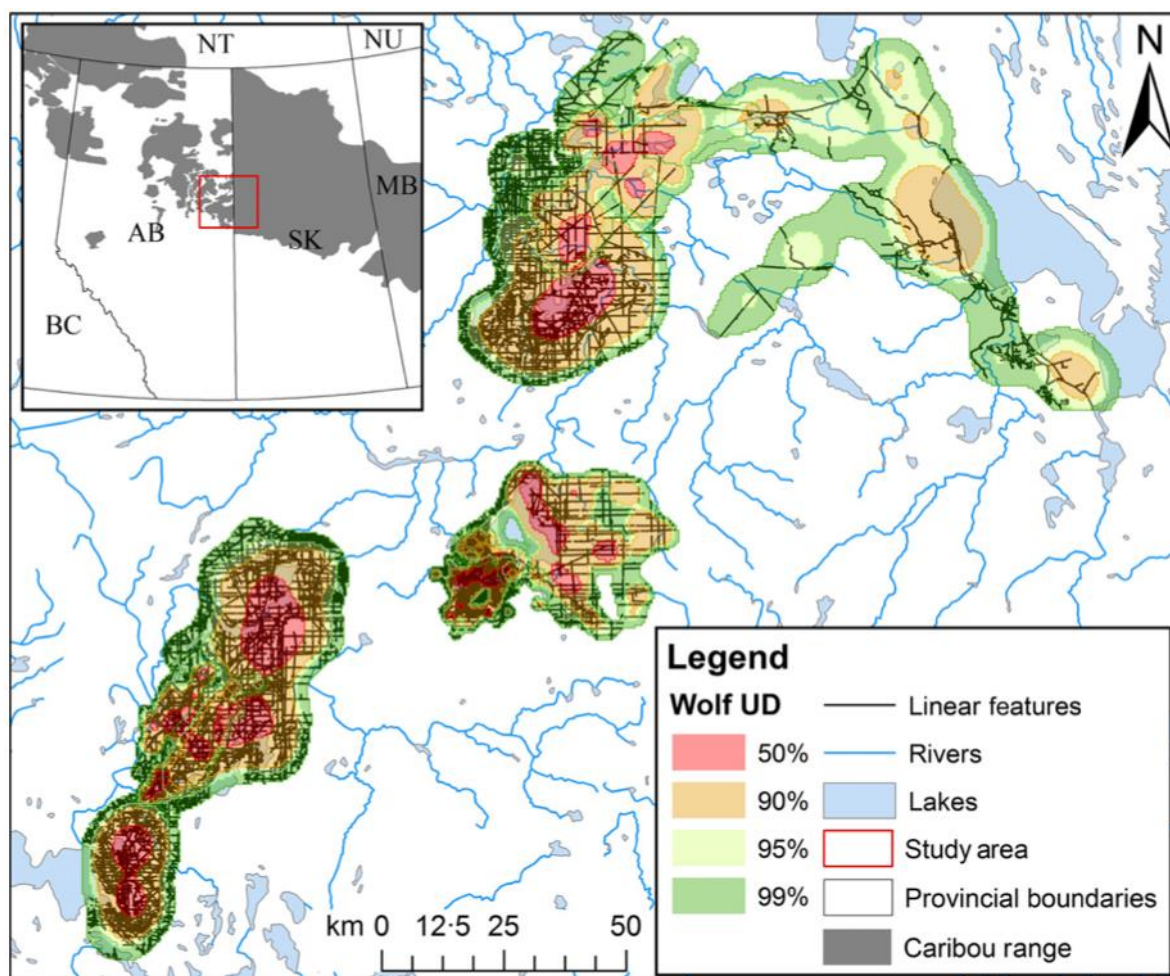


Fig. 1. Distributions de l'utilisation des loups (50 %, 90 %, 95 % et 99 %) avec les caractéristiques linéaires anthropiques dans le nord-est de l'Alberta et le nord-ouest de la Saskatchewan ($n = 22$ loups dans six meutes). Pour référence, un aperçu de la zone d'étude générale et des frontières provinciales est inclus. La carte de l'aire de répartition continue du caribou des bois boréal est incluse et reflète les différences de connaissances entre les provinces

Les caractéristiques associées aux industries de l'énergie et de la foresterie sont nombreuses. Une grande partie de l'empreinte linéaire est constituée de lignes sismiques conventionnelles : des lignes droites, de 10 m de large, dégagées, utilisées pour l'exploration traditionnelle du pétrole et du gaz. La technologie récente a permis de réduire la largeur des lignes sismiques à environ 5 m. Avec la mise en œuvre des techniques d'extraction par gravité à la vapeur, les lignes sismiques plus étroites et à faible impact sont devenues plus courantes. D'autres caractéristiques linéaires, telles que les pipelines, les pistes (c'est-à-dire les pistes pour véhicules tout-terrain ou petits camions), les routes, les lignes de transmission et les chemins de fer, sont utilisées pour extraire le pétrole et le gaz, accéder aux installations et fournir de l'énergie à ces installations et pour le transport. La densité des éléments linéaires varie de 0,52 à 1589 km². La disponibilité moyenne des éléments linéaires dans les domaines vitaux des loups était d'environ 9% du paysage, chaque classe d'éléments linéaires couvrant séparément moins de 5% (Tableau 1).

Tableau 1. Largeur moyenne (m), erreur standard et distances tampons (m) utilisées pour protéger les linéaires de part et d'autre des caractéristiques linéaires numérisées à la main pour chaque classe de caractéristiques linéaires. Les éléments linéaires ont été mesurés à 25 m près. La disponibilité moyenne de ces éléments dans les domaines vitaux des loups (séparés par saison) et leurs caractéristiques sont incluses

Class	Width (m)	SE	Buffer (m)	Availability (%)		Characteristics
				Summer	Winter	
Low-impact seismic	7	1	7.5	3.2	7.1	Sinuous, in a grid
Conventional seismic	10	0.54	10	2.4	2.4	Long, straight
Trail	12	0.7	12.5	0.4	0.2	No visible road surface, need not be long, straight or in a grid
Pipeline	20	2.94	20	1.2	1.5	Based on supplementary data from Government of Alberta
Road	30	6.87	30	1.0	0.5	Visible road surface, >50 m long, included winter roads, gravel roads and highways
Railway	30	4.65	30	0.2	0.1	Visible railway tracks
Transmission line	37	6.43	37.5	0.3	0.1	Based on supplementary data from Government of Alberta

Capture et pose de colliers sur les loups

Les loups ont été capturés et manipulés conformément aux soins approuvés pour les animaux par l'Université d'Alberta (AUP00000480, 2013) et le gouvernement de l'Alberta (Permis 53657 et 54559). Vingt-deux colliers GPS Iridium (Lotek Wireless, Aurora, ON, Canada) ont été déployés sur les loups de six meutes, la zone d'inférence étant définie par les territoires des loups (Fig. 1). Les colliers étaient programmés pour fournir des localisations sur un cycle de 5 min pendant 2 jours, puis toutes les heures pendant 4 jours du 15 avril au 15 juillet (été) de 2013 et 2014. En outre, les colliers ont fourni des localisations de 5 minutes tous les jours du 1^{er} janvier au 31 mars (hiver) de 2014.

Caractéristiques linéaires

Les caractéristiques linéaires ont été classées visuellement à une échelle de 1:15 000 en utilisant l'imagerie SPOT 2012 (résolution de 2 m) et Valtus Views (résolution de 0,5 m). Les caractéristiques linéaires ont été classées comme des lignes sismiques conventionnelles, des lignes sismiques à faible impact, des sentiers, des routes, des pipelines, des lignes de transmission et des chemins de fer (Tableau 1 ; Annexe S1, informations complémentaires). Nous avons converti les caractéristiques linéaires en polygones en utilisant un tampon basé sur la largeur moyenne de chaque classe (Tableau 1). Nous avons mesuré trois caractéristiques linéaires de chaque classe à 25 m près (taille de cellule de l'imagerie SPOT) à l'intérieur du polygone convexe minimum (PCM) de chaque meute de loups

et nous avons appliqué un tampon de la largeur moyenne (arrondie à 25 m près) à chaque caractéristique linéaire, des deux côtés. Les MCP ont été calculés en utilisant uniquement des emplacements GPS de 5 minutes à l'aide d'ARCGIS 10.1 (ESRI 2013). La mise en place d'une zone tampon des deux côtés de l'élément linéaire a permis de tenir compte d'erreurs dans le processus de numérisation, telles que des lignes tracées sur le bord de l'élément linéaire plutôt qu'au milieu. Les méthodes antérieures d'attribution des emplacements GPS aux caractéristiques linéaires ont inclus un terme supplémentaire pour englober l'erreur dans les emplacements GPS des animaux (McKenzie et al. 2009). Cependant, en ne procédant pas ainsi, nous avons réduit le risque que les emplacements de loups en lisière de forêt soient mal classés comme étant sur des caractéristiques linéaires.

Les loups sélectionnent-ils les caractéristiques linéaires ?

Nous avons évalué la relation entre la classe de caractéristiques linéaires et la sélection des loups en comparant des localisations GPS de 5 minutes à des localisations aléatoires. Nous définissons la sélection comme étant des caractéristiques utilisées plus que leur disponibilité dans le paysage, et l'évitement comme étant utilisées moins que leur disponibilité. Étant donné que nous nous intéressons aux mouvements à petite échelle et que les caractéristiques linéaires (c'est-à-dire les lignes sismiques à faible impact) sont éparpillées dans la zone d'étude, nous avons limité la caractérisation de la disponibilité pour chaque emplacement utilisé (Boyce et al. 2003). Nous avons comparé chaque emplacement utilisé à 10 emplacements disponibles dans un rayon du 90e percentile de la longueur de pas maximale : 0,274 km (la distance du 90e percentile entre deux emplacements consécutifs). Chaque emplacement a été classé comme étant dans la forêt ou dans la zone tampon d'une classe de caractéristiques linéaires. Si l'emplacement se trouvait dans une zone où plusieurs classes d'éléments linéaires se chevauchaient, l'emplacement était classé dans la classe d'éléments la plus large.

Nous avons inclus la couverture terrestre comme covariable pour tenir compte des différences de sélection entre les types de couverture terrestre. Nous avons attribué à chaque emplacement une catégorie de couverture terrestre (feuillus, conifères, forêts mixtes, zones humides et autres) basée sur l'inventaire de la végétation de l'Alberta (AVI), l'inventaire forestier de la Saskatchewan (SFI) et les caractéristiques de l'écosite (Beckingham & Archibald 1996). Les emplacements situés dans les zones tampons des éléments linéaires se sont vus attribuer la couverture terrestre adjacente. La couverture terrestre des zones modifiées par l'homme à grande échelle (p. ex. un ranch ou des installations pétrolières et gazières) a été classée comme autre et était rare. Les classifications de couverture terrestre inconnues ont été exclues des analyses.

Chaque loup a été modélisé séparément à l'aide d'une régression logistique conditionnelle utilisant le package survival de R (Therneau 2014) afin de déterminer si les loups sélectionnaient ou évitaient les caractéristiques linéaires par rapport à la forêt, et si l'ampleur de la sélection différait entre chaque classe de caractéristiques linéaires. La forêt de conifères et la forêt (hors caractéristiques linéaires) ont été définies comme catégories de référence (Boyce et al. 2003). L'interaction entre la classe de caractéristiques linéaires et la classe de couverture du sol était intéressante ; cependant, les modèles avec interactions n'ont pas convergé. La moyenne des coefficients de sélection a été calculée pour tous les individus et pondérée par l'inverse du carré de l'erreur standard afin de donner plus de poids aux individus dont les estimations sont plus précises. Une analyse bootstrap avec 2000 permutations a été utilisée pour calculer des intervalles de confiance à 95% (Canty & Ripley 2015). Les saisons d'été et d'hiver ont été analysées séparément.

Les loups se déplacent-ils plus rapidement sur des éléments linéaires ?

Pour déterminer si les loups se déplaçaient plus rapidement sur des éléments linéaires, nous avons relié les emplacements GPS successifs de chaque individu à l'aide d'ARCGIS 10.1 (ESRI 2013) et calculé la vitesse de déplacement (la distance entre deux emplacements GPS successifs divisée par le temps entre les emplacements, convertie en km h^{-1}). Nous avons limité les analyses de la vitesse de déplacement aux étapes entre les emplacements de 5 minutes afin de maintenir une fréquence d'échantillonnage cohérente. Le logarithme naturel de la vitesse de déplacement a révélé une distribution bimodale suggérant deux types de mouvement (Fig. 2) : lent et rapide. Nous avons calculé un point de rupture de $0,21 \text{ km h}^{-1}$ en utilisant le package segmenté de R (Muggeo 2014). Nous avons supposé que les longueurs de pas courtes ($<0,21 \text{ km h}^{-1}$) correspondaient au repos et à l'alimentation, tandis que les longueurs de pas plus longues ($\geq 0,21 \text{ km h}^{-1}$) correspondaient aux mouvements de déplacement, ci-après appelés « pas de déplacement ». Comme nous nous intéressions à la façon dont les caractéristiques linéaires affectent ces derniers, les analyses de la longueur des pas ont été limitées aux seuls pas de déplacement. Nous avons classé chaque pas comme étant sur ou hors d'une caractéristique linéaire, et si sur une caractéristique linéaire, sur quelle classe de caractéristique linéaire se trouvait le pas. Un pas a été classé comme étant sur une caractéristique linéaire d'une classe spécifique s'il était complètement contenu dans le tampon d'une caractéristique linéaire.

Nous avons comparé les vitesses de déplacement en fonction de la classe de caractéristiques linéaires à l'aide d'un modèle généralisé à effets mixtes avec un intercept aléatoire inclus pour chaque loup, imbriqué dans la meute avec le package lme4 de R (Bates et al. 2014). Nous avons transformé la vitesse de déplacement en utilisant le logarithme naturel pour mieux répondre aux hypothèses de normalité, avec la forêt comme catégorie de référence. Nous avons approximé les valeurs P en utilisant le package lmerTest avec une approximation de Satterthwaite (Kuznetsova, Brockhoff & Bojesen 2014). Les saisons d'été et d'hiver ont été analysées séparément.

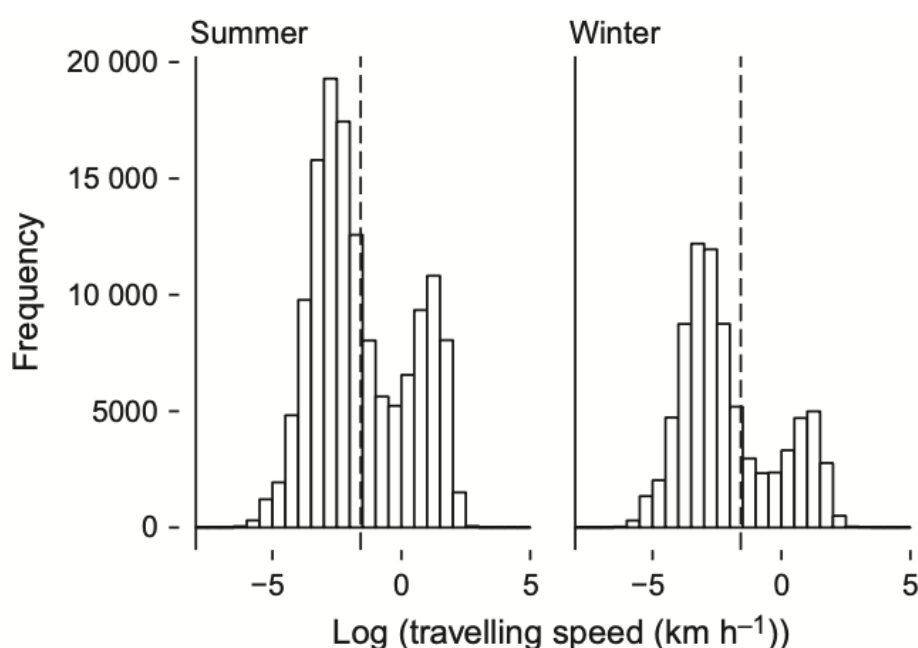


Fig. 2. Histogramme de la vitesse de déplacement des loups (km h^{-1}) en été et en hiver en utilisant une fréquence fixe de 5 minutes ($n = 20$ loups de six meutes en été et 13 loups de six meutes en hiver). Une ligne verticale en pointillés représente le point de rupture calculé de $0,21 \text{ km h}^{-1}$, ce qui correspond à approximativement $-1,58$

Utilisation des éléments linéaires augmente-t-elle les déplacements quotidiens ?

L'augmentation de la vitesse de déplacement sur des éléments linéaires peut ne pas se traduire par une augmentation des mouvements quotidiens si les loups passent plus de temps à se reposer. Par conséquent, nous avons évalué si les **mouvements quotidiens globaux** des loups (c'est-à-dire les mouvements nets sans tenir compte des étapes classées comme repos/alimentation ou déplacement) augmentaient lorsque (i) la vitesse de déplacement sur les éléments linéaires augmentait et (ii) le temps passé à se déplacer sur les éléments linéaires augmentait.

Nous avons évalué la relation entre la distance totale parcourue par chaque loup en une journée et la vitesse moyenne de déplacement sur les éléments linéaires pour chaque loup, pour chaque jour. Nous avons calculé la distance totale parcourue par les loups, quel que soit le type de déplacement, pour chaque jour. Les jours ont été définis comme des périodes de 24 heures à partir du moment où les colliers ont commencé à transmettre des positions GPS de 5 minutes. Seuls les jours avec un minimum de 200 pas ont été utilisés. Nous avons calculé la vitesse moyenne de déplacement sur les caractéristiques linéaires, quel que soit le type de caractéristique, en utilisant uniquement les pas de déplacement. Nous avons ensuite évalué la relation entre la distance quotidienne totale parcourue et la proportion de pas de déplacement sur des caractéristiques linéaires pour chaque loup, pour chaque jour. La proportion de pas de déplacement sur des caractéristiques linéaires a été calculée comme le nombre de pas de déplacement sur une caractéristique linéaire divisé par le nombre total de pas effectués ce jour-là, indépendamment du type de mouvement (c'est-à-dire court et long) et de l'emplacement. Nous avons évalué ces relations à l'aide de deux modèles distincts à effets mixtes généralisés, comme décrit ci-dessus pour les vitesses de déplacement en fonction de la classe de caractéristiques linéaires.

Un argument en faveur de l'indépendance des loups

L'obtention d'inférences à l'échelle d'une population à partir de plusieurs individus est généralement tentée par l'une des deux méthodes analytiques suivantes : les modèles à effets mixtes ou la modélisation des individus et le calcul de la moyenne des coefficients entre les individus (Boyce 2006 ; Webb, Hebblewhite & Merrill 2008 ; Sawyer, Kauffman & Nielson 2009 ; Northrup et al. 2012 ; Squires et al. 2013). Pour les analyses de sélection, nous avons choisi d'obtenir des inférences au niveau de la population en modélisant les individus séparément puis en faisant la moyenne des estimations entre les individus (Boyce 2006 ; Sawyer, Kauffman & Nielson 2009 ; Northrup et al. 2012 ; Squires et al. 2013). Cependant, le calcul de la moyenne des individus peut poser des problèmes lorsque les individus ne sont pas indépendants. Les études sur les animaux territoriaux tels que les loups ont traité la question de la non-indépendance entre les individus d'une même meute en limitant l'échantillonnage à un loup par meute (Latham et al. 2011a ; DeCesare 2012 ; McKenzie et al. 2012). Cependant, nous avons trouvé peu de preuves que, pour nos analyses, les individus au sein d'une meute n'étaient pas indépendants et avons donc inclus tous les individus, indépendamment de la meute (Annexe S2).

RESULTATS

Nous avons obtenu 145 888 localisations GPS, résultant en 49 239 pas de déplacement de 5 minutes, de 20 loups dans six meutes durant les étés 2013 et 2014 (Annexe S3). Nous avons également obtenu 79 633 localisations de 11 loups et 21 826 pas de déplacement de 13 loups dans six meutes durant l'hiver 2014 (Annexe S3). Les données de deux loups en hiver ont été écartées des analyses de sélection en raison de l'absence de convergence. Nous avons également identifié

451 et 274 jours-loups en été et en hiver avec plus de 200 localisations GPS. La vitesse moyenne de déplacement des loups a beaucoup varié sur les éléments linéaires (0,22-15,02 km h⁻¹), tout comme la distance totale déplacée par jour (0,96-70,4 km) et la proportion de pas de déplacement sur les éléments linéaires par jour (0,00-0,15).

Les loups sélectionnent-ils les caractéristiques linéaires ?

L'abondance relative des classes de caractéristiques linéaires varie selon le paysage, les lignes sismiques conventionnelles étant les plus communes (Fig. 3). Les loups, en moyenne, ont sélectionné chaque classe d'éléments linéaires plus que la forêt, à l'exception des lignes sismiques à faible impact en été et des sentiers en hiver (Tableau 2). Cependant, les réponses individuelles variaient (Tableau 3).

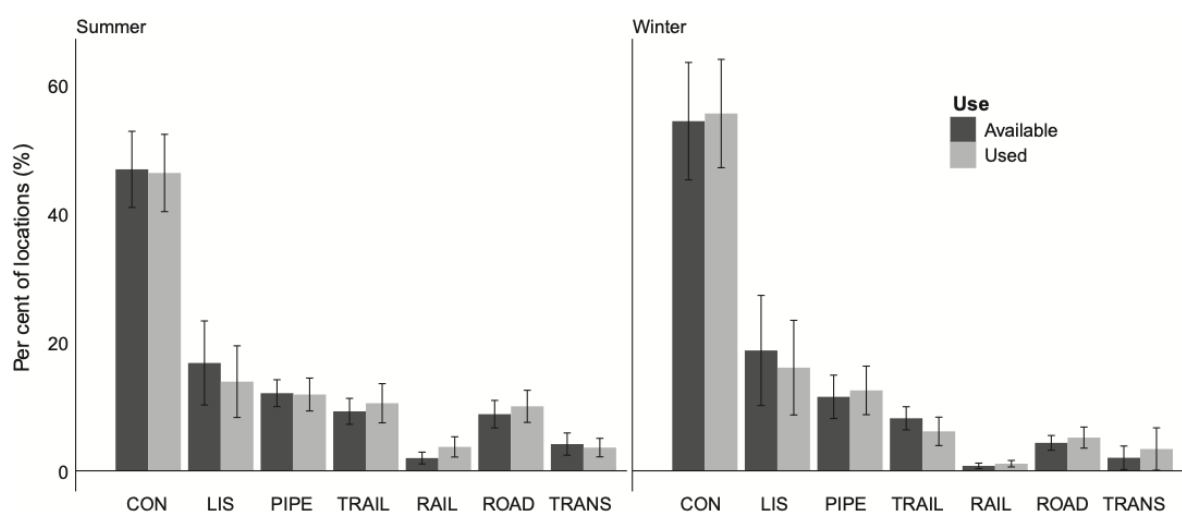


Fig. 3. Pourcentage moyen utilisés par les loups et emplacements disponibles, limités à des caractéristiques linéaires en été ($n = 20$ loups de six meutes) et en hiver ($n = 13$ loups de six meutes). La proportion d'emplacements utilisés et disponibles, lorsqu'ils se trouvent sur des éléments linéaires, dans chaque classe a été calculée pour chaque loup, puis la moyenne a été calculée pour tous les loups. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard de la moyenne. CON = lignes sismiques conventionnelles ; LIS = sismique à faible impact ; PIPE = pipeline ; RAIL = chemin de fer ; ROAD = routes ; TRAIL = sentiers ; TRANS = lignes de transmission

En été, les chances que les loups choisissent les lignes sismiques conventionnelles, les sentiers, les pipelines, les routes et les lignes de transmission étaient environ 2× fois plus élevées que celles de la forêt. Les 20 loups ont tous été exposés à des lignes sismiques conventionnelles et à des pistes ; 15 individus (75 %) ont choisi les lignes sismiques conventionnelles et 12 (60 %) les pistes (Tableau 3). La plupart des loups ont été exposés à des pipelines et à des routes, mais seulement 53 % et 61 % d'entre eux ont choisi ces éléments, respectivement (Tableau 3). Alors que seulement six loups ont été exposés à des chemins de fer et à des lignes de transmission, 83 % les ont sélectionnés (Tableau 3) ; les chances que les loups sélectionnent les chemins de fer étaient 6,3× plus élevées que la forêt. Les lignes sismiques à faible impact étaient présentes dans les domaines vitaux de peu d'individus et seulement 29 % d'entre eux ont choisi ces éléments tandis que 43 % les ont évités (Tableau 3).

En hiver, la probabilité que les loups choisissent les routes, les voies ferrées et les lignes de transmission était respectivement de 3, 4 et 8× supérieure à celle de la forêt. Sur les huit loups exposés aux routes en hiver, 75 % les ont sélectionnées (Tableau 3). Seuls trois loups ont été exposés à des voies ferrées, mais tous les ont choisies. Deux des trois loups exposés à des lignes de transmission les ont sélectionnées. La probabilité que les loups sélectionnent les lignes sismiques

conventionnelles et les pipelines était environ 2× fois plus élevée que dans la forêt. Parmi les loups exposés à des lignes sismiques conventionnelles, 82 % les ont sélectionnées, alors que seulement 67 % des loups exposés à des pipelines les ont sélectionnées (Tableau 3). Les loups ont davantage sélectionné les lignes sismiques à faible impact que la forêt pendant l'hiver, l'ampleur de la sélection étant 1,2× plus faible que pour les autres classes de caractéristiques (Tableau 2). Les quatre loups exposés à des lignes sismiques à faible impact en hiver les sélectionnaient plus que la forêt.

Tableau 2. Coefficients de sélection du loup et intervalles de confiance à 95 % de la couverture végétale et des caractéristiques linéaires pour l'été et l'hiver. Les individus ont été modélisés séparément à l'aide d'une régression logistique conditionnelle, puis la moyenne de chaque covariable a été calculée pour les inférences au niveau de la population. Le nombre d'individus utilisés pour calculer la moyenne de chaque coefficient est indiqué par *N*. Les catégories de référence pour la couverture du sol et les caractéristiques linéaires étaient respectivement la forêt de conifères et les caractéristiques linéaires (c'est-à-dire la forêt)

Variable	Summer				Winter			
	<i>N</i>	Estimate	CI (-/+)		<i>N</i>	Estimate	CI (-/+)	
Deciduous	20	0.002	-0.353	0.295	11	0.015	-0.148	0.225
Mixedwood	20	-0.087	-0.359	0.166	11	0.278	-0.021	0.522
Other	20	-0.780	-1.251	-0.405	11	-0.148	-0.388	0.049
Wetland	20	-0.122	-0.466	0.149	11	0.176	0.036	0.378
Conventional seismic	20	0.609	0.391	0.830	11	0.729	0.512	1.021
Low-impact seismic	7	0.016	-0.151	0.144	4	0.157	0.128	0.232
Pipeline	19	0.474	0.239	0.682	9	0.614	0.505	0.816
Railway	6	1.837	1.305	2.179	3	1.429	1.134	2.098
Road	18	0.736	0.304	1.405	8	1.065	0.542	1.548
Trail	20	0.813	0.399	1.056	11	0.308	-0.145	0.765
Transmission line	6	0.750	0.402	1.191	3	2.064	0.825	2.194

Tableau 3. Le pourcentage de loups qui ont sélectionné, évité ou sont restés neutres face à chaque classe d'éléments linéaires en été et en hiver. Le nombre total d'individus analysés pour chaque classe de caractéristiques (*N*) est indiqué à titre de référence. L'évitement ou la sélection ont été définis comme des intervalles de confiance qui ne se chevauchent pas avec zéro

Variable	Summer				Winter			
	<i>N</i>	Estimate	CI (-/+)		<i>N</i>	Estimate	CI (-/+)	
Deciduous	20	0.002	-0.353	0.295	11	0.015	-0.148	0.225
Mixedwood	20	-0.087	-0.359	0.166	11	0.278	-0.021	0.522
Other	20	-0.780	-1.251	-0.405	11	-0.148	-0.388	0.049
Wetland	20	-0.122	-0.466	0.149	11	0.176	0.036	0.378
Conventional seismic	20	0.609	0.391	0.830	11	0.729	0.512	1.021
Low-impact seismic	7	0.016	-0.151	0.144	4	0.157	0.128	0.232
Pipeline	19	0.474	0.239	0.682	9	0.614	0.505	0.816
Railway	6	1.837	1.305	2.179	3	1.429	1.134	2.098
Road	18	0.736	0.304	1.405	8	1.065	0.542	1.548
Trail	20	0.813	0.399	1.056	11	0.308	-0.145	0.765
Transmission line	6	0.750	0.402	1.191	3	2.064	0.825	2.194

Les loups se déplacent-ils plus rapidement sur des éléments linéaires ?

L'ampleur de l'effet de la classe de caractéristiques linéaires sur la vitesse de déplacement des loups varie selon les classes de caractéristiques linéaires (Fig. 4). Les loups se déplaçaient en moyenne 1,25× plus vite sur les pistes, 2× plus vite sur les lignes sismiques conventionnelles, les pipelines, les chemins de fer et les lignes de transmission, ainsi que 3× plus vite sur les routes par rapport à la forêt pendant l'été (Tableau 4). Inversement, les loups se déplaçaient 31% plus lentement (0,98 km h⁻¹) sur les lignes sismiques à faible impact que dans la forêt. En hiver, les loups se déplaçaient 2× plus vite sur les lignes sismiques conventionnelles, les pipelines et les chemins de fer par rapport à la forêt, et 3× plus vite sur les routes. Les loups se déplaçant sur les lignes sismiques à faible

impact et les lignes de transmission se déplaçaient respectivement 53 % (0,64 km h⁻¹) et 48 % (0,70 km h⁻¹) plus lentement que dans les forêts (Tableau 4).

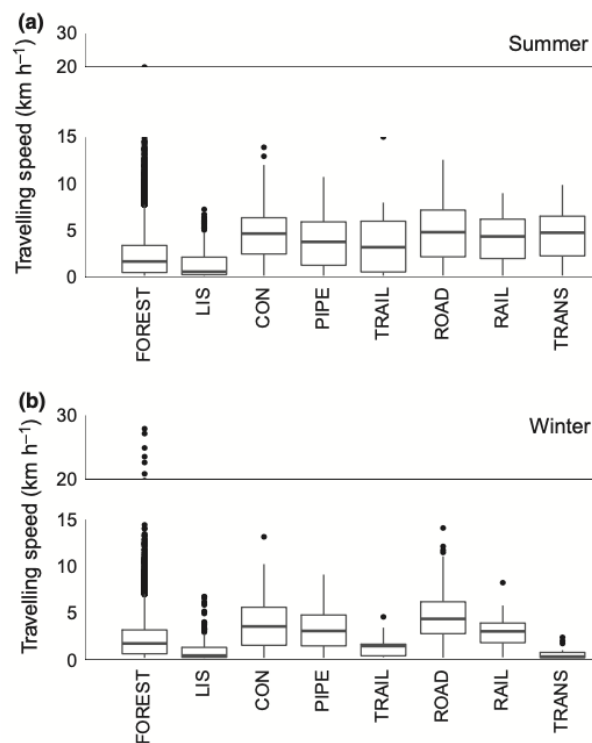


Fig. 4. Vitesse médiane de déplacement des loups (km h⁻¹) en fonction de la classe de caractéristiques linéaires, avec la forêt non perturbée incluse par contraste, en été ($n = 20$ loups de six meutes) et en hiver ($n = 13$ loups de six meutes) pendant des étapes de déplacement de 5 minutes. Les limites supérieures et inférieures des boxplots correspondent aux 1^{er} et 3^e quartiles de la médiane, c'est-à-dire aux 25^e et 75^e centiles. Les moustaches s'étendent jusqu'à la valeur la plus élevée de l'écart interquartile multiplié par 15. Les données en dehors du boxplot correspondent aux valeurs aberrantes identifiées par un test de Tukey. FORET = forêt non perturbée ; CON = lignes sismiques conventionnelles ; LIS = sismique à faible impact ; PIPE = pipeline ; RAIL = voie ferrée ; ROAD = routes ; TRAIL = sentiers ; TRANS = lignes de transmission

Tableau 4. Effet de la classe de caractéristiques linéaires sur la vitesse de déplacement des loups (km h⁻¹) par rapport à la forêt en été et en hiver. Les estimations du modèle, l'erreur standard (SE) et les valeurs P sont indiquées pour les modèles à effets mixtes emboîtés. L'approximation de Satterthwaite a été utilisée pour calculer les valeurs P

Variable	Summer			Winter		
	Estimate	SE	P	Estimate	SE	P
Intercept	0.348	0.046	<0.001	0.308	0.081	0.015
Conventional seismic	0.770	0.034	<0.001	0.532	0.039	<0.001
Low-impact seismic	-0.370	0.074	<0.001	-0.755	0.063	<0.001
Pipeline	0.671	0.044	<0.001	0.558	0.042	<0.001
Railway	0.771	0.059	<0.001	0.625	0.021	<0.001
Road	0.955	0.039	<0.001	0.993	0.059	<0.001
Trail	0.227	0.010	0.029	-0.132	0.026	0.618
Transmission line	0.838	0.073	<0.001	-0.663	0.021	<0.001

Utilisation des éléments linéaires augmente-t-elle les déplacements quotidiens ?

Au fur et à mesure que la vitesse moyenne quotidienne de déplacement sur les éléments linéaires augmentait, la distance totale parcourue par loup et par jour augmentait en été ($\beta = 0,112$, SE = 0,013, $P < 0,001$; et en hiver Fig. 5). Une augmentation de 1 km h⁻¹ de la vitesse de déplacement sur des éléments linéaires correspond à une augmentation de 12 % et 19 % de la distance totale parcourue par jour en été et en hiver, respectivement. Par exemple, si les loups se déplaçaient en

moyenne de 5 km h^{-1} sur des éléments linéaires en une journée, la distance totale qu'ils ont parcourue ce jour-là a augmenté de 10 km ou 14 km en été et en hiver, respectivement. La variation attribuée aux effets mixtes était minime, avec une variation plus importante entre les individus d'une même meute ($SD_{\text{summer}} = 0,047$, $SD_{\text{winter}} = 0,003$) qu'entre les meutes ($SD_{\text{summer}} < 0,001$, $SD_{\text{winter}} < 0,001$).

La distance totale parcourue par loup et par jour a augmenté lorsque la proportion de pas de déplacement sur des éléments linéaires a augmenté en été ($\beta = 10,903$, $SE = 1195$, $P < 0,001$) et en hiver ($\beta = 12,650$, $SE = 1,621$, $P < 0,001$; Fig. 6). La distance totale parcourue par jour a augmenté de 11 % (en été) et de 13 % (en hiver) avec une augmentation de 1 % du nombre de pas de déplacement sur les éléments linéaires, soit une augmentation de 46 % et 54 % de la distance quotidienne parcourue pour chaque heure que les loups passent à se déplacer sur les éléments linéaires. Par exemple, si les loups parcourent 15,13 km dans une journée où ils ne se déplacent pas sur des éléments linéaires, la distance totale parcourue augmente de 6,9 km lorsqu'ils utilisent les éléments linéaires pendant une heure en été. La variation était plus importante entre les individus d'une même meute ($SD_{\text{summer}} = 0,083$, $SD_{\text{winter}} = 0,045$) qu'entre les meutes ($SD_{\text{summer}} = 0,011$, $SD_{\text{winter}} < 0,001$).

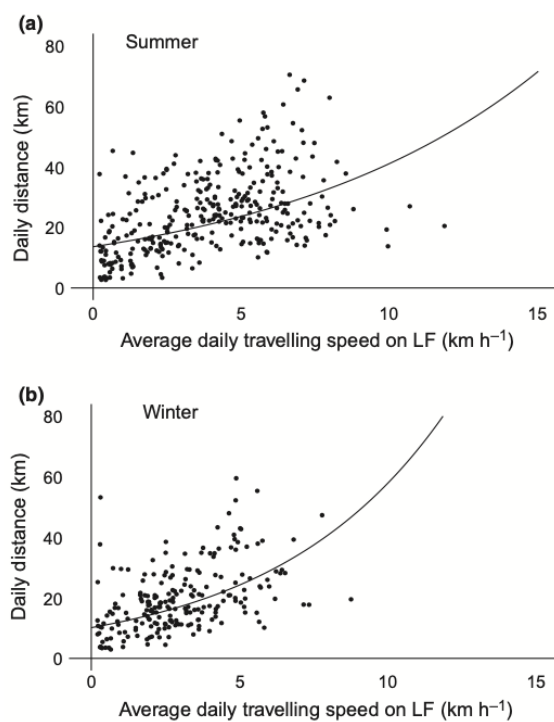


Fig. 5. Relation entre la distance totale parcourue par les loups en une journée (km) et la vitesse moyenne de déplacement journalier sur les caractéristiques de la ligne (km h^{-1}) de loups individuels en été ($n = 20$ loups de six meutes) et en hiver ($n = 13$ loups de six meutes)

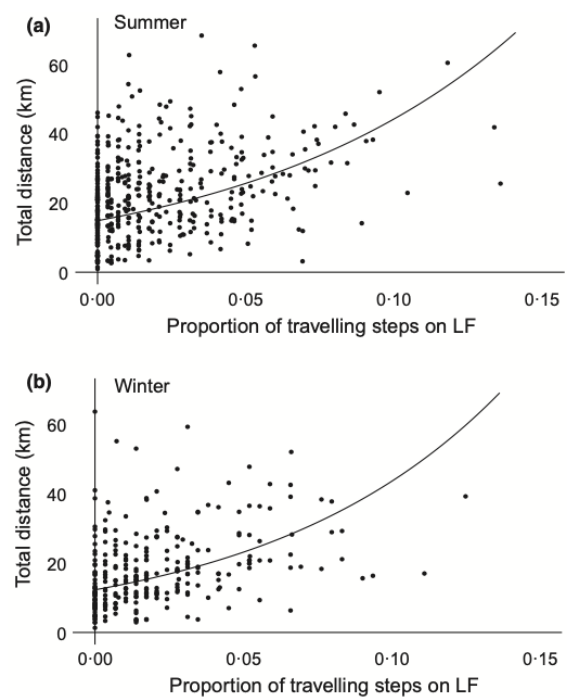


Fig. 6. Relation entre la distance totale parcourue par les loups en une journée (km) et la proportion de pas de déplacement sur les caractéristiques linéaires des loups individuels en été ($n = 20$ loups de six meutes) et en hiver ($n = 13$ loups de six meutes)

DISCUSSION

Nous fournissons des preuves empiriques solides que les loups ont sélectionné des caractéristiques linéaires et que les taux de déplacement étaient plus élevés sur les caractéristiques linéaires. Alors que des études précédentes ont montré que les loups sélectionnent les éléments linéaires et que ces éléments influencent leurs déplacements (James & Stuart-Smith 2000 ; Latham et al. 2011a ;

McKenzie et al. 2012), nous avons montré que les loups se déplacent plus rapidement sur les éléments linéaires et que leur utilisation **augmente** la distance quotidienne parcourue.

Les loups ont sélectionné presque toutes les classes de caractéristiques linéaires plus que la forêt, ce qui suggère une attraction pour les caractéristiques linéaires (Thurber et al. 1994 ; James & Stuart-Smith 2000 ; Whittington, St. Clair & Mercer 2005). Les différences dans l'ampleur de la sélection des caractéristiques linéaires par les loups pourraient être associées à la structure physique ou aux perturbations humaines. Les loups ont sélectionné des éléments longs et rectilignes (chemins de fer, lignes sismiques conventionnelles et pipelines) **mais pas** les éléments étroits et sinueux (lignes sismiques à faible impact et sentiers), qui peuvent être moins bénéfiques au déplacement des loups s'ils ne fournissent pas un chemin direct ou s'ils entravent la ligne de vue. Les loups ont sélectionné des éléments systématiquement dégagés de toute obstruction (voies ferrées, lignes de transmission et routes). Cependant, une forte perturbation humaine (c'est-à-dire sur les routes) peut diminuer l'attraction, ce qui suggère un **compromis** entre la facilitation du mouvement et l'évitement humain (Thurber et al. 1994 ; Muhly et al. 2011 ; Ciuti et al. 2012). Alors que l'influence de l'utilisation humaine sur le comportement des loups et la sélection de l'habitat a été étudiée (Hebblewhite et al. 2005 ; Hebblewhite & Merrill 2008), l'interaction avec chaque classe de caractéristiques reste non abordée.

Les loups se déplaçaient plus rapidement sur des éléments linéaires que dans la forêt, ce qui suggère que les éléments linéaires favorisent les déplacements (Latham et al. 2011a ; McKenzie et al. 2012). Au cours des deux saisons, les loups se sont déplacés plus rapidement sur les routes, les lignes sismiques conventionnelles, les pipelines et les chemins de fer. Les augmentations de la vitesse de déplacement des loups sur les sentiers et les lignes de transmission étaient faibles en été, et la vitesse n'a pas augmenté en hiver, ce qui suggère que ces caractéristiques offraient moins d'avantages pour le déplacement des loups. Les loups ont eu tendance à sélectionner les catégories de caractéristiques linéaires sur lesquelles ils se déplaçaient plus rapidement ; en été, les lignes sismiques à faible impact étaient les seules caractéristiques non sélectionnées et les seules sur lesquelles les loups se déplaçaient plus lentement. Ceci suggère que les loups sélectionnent les caractéristiques linéaires parce qu'elles augmentent leur vitesse de déplacement. Cependant, les loups ont sélectionné les lignes sismiques à faible impact et les lignes de transmission en hiver malgré une diminution des taux de déplacement, ce qui suggère un **mécanisme secondaire** de sélection des caractéristiques linéaires par les loups. Lors de l'évaluation de l'importance des différentes classes de caractéristiques linéaires sur la sélection et le déplacement des loups, il est important de considérer leur abondance dans le paysage. Si la sélection et le déplacement des loups sont fortement influencés par une classe d'éléments linéaires spécifique, comme les chemins de fer, les implications à grande échelle pour les populations de proies peuvent être limitées si cette classe d'éléments est rare. Inversement, des caractéristiques communes, comme les lignes sismiques conventionnelles, peuvent avoir un effet plus important sur le déplacement des loups. De plus, l'influence des caractéristiques individuelles telles que l'âge, le sexe et le statut de reproduction sur la sélection et le mouvement des loups sur ces caractéristiques, qui ont été trouvées pour influencer le succès de la chasse (Mech & Boitani 2003), n'a pas encore été étudiée.

L'augmentation de la vitesse de déplacement des loups sur les éléments linéaires était **moins prononcée en hiver**, et la relation entre la sélection et la vitesse de déplacement était moins apparente, ce qui confirme les effets réduits des éléments linéaires sur les déplacements des loups en hiver (Latham et al. 2011a). La résistance au mouvement causée par une neige profonde et non

compactée peut réduire les avantages des caractéristiques linéaires (Fuller 1991 ; Huggard 1993 ; Metz et al. 2012) si la neige est interceptée par les canopées forestières et donc plus profonde sur les caractéristiques linéaires. Les différences saisonnières dans le régime alimentaire, la distribution des proies et le comportement de déplacement peuvent également modifier l'utilisation des éléments linéaires. Par exemple, les déplacements facilités par les éléments linéaires peuvent devenir plus importants en été, lorsque les loups consomment en moyenne des proies plus petites qu'en hiver (Latham et al. 2011*b*) ; **le rapport entre le temps de recherche et le temps de manipulation augmente, privilégiant la vitesse pour trouver des proies**. Il est également possible que les loups concentrent leurs efforts sur la chasse ou le déplacement dans des habitats à forte disponibilité de proies afin de conserver leur énergie en hiver (Metz et al. 2012).

L'augmentation de la vitesse de déplacement sur les éléments linéaires et l'augmentation des mouvements quotidiens nets lorsque les loups utilisent des structures linéaires suggèrent que les éléments linéaires ont pour fonction d'augmenter le taux de recherche instantané. Étant donné que le taux de recherche instantané dans l'équation du disque est composé de la distance parcourue (Fryxell et al. 2007), une plus grande distance parcourue entraînera un taux de recherche plus élevé si le tampon de recherche et le succès de l'attaque restent inchangés. **Toutes choses égales par ailleurs, une augmentation du taux de recherche instantané entraîne un taux de prédation plus élevé, et par conséquent, le taux de prédation devrait augmenter** (Messier & Crête 1985). Cette relation a été suggérée à l'aide de simulations (McKenzie et al. 2012), et des travaux récents montrent que les taux de prédation d'originaux par les loups étaient fortement liés aux taux de déplacement des loups (Vander Vennen et al. 2016). Cependant, le taux de recherche instantané peut augmenter sans que le taux de prédation n'augmente si les proies saturent le paysage (Holling 1959*b*).

Il est également possible que les loups utilisent des éléments linéaires pour faciliter leurs déplacements lors de la surveillance de leur territoire, du marquage olfactif, des déplacements vers et depuis les sites de rendez-vous, parmi les parcelles d'habitat ou les sites de tanières, sans influencer les comportements de chasse (Mech & Boitani 2003 ; Tsunoda et al. 2009 ; Giuggioli, Potts & Harris 2011). Alors que les taux de déplacement augmentaient lorsque les loups utilisaient des caractéristiques linéaires, le temps passé sur ces caractéristiques était faible, limitant potentiellement leur effet sur des comportements tels que la chasse. Cependant, le fait de passer une petite partie de leurs déplacements quotidiens sur des éléments linéaires augmentait considérablement la distance parcourue. Alors que les « clusters » GPS spatio-temporels pourraient être utilisés pour mesurer les taux de prédation (Webb, Hebblewhite & Merrill 2008), ces mesures sont largement influencées par la probabilité de présence aux carcasses, qui est à son tour influencée par la saison et la taille des proies (Metz et al. 2011). Bien que ces méthodes fonctionnent raisonnablement bien avec les grandes proies en hiver, les taux de prédation pendant les saisons sans neige (Metz et al. 2011 ; Palacios & Mech 2011 ; Vucetich et al. 2012) et des petites proies comme les caribous et les nouveau-nés (Webb, Hebblewhite & Merrill 2008) peuvent être sous-estimés. Par conséquent, si l'on ne mène pas d'enquêtes sur les sites de prédation, il n'est pas possible d'étudier directement la relation entre les caractéristiques linéaires et les taux de prédation, une relation importante qui n'est toujours pas étudiée.

La densité et la distribution des proies peuvent confondre l'effet des caractéristiques linéaires sur les mouvements des loups. L'augmentation des taux de recherche pourrait être aggravée dans les zones à forte densité de caractéristiques linéaires si la densité des proies est plus élevée en raison d'une plus grande disponibilité de nourriture (Serrouya et al. 2011) ou si les proies sélectionnent les

caractéristiques linéaires (Berger 2007 ; McKenzie et al. 2012). Par ailleurs, l'augmentation des taux de prédation par individu résultant de l'augmentation des taux de recherche peut être moins importante si la densité des proies est faible, en raison de l'augmentation des mortalités (voir Fahrig & Rytwinski 2009 pour une revue) ou de l'évitement des caractéristiques linéaires par les proies (James & Stuart-Smith 2000 ; Dyer et al. 2001). Les réponses à grande échelle à la densité des éléments linéaires sont peu probables étant donné que les éléments linéaires représentent une petite proportion du paysage. Comme les densités de proies sont une composante clé des taux de prédation par individu (Holling 1959*b*), il est crucial de déterminer comment les caractéristiques linéaires affectent à la fois la densité et la distribution des espèces de proies.

Comprendre comment les prédateurs (Dickson, Jenness & Beier 2005 ; Whittington, St. Clair & Mercer 2005 ; Northrup et al. 2012), les proies (Yahner & Mahan 1997 ; Ciuti et al. 2012), leurs interactions (Davies-Mostert, Mills & Macdonald 2013) et la biodiversité de divers écosystèmes (Fahrig 2003) est influencée par les caractéristiques linéaires est fondamentale à mesure que le développement humain se poursuit (voir les examens de Fahrig & Rytwinski 2009 ; Benitez-Lopez, Alkemade & Verweij 2010 ; Taylor & Goldingay 2010). De nombreuses études se concentrent sur l'effet des routes sur diverses espèces ; cependant, la compréhension des différences entre les divers corridors anthropiques deviendra utile à mesure que les corridors associés à l'extraction des ressources et aux activités récréatives augmenteront. En outre, la manière dont l'effet des caractéristiques linéaires sur les prédateurs diffère selon les différents comportements (Abrahms et al. 2015) devient de plus en plus importante à mesure que nous nous efforçons de comprendre l'influence de ces caractéristiques sur la dynamique prédateur-proie.

CONCLUSIONS

Nos résultats ont des implications pour la restauration des éléments linéaires afin d'atténuer les effets de ces derniers sur l'augmentation des déplacements des loups. Si les gestionnaires cherchent à restaurer les éléments linéaires pour réduire l'utilisation et les déplacements des loups, par exemple en restaurant la végétation par la sylviculture ou en obstruant les éléments par l'abattage des arbres ou des barrières biodégradables, il est important de noter que les loups ne réagissent pas de la même manière à tous les éléments linéaires. Bien que les voies ferrées, les lignes de transmission et les routes soient les plus choisies par les loups et qu'elles augmentent fortement la vitesse de déplacement, il n'est pas réaliste d'atténuer ces caractéristiques. Néanmoins, ces éléments doivent être pris en compte lors du **processus de restauration**, car les activités de restauration intensive à proximité d'éléments linéaires permanents peuvent être sous-optimales. Parmi les caractéristiques qui peuvent être restaurées de manière réaliste (sentiers, pipelines, lignes sismiques conventionnelles et à faible impact), nos résultats suggèrent que les lignes sismiques conventionnelles et les pipelines devraient être prioritaires car ils ont été sélectionnés par les loups et ont augmenté la vitesse de déplacement au cours des deux saisons.