

Utilisation de l'espace par les loups pendant la saison de mise bas sur l'île du Prince de Galles, en Alaska

Wildlife Biology 2018: wlb.00468

doi: 10.2981/wlb.00468

© 2018 The Authors. This is an Open Access article

Subject Editor: Hans Pedersen. Editor-in-Chief: Ilse Storch. Accepted 20 November 2018

Wolf space use during denning season on Prince of Wales Island, Alaska

Gretchen H. Roffler and David P. Gregovich

G. H. Roffler (<http://orcid.org/0000-0002-8534-3664>) (gretchen.roffler@alaska.gov) and D. P. Gregovich, Alaska Dept of Fish and Game, Division of Wildlife Conservation, 802 3rd Street, Douglas, AK 99824, USA.

Résumé

Le succès de la reproduction du loup *Canis lupus* peut être amélioré par l'accès à un habitat favorable avec des perturbations limitées pendant la saison des tanières. Par conséquent, la protection des sites de tanières peut être une stratégie de gestion importante pour maintenir des populations de loups viables. Sur l'île du Prince de Galles, dans le sud-est de l'Alaska (États-Unis), les organismes de gestion recommandent la protection des tanières et des domaines vitaux environnants. Cependant, ces agences sont préoccupées par le fait que les tailles actuelles des **zones tampons de protection** pourraient être inadéquates pour promouvoir le succès de l'élevage des petits. Afin d'éclairer les décisions de gestion concernant les zones tampons entourant les tanières de loups, nous avons utilisé les données des colliers GPS des loups de 2012 à 2016 pour quantifier la taille des zones centrales et des domaines vitaux pendant la saison des tanières. Nous avons utilisé un estimateur de densité à noyau autocorrélé (AKDE) pour calculer l'étendue des domaines vitaux et ajuster les modèles de mouvement individuels des loups. Les loups reproducteurs ont utilisé des zones centrales (AKDE 50% isoplèthe = 6 km², SD = 4 km²) et des domaines vitaux (AKDE 95% isoplèthe = 57 km², SD = 17 km²) plus petits pendant la saison de mise bas (15 avril-15 juin) que les loups non reproducteurs dans les tanières actives (zone centrale = 69 km², SD = 45 km²; domaine vital = 252 km², SD = 161 km²). Les domaines vitaux des loups reproducteurs et des loups appartenant à une meute reproductrice étaient plus petits que ceux des loups non reproducteurs pendant toute la période d'élevage des petits (15 avril-31 juillet). Les distances minimales et maximales moyennes entre la limite de l'aire centrale et le site de la tanière active (1186-6326 m) variaient considérablement mais étaient plus petites pour les loups reproducteurs (734-2308 m), et toutes les distances dépassaient la distance tampon recommandée pour les tanières (366 m). Ces résultats soulignent l'importance d'évaluer la variation individuelle dans l'utilisation de l'espace lorsqu'on envisage des mesures de gestion destinées à protéger les reproducteurs coopératifs ou d'autres carnivores sociaux. Les gestionnaires de loups doivent reconnaître que la zone tampon actuelle autour des tanières ne constitue qu'une partie de la zone centrale utilisée par les loups reproducteurs, et que les modifications de l'habitat près des tanières peuvent obliger les loups reproducteurs à utiliser un habitat sous-optimal qu'ils éviteraient normalement.

INTRODUCTION

Les loups *Canis lupus* présentent une grande variation de la taille de leur domaine vital, qui est influencée par de nombreux facteurs, notamment la densité des loups, l'abondance des proies, la qualité de l'habitat, le statut reproductif et la saison (Fuller et al. 2003, Hinton et Chamberlain 2010, Mattisson et al. 2013, Kittle et al. 2015). Pendant la saison de mise bas, les domaines vitaux des loups sont restreints car l'activité des loups se concentre autour du site de mise bas (Jędrzejewski et al. 2001, Ruprecht et al. 2012). Les petits sont les plus vulnérables pendant les 6 premières semaines de leur vie en raison de leur mobilité réduite (Mech et Boitani 2003, Mills et al. 2008), ainsi les loups localisent généralement les sites de tanière dans des zones protégées de l'exposition aux perturbations (par exemple les établissements humains, Sazatornil et al. 2016, Llana et al. 2018) ou moins visibles en raison des caractéristiques du paysage ou de la couverture végétale (Trapp et al. 2008 ; mais voir Matteson 1992 et Unger 1999). Les sites de tanières ont une importance écologique car la survie des louveteaux est plus variable au début de la saison des tanières jusqu'à la fin de l'été, et cette composante du succès reproductif a un effet important sur la trajectoire démographique de la population (Harrington et Mech 1982, Ballard et al. 1987, Fuller et al. 2003, Benson et al. 2015). L'élevage des jeunes loups ayant lieu sur ces sites, le succès de la reproduction peut être amélioré par l'accès à un habitat favorable avec des perturbations limitées pendant la saison de mise bas (Sazatornil et al. 2016), car la relocalisation des jeunes peut augmenter le risque de mortalité (Ausband et al. 2016). Cependant, d'autres études indiquent que dans certaines circonstances, les loups peuvent être tolérants aux perturbations humaines pendant la saison de mise bas (Chapman 1977, Thiel et al. 1998), et même la relocalisation des petits suite à des perturbations n'a pas causé d'impact négatif sur le succès de la reproduction (Frame et al. 2007). La variabilité du degré de tolérance des loups aux perturbations souligne la nécessité de disposer d'informations plus précises sur les besoins en matière d'utilisation de l'espace pendant la saison de mise bas, ce qui pourrait contribuer à éclairer les efforts de gestion visant à minimiser les perturbations anthropiques là où elles sont nécessaires.

Les loups du sud-est de l'Alaska ont fait l'objet d'efforts de conservation depuis le milieu des années 1990, déclenchés par les préoccupations concernant les conséquences écologiques négatives de l'exploitation forestière des forêts anciennes sur les habitats de la faune, l'augmentation de la mortalité des loups causée par l'homme facilitée par l'accès via les routes forestières (Person et al. 1996, Person et Russell 2008, Person et Brinkman 2013), et plus tard par les diminutions de la densité des loups sur l'île du Prince de Galles (POW) au cours des deux dernières décennies (Person et al. 1996, Roffler et al. 2016). Les préoccupations en matière de conservation se sont concentrées sur l'île du Prince de Galles (POW ; Fig. 1), car on estime qu'elle abrite environ un tiers de la population de loups du sud-est de l'Alaska (Person et al. 1996), et qu'elle présente également les taux d'exploitation forestière les plus élevés du sud-est de l'Alaska, avec un réseau routier étendu (Albert et Schoen 2013, Person et Brinkman 2013). À trois reprises, l'US Fish and Wildlife Service a effectué des examens de 12 mois de l'Endangered Species Act (USFWS 1995, 1997, 2016) du loup de l'archipel d'Alexander *Canis lupus ligoni*. Bien qu'il ait été déterminé que l'inscription sur la liste n'était pas justifiée pour toutes les décisions, la nécessité d'améliorer la gestion des prélèvements et des habitats des loups a été soulignée comme un élément essentiel au maintien de populations viables de loups.

L'US Forest Service (USFS) gère la majorité des terres du sud-est de l'Alaska et, avec l'US Fish and Wildlife Service et l'Alaska Dept of Fish and Game (ADF&G), par le biais du Wolf Technical Committee, a récemment élaboré des recommandations visant à maintenir des populations durables de loups POW (Wolf Technical Committee 2017), une espèce indicatrice de gestion dans le plan de gestion des terres et des ressources de la Tongass National Forest (USFS 1997, 2008, 2016). Les recommandations de gestion comprennent l'amélioration de l'habitat de la principale proie des loups du POW, le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*, par l'amélioration du fourrage et la protection des forêts anciennes, ainsi que la restriction de la mortalité des loups causée par l'homme par la gestion de l'accès aux routes et la réglementation des récoltes. L'une des principales recommandations était de protéger les tanières des loups pour éviter de perturber les activités de reproduction. Le comité technique sur le loup était particulièrement préoccupé par le fait que les lignes directrices du plan forestier actuel, qui prévoient une zone tampon boisée autour des tanières lorsque la construction de routes est découragée (actuellement 1 200 pieds [366 m]), pourraient ne pas être suffisantes pour assurer le succès de la reproduction sur un site de tanière. En outre, le comité a également recommandé de protéger indéfiniment toutes les tanières de loups documentées, ce qui constituait un changement par rapport à la protection des seules tanières qui étaient actives (Wolf Technical Committee 2017).

Sur le POW, les loups choisissent des sites de tanière à faible altitude, en terrain plat, dans des forêts anciennes adjacentes à des habitats ouverts (par exemple, des prairies et des muskogs) et des cours d'eau douce ou des lacs, et évitent les zones à forte densité de routes (Person et Russell 2009, Roffler et al. 2018). Les recommandations de gestion récemment révisées ont approuvé la protection permanente des sites de tanières et des habitats environnants adéquats (où la recherche de nourriture et d'autres activités ont lieu) pour permettre le succès de l'élevage des petits (Wolf Technical Committee 2017), mais le Wolf Technical Committee a reporté la définition de distances tampons spécifiques pour les tanières et la proportion d'habitats de vieilles forêts (considérés comme importants pour l'habitat de mise bas des cerfs et des loups ; Wallmo et Schoen 1980, Person 2001, Person et Russell 2009) à maintenir dans les zones de recherche de nourriture en attendant le développement et l'évaluation de nouvelles informations. Nous avons mené cette recherche pour fournir des informations plus détaillées au comité technique sur le loup concernant l'utilisation de l'habitat de mise bas des loups, qui pourraient être utilisées pour mieux informer la protection des sites de mise bas.

Dans cette étude, nous avons évalué l'utilisation de l'habitat des tanières de loups et la taille des domaines vitaux saisonniers. Notre premier objectif était de quantifier la taille des zones centrales autour de chaque site de tanière. Nous avons effectué ces analyses dans le but précis de fournir les informations demandées par le comité technique sur le loup, notamment les distances maximales et minimales entre les limites de la zone centrale et la tanière. Notre deuxième objectif était de quantifier la taille des domaines vitaux autour des tanières, puis, à l'intérieur de chaque domaine vital, d'évaluer les caractéristiques de l'habitat, en particulier la proportion de forêts anciennes par rapport aux autres catégories de couverture terrestre, et la distance entre les tanières et les routes. Le troisième objectif de cette étude était de quantifier la taille des domaines vitaux saisonniers (élevage des petits, fin de l'été, automne, fin de l'hiver) des loups individuels et des meutes de loups, et d'examiner la relation entre la taille des domaines vitaux individuels et les caractéristiques des loups (identité individuelle,

appartenance à une meute, sexe, statut de reproduction, association avec une tanière active) et les caractéristiques temporelles (saison et année). Nous avons utilisé les données des colliers GPS des loups collectées à des intervalles plus courts que les colliers radio VHF utilisés dans les recherches précédentes sur les loups du POW, ce qui nous a permis d'évaluer les schémas de déplacement et de calculer les domaines vitaux pendant la saison de mise bas abrégée, ce qui n'était pas possible auparavant. Cette recherche fournira des informations pour guider la gestion à long terme des sites de tanières de loups dans les environnements forestiers, ainsi qu'un aperçu écologique de la variation de l'utilisation saisonnière de l'espace et du comportement.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

Notre zone d'étude était située sur POW, la plus grande île (6670 km²) du sud-est de l'archipel de l'Alaska (Fig. 1). Les forêts pluviales tempérées dominées par l'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*) et la pruche occidentale (*Tsuga heterophylla*) constituent la principale couverture terrestre et sont entrecoupées de peuplements forestiers équiennes à différents stades de succession résultant de coupes à blanc. Les muskegs, les estuaires marins, les zones riveraines et alpines sont des types d'habitats non forestiers sur le POW. Notre zone d'étude s'est concentrée sur le centre-nord du POW, une zone où l'exploitation forestière à l'échelle industrielle est importante et où l'on trouve environ 4800 km de chemins forestiers (densités dans le nord du POW : 0-4,44 km km² ; Roffler et al. 2018). La densité de loups sur POW et les îles environnantes a varié de 39,5 loups/1000 km² en 1994 à 9,9-25,5 loups/1000 km² au cours de la période 2013-2016 (Roffler et al. 2016).

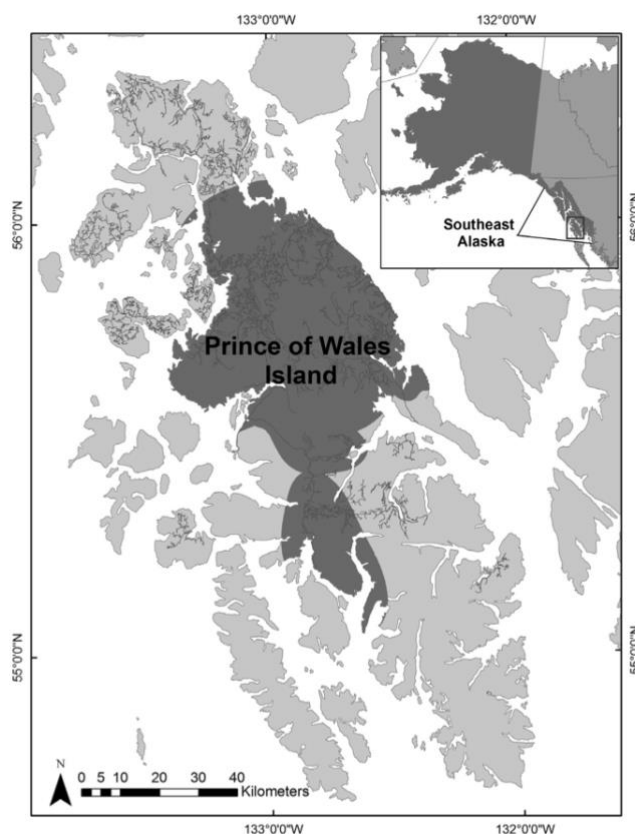


Figure 1. Zone d'étude de l'utilisation de l'espace par les loups, île du Prince de Galles, Alaska, États-Unis, 2012-2016. La zone de domaine vital composite (domaines vitaux combinés de 13 loups) pendant la période de mise bas (15 avril-15 juin) est représentée en gris foncé, les routes en noir

Captures et suivi

Nous avons capturé et radio-équipé des loups durant la période 2012-2016 en utilisant les méthodes décrites précédemment dans Roffler et al. (2018). Brièvement, nous avons utilisé des pièges à pied à long ressort rembourré et à ressort hélicoïdal non rembourré modifiés avec des leurres, produits commercialement et de l'urine de canidé utilisés comme attractifs. Les loups retenus ont été immobilisés chimiquement (en utilisant soit de la tiletamine HCl et du zolazepam HCl, soit une combinaison de kétamine et de médétomidine) et équipés d'un collier radio GPS à spectre étalé (Mod 4500, Telonics, Inc.). Toutes les procédures de capture et de manipulation ont été approuvées par le State of Alaska Animal Care and Use Committee. Les colliers GPS ont obtenu une localisation toutes les 6 h de janvier à août, et toutes les 2 h de septembre à décembre, qui ont été ramenées à toutes les 6 h par souci de cohérence. Les colliers ont été libérés automatiquement après 24 mois.

Nous avons utilisé les données de localisation GPS pour détecter les sites de tanières actives. Les tanières actives présumées ont d'abord été identifiées en examinant les emplacements de loups munis d'un collier qui étaient géographiquement concentrés dans une zone restreinte pendant la période précédemment identifiée comme la période de parturition (entre la dernière semaine d'avril et la deuxième semaine de mai ; Person et Russell 2009). Nous avons également visité les sites de tanières 3 à 6 semaines après la parturition présumée afin de vérifier la production de petits par observation visuelle. Nous nous sommes approchés des sites à pied par groupes de 1 à 3 personnes et avons enregistré les observations des loups lorsqu'ils étaient vus ou entendus. Nous avons fouillé la zone autour de l'entrée des tanières à la recherche de traces fraîches de crottes de loup, de poils, de raclures ou d'autres signes. Nous avons observé la tanière à la recherche de louveteaux, mais nous avons limité notre temps de présence dans la zone à moins d'une heure pour éviter de perturber excessivement les loups reproducteurs. **Malgré ces efforts, 3 meutes de loups ont déplacé leurs petits dans une tanière voisine (<0,5 km) pendant la période d'étude.** Dans deux de ces cas, des employés de l'agence ont effectué des visites supplémentaires à la tanière après nos visites sur le terrain pour observer les petits, et dans un cas, des vols en hélicoptère à basse altitude pour des activités d'exploitation forestière ont commencé immédiatement avant l'événement de relocalisation (Roffler et al. unpubl.). Person et Russell (2009) ont également rapporté un faible nombre de relocalisations en réponse à des visites humaines sur les sites des tanières. En outre, nous avons visité annuellement 26 tanières précédemment enregistrées par Person et Russell (2009) entre 1995 et 2004, en utilisant le même calendrier et les mêmes techniques pour faire des observations de loups dans les tanières historiques.

Nous avons installé des caméras à détection de mouvement déclenchées à distance sur les sites des tanières (Reconyx HC600, Reconyx, Inc. Holmen, WI, ou Moultrie M990i, Moultrie Products, Alabaster, AL) et avons examiné les images pour vérifier la présence de petits. Les caméras ont été installées à 15-30 m de la tanière. Le moment de l'occupation de la tanière a été déterminé en examinant les données de localisation GPS. Les loups étaient considérés comme associés à un site de tanière pendant la période où ils avaient des emplacements de manière constante (≥ 2 emplacements dans une fenêtre de déplacement de 5 jours) à moins de 200 m de l'emplacement vérifié de la tanière. Les femelles reproductrices ont été identifiées visuellement lors des manipulations ou sur des photos prises par des caméras sur les sites de tanières par des preuves de lactation (Mech et al. 1993), ou de comportement sur le site de la tanière (par exemple l'allaitement des petits, Mech et Boitani 2003). Un mâle reproducteur a

été identifié comme étant le seul mâle de la meute et par son comportement sur le site de la tanière. Les loups non reproducteurs étaient des membres adultes (≥ 2 ans) de la meute qui ne présentaient pas de signes d'élevage de petits ou de comportement dominant identifiés visuellement à partir de photos de caméras ou d'observations.

Estimation du domaine vital

Pour déterminer la zone d'utilisation autour des tanières de loups, nous avons d'abord examiné l'utilisation de l'espace en nous concentrant sur le début de la période de mise bas (15 avril-15 juin), y compris la période de parturition jusqu'à ce que les petits aient 6 semaines. Nous avons calculé les domaines vitaux de chaque loup et utilisé les contours à 50% pour définir la zone centrale, et les contours à 95% pour définir le domaine vital plus large autour de chaque site de tanière (Benson et Patterson 2015, Hinton et al. 2016).

Nous avons ensuite quantifié la taille des domaines vitaux saisonniers tout au long de l'année des loups individuels et des meutes de loups en utilisant les contours à 95%. Nous avons établi quatre saisons du domaine vital en nous basant sur le cycle de vie des loups et sur les recherches précédentes menées dans la zone d'étude (Person et Russell 2009, Roffler et al. 2018). La saison d'élevage des petits (15 avril-31 juillet) englobait à la fois la saison de mise bas et la période pendant laquelle les meutes de loups commencent à se déplacer vers les sites de rendez-vous. **À la fin de l'été (1^{er} août-14 octobre), les louveteaux deviennent plus mobiles et le centre d'activité de la meute se déplace vers les sites de rendez-vous et les zones de frai des saumons** (Person 2001). L'automne (15 octobre-31 décembre) est une période de plus grande mobilité, les petits et les adultes effectuant des déplacements plus importants dans leur domaine vital. La fin de l'hiver (1^{er} janvier-14 avril) comprend la saison de reproduction et est également une période de comportement territorial accru (Mech et Boitani 2003). **Nous n'avons utilisé dans nos analyses que les données relatives aux loups porteurs de colliers émetteurs résidents, et avons donc exclu les localisations des loups lors d'incursions extraterritoriales (déplacements temporaires en dehors d'un domaine vital qui sont nettement distincts de leurs localisations précédentes** ; Ballard et al. 1997, Burch et al. 2005), ou lors de la dispersion (un déplacement permanent hors du domaine vital de la meute natale, ou qui ne reste pas dans une zone du domaine vital pendant > 14 jours ; Person et Russell 2008).

Nous avons utilisé un estimateur de densité à **noyau autocorrélé** (AKDE ; Fleming et Calabrese 2017) pour calculer les domaines vitaux, réalisé à l'aide du paquet `ctmm` 0.3.2 (Calabrese et al. 2016, Fleming et Calabrese 2017) avec le logiciel R ver. 3.3.2 (www.r-project.org). La méthode AKDE utilise une approche de semi-variance pour tenir compte de la nature intrinsèquement autocorrélée des données de relocalisation, les lieux proches dans le temps étant également proches dans l'espace. AKDE ajuste un modèle de mouvement aux données de localisation pour estimer la structure d'autocorrélation, qui est ensuite utilisée pour dériver la largeur de bande optimale. **Les méthodes standard qui ne tiennent pas compte de l'autocorrélation sous-estiment généralement la taille du domaine vital** (Fleming et al. 2015).

En suivant les étapes de création des AKDE décrites dans Calabrese et al. (2016), nous avons d'abord ajusté visuellement une fonction semi-variogramme au variogramme des données de mouvement de chaque loup individuel. Nous avons ensuite ajusté des versions isotropes

(modèles de mouvement généraux) et anisotropes (directionnels) de types de modèles de mouvement appropriés pour nos données de localisation (indépendamment identiquement distribué [IID], Ornstein-Uhlenbeck [OU] et Ornstein-Uhlenbeck foraging [OUF]) et avons sélectionné le modèle le mieux classé via le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petites tailles d'échantillon (AICc) via la fonction `ctmm.ctmm.select`. Le modèle IID suppose que les localisations et les vitesses ne sont pas corrélées (ce qui équivaut à une estimation de la densité du noyau), tandis que les modèles OU et OUF décrivent une tendance de mouvement dirigé vers un emplacement central (par exemple, le centre d'un domaine vital). Les modèles OU et OUF décrivent tous deux un processus d'utilisation restreinte de l'espace (par exemple, la résidence dans un domaine vital), mais ils se distinguent par le fait que les vitesses ne sont pas corrélées avec OU, alors que la vitesse est corrélée avec OUF (Calabrese et al. 2016). Les modèles OU et OUF estiment tous deux la taille du domaine vital et le temps d'autocorrélation de la position, généralement interprété comme le temps de traversée du domaine vital. Nous avons fait la moyenne des fonctions de densité de probabilité des distributions d'utilisation de chacun des loups radio-équipés d'une meute pour obtenir le domaine vital de chaque meute (C. Fleming comm. pers.).

Nous avons également calculé les domaines vitaux saisonniers de chaque meute de loups à l'aide de polygones convexes minimums (MCP ; Mohr et Stumpf 1966) à 95% avec le package `rhr` (Signer et Balkenhol 2015) de R. Nous avons inclus les calculs de domaines vitaux saisonniers MCP uniquement à des fins de comparaison avec les estimations précédentes des domaines vitaux des loups dans notre zone d'étude et ailleurs. Toutes les analyses ont été effectuées en utilisant les domaines vitaux calculés par l'AKDE. Tous les domaines vitaux saisonniers et les zones centrales d'utilisation ont été découpés en fonction du littoral du POW.

Analyses des données

Superficie du domaine vital et des tanières

Nous avons testé les différences de taille des aires centrales et des aires de mise bas entre **1)** les loups reproducteurs, **2)** les loups non reproducteurs associés à une tanière active, et **3)** les loups non associés à une tanière active en utilisant l'analyse de la variance (ANOVA) avec les tests post hoc de Tukey ($\alpha = 0,05$). Nous n'avions pas une taille d'échantillon suffisante pour tester les différences entre les loups reproducteurs mâles et femelles. Pour mesurer l'utilisation centrale des aires de mise bas, nous avons mesuré les distances les plus courtes et les plus longues entre le site de mise bas actif et le bord du polygone de l'aire centrale pour les loups individuels associés au site de mise bas actif (Fig. 2). Nous avons mesuré la distance en ligne droite entre toutes les tanières actives observées pendant notre période d'étude et la route ouverte la plus proche. Nous avons utilisé ArcMap 10.2.1 (ESRI, Redlands, CA) pour effectuer toutes les analyses spatiales.

Pour évaluer la quantité d'habitats anciens dans les domaines vitaux en saison de mise bas, nous avons calculé la proportion de forêts anciennes par rapport aux autres catégories de forêts et de couverture terrestre. Le développement des données spatiales de couverture terrestre est décrit dans Roffler et al. (2018). Une forêt ancienne était âgée de plus de 150 ans. Les forêts anciennes de volume moyen et élevé ont été combinées et évaluées comme une catégorie distincte des forêts anciennes de faible volume, car elles ont une valeur plus élevée pour les cerfs en tant qu'habitat d'hiver (Suring et al. 1993). Les jeunes coupes à blanc

ont été classées comme ≤ 30 ans depuis la coupe, et ont été caractérisées par l'occurrence d'arbustes de sous-bois, tandis que les vieilles coupes à blanc ont été classées comme > 30 ans depuis la coupe, avec des canopées denses et une faible occurrence d'arbustes de sous-bois (Farmer et Kirchoff 2007). La catégorie des forêts éclaircies était composée de jeunes peuplements forestiers (l'âge moyen au moment du traitement était de 24 ans) qui avaient été traités de manière précommerciale par des éclaircies sur plus de 50% de leur surface afin de réduire la densité des arbres et d'améliorer la production de bois. Les autres classifications de la couverture terrestre incluses dans les analyses de la surface fourragère étaient la végétation ouverte (prés, prairies et muskegs), les autres zones non forestières (eau douce, broussailles, zones urbaines) et les zones alpines (haute altitude, végétation éparse, rochers et neige). Nous avons rééchantillonné toutes les données SIG à une résolution de cellule de 30 m².

Nous avons quantifié la proportion de chaque type de couverture terrestre dans le domaine vital de chaque loup pendant la saison de mise bas en utilisant l'outil Tabulate Area dans ArcMap. Nous avons testé les différences dans les proportions de couverture terrestre du domaine vital entre **1**) les loups reproducteurs, **2**) les loups non reproducteurs associés à une tanière active et **3**) les loups non associés à une tanière active en utilisant l'ANOVA avec les tests post hoc de Tukey ($\alpha = 0,05$).

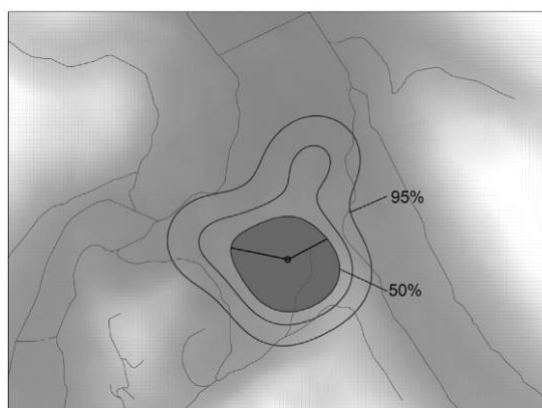


Figure 2. Schéma de la zone d'utilisation centrale (AKDE 50% isoplèthe) et de la zone du domaine vital (AKDE 95% isoplèthe) estimées avec des estimateurs de densité à noyau autocorrélé (AKDE) pendant la saison de mise bas (15 avril-15 juin), île du Prince de Galles, Alaska, États-Unis. Les zones centrales d'utilisation autour des tanières (point gris) ont été quantifiées en mesurant les distances les plus courtes et les plus longues (lignes noires) entre le site de la tanière et le bord de l'isoplèthe de 50 %

Domaines vitaux saisonniers

Nous avons testé les différences de taille des domaines vitaux des meutes de loups entre les saisons en utilisant une ANOVA avec des tests post hoc de Tukey ($\alpha = 0,05$). En plus d'examiner les domaines vitaux à l'échelle de la meute de loups, nous avons également étudié les différences entre les domaines vitaux saisonniers individuels des loups et les modèles de mouvement. Nous avons d'abord calculé le temps d'autocorrélation de position, interprété comme le temps nécessaire pour traverser le domaine vital (Péron et al. 2017) pour chaque loup en utilisant ctm (Calabrese et al. 2016, Fleming et Calabrese 2017). Nous avons ensuite utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM) avec des erreurs de distribution gamma et une fonction de lien logarithmique pour examiner la relation entre la taille du domaine vital des loups individuels et les caractéristiques des loups (identité individuelle, appartenance à une meute de loups, sexe, statut de reproduction, association avec une tanière active) et les caractéristiques temporelles (saison et année). Nous avons examiné séparément la relation

entre la taille du domaine vital pendant la saison d'élevage des petits et les caractéristiques des loups. Nous avons utilisé le critère d'information bayésien (BIC) pour sélectionner le modèle le mieux classé et le classer en fonction de son poids (BIC_w). De plus, nous avons évalué la relation entre le modèle de mouvement le mieux ajusté pour chaque loup individuel et les caractéristiques des loups en utilisant la régression logistique multinomiale. Les analyses ont été réalisées à l'aide des progiciels lme4 (Bates et Sarkar 2006) et nnet (Venables et Ripley 2002) du logiciel R.

RESULTATS

Captures et suivi

De 2012 à 2016, nous avons suivi 13 loups radio-équipés (huit femelles et cinq mâles) dans sept meutes, avec 1 à 5 loups radio-équipés dans chaque meute. En moyenne, les colliers GPS ont enregistré 809 emplacements ($SD = 415$) par loup, sur un intervalle de temps de 401 jours collier¹. Nous avons détecté 11 tanières actives sur le POW pendant la période d'étude, dont six étaient associées à des loups porteurs de colliers émetteurs. En utilisant les données GPS, les observations visuelles sur le terrain et les photos des loups prises par les caméras à détection de mouvement, nous avons identifié les loups porteurs de colliers reproducteurs et non reproducteurs dans les tanières actives. Sur les 11 sites de tanières que nous avons trouvés, 6 (55%) avaient déjà été utilisés entre 1995 et 2003 (Person et Russell 2009). Cinq tanières n'avaient jamais été utilisées par des loups. Deux tanières ont été utilisées pendant deux années consécutives au cours de notre période d'étude.

Estimation du domaine vital

Zone centrale et zone de mise bas du domaine vital

Au cours de notre période d'étude, la date moyenne d'entrée dans la tanière était le 2 mai (intervalle 20 avril-21 mai) et la date moyenne de sortie de la tanière était le 1^{er} juillet (intervalle 20 juin-21 juillet). Les loups reproducteurs avaient des dates de début d'occupation de tanière plus précoces (de 20 avril à 28 avril) que les loups non reproducteurs associés à un site de tanière actif (de 9 mai à 21 mai ; matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableau A1). En moyenne, les loups ont occupé les tanières pendant 59 jours (écart-type = 22,3, fourchette = 35-82, $n = 5$).

Les aires d'utilisation centrale de la saison de mise bas variaient de 3 à 405 km² (moyenne = 107 km², écart-type = 121 km²) pour tous les loups, et il y avait une différence statistiquement significative dans la taille moyenne des aires centrales entre les catégories de loups ($F_{2,10} = 4,91$, $p = 0,033$). Le test post hoc de Tukey a révélé que la taille moyenne des aires centrales des loups reproducteurs (6 km², $SD = 4$ km²) et des loups non associés à une tanière active (206 km², $SD = 142$ km²) différait significativement ($p = 0,038$; Tableau 1). La largeur minimale des six sites de tanières actives par rapport à la limite de l'aire centrale d'utilisation variait de 53 m à 1654 m, tandis que la largeur maximale variait de 1815 m à 14 687 m. La largeur de l'aire centrale d'utilisation était plus étroite pour les loups reproducteurs dans les sites de tanières actives (distance minimale moyenne = 734 m, $ET = 577$; distance maximale moyenne = 2308 m, $ET = 500$), ce qui reflète leurs aires centrales d'utilisation plus petites (Tableau 1). Les tanières actives du POW pendant notre période d'étude ($n = 11$) étaient en moyenne à 0,91 km de la route la plus proche (fourchette = 0,17-3,83 km, écart-type = 1,07 km).

Tableau 1. Superficie du noyau de tanières de loups (km²) estimée à l'aide d'estimateurs de densité à noyau autocorrélé à 50% (AKDE) pendant la saison de mise bas (15 avril-15 juin), largeur minimale et maximale de l'aire d'utilisation du noyau (m) sur les sites de tanières actives, et nombre de loups inclus dans chaque catégorie (n), île du Prince-de-Galles, Alaska, États-Unis, 2012-2016

	Core denning area (km ²)			Core area width (m)			
	n	Mean	SD	Minimum	SD	Maximum	SD
All wolves	13	107	121				
Breeding	3	6	4	734	577	2,308	500
Active den non-breeding ^a	5	69	45	1,638	1,577	10,344	6,317
Not associated with an active den ^b	5	206	142				

^aLa largeur de l'aire centrale est basée sur les loups non reproducteurs dans les tanières actives ($n = 3$).

^bL'aire centrale est basée sur la taille du domaine vital des loups d'une meute qui ne se reproduit pas pendant la saison des tanières.

Les domaines vitaux pendant la saison de mise bas variaient en taille de 44 à 1411 km² (moyenne = 376 km², écart-type = 418 km²) pour tous les loups. De la même manière que pour les zones centrales d'utilisation, les loups reproducteurs avaient un domaine vital moyen plus petit (57 km², ET = 10 km²) en comparaison avec les loups non reproducteurs dans une tanière active (252 km², ET = 161 km²) et les loups non associés à une tanière active (691 km², ET = 527 km²) bien que la différence ne soit pas statistiquement significative ($F_{2,10} = 3,61$, $p = 0,066$; Tableau 2). Les catégories de forêts anciennes de faible volume et de volume élevé/moyen constituaient la plus grande proportion de la couverture terrestre dans les domaines vitaux de tous les loups (34 et 28%, respectivement, Tableau 2). La proportion des deux catégories de forêts anciennes ne différait pas significativement entre les domaines vitaux des loups reproducteurs et non reproducteurs, et des loups associés et non associés à des tanières actives. La proportion des autres types de couverture terrestre ne différait pas non plus entre les groupes de loups, à l'exception des anciennes coupes à blanc qui étaient proportionnellement plus présentes dans les domaines vitaux des loups reproducteurs que dans ceux des loups non reproducteurs pendant la saison de mise bas ($F_{2,10} = 10,93$, $p = 0,003$).

Tableau 2. Moyenne et écart-type (\bar{x} [SD]) des domaines vitaux des loups (km²) estimés à travers chaque catégorie avec des estimateurs de densité à noyau autocorrélé à 95% (AKDE) pendant la saison de mise bas (15 avril-15 juin), le nombre de loups inclus dans chaque catégorie (n), et la moyenne et l'écart-type (\bar{x} [SD]) de la proportion de chaque catégorie de couverture terrestre dans les domaines vitaux, île du Prince de Galles, Alaska, États-Unis, 2012-2016

	All wolves	Breeding	Active den non-breeding	Not associated with an active den
n	13	3	5	5
Home range area (km ²)	376 (418)	57 (17)	252 (161)	691 (527)
High/medium-volume old-growth forest	0.28 (0.068)	0.32 (0.010)	0.29 (0.084)	0.25 (0.066)
Low-volume old-growth forest	0.34 (0.069)	0.26 (0.046)	0.35 (0.068)	0.36 (0.054)
Young CC ^a	0.09 (0.049)	0.13 (0.012)	0.04 (0.023)	0.11 (0.015)
Old CC ^b	0.10 (0.076)	0.19 (0.012)	0.07 (0.068)	0.12 (0.069)
Thinned ^c	0.09 (0.045)	0.07 (0.030)	0.11 (0.046)	0.08 (0.051)
Open ^d	0.02 (0.013)	0.01 (0.023)	0.02 (0.011)	0.01 (0.009)
Other non-forest ^e	0.08 (0.088)	0.01 (0.006)	0.11 (0.123)	0.09 (0.053)
Alpine ^f	0.01 (0.014)	0.00 (0.000)	0.02 (0.021)	0.00 (0.005)

^a≤30 ans depuis la coupe à blanc.

^b>30 ans depuis la coupe à blanc.

^c≥ 50% des peuplements forestiers ont été traités de manière précommerciale.

^dPrairies, prairies et muskegs.

^eEau douce, broussailles, zones urbaines.

^fHaute altitude, végétation éparse, rochers et neige.

Domaines vitaux saisonniers

La taille des domaines vitaux saisonniers varie selon les meutes, les domaines vitaux calculés par l'AKDE variant de 115 à 922 km² entre les saisons (Tableau 3). La taille des domaines vitaux des meutes de loups n'était pas significativement différente entre les saisons ($F_{3,21} = 0,25$, $p = 0,895$). La taille du domaine vital variait également d'un individu à l'autre (moyenne = 349 km², écart-type = 260 km², fourchette = 41 km²-1411 km²). La fonction de semi-variance qui correspondait le mieux aux données de localisation des loups (modèle le mieux classé par AICc pour 32 des 49 modèles de domaine vital saisonnier des loups) était la forme anisotrope du modèle de mouvement de recherche de nourriture d'Ornstein-Uhlenbeck anisotrope ($n = 13$) et d'Ornstein-Uhlenbeck isotrope ($n = 4$) pour le reste des modèles les mieux classés. Le temps moyen pour qu'un loup traverse l'étendue linéaire de son domaine vital (temps d'autocorrélation) était de 2,89 jours (écart-type = 2,37), et il était inférieur en automne (1,95 jour, écart-type = 0,99) par rapport à la saison d'élevage des jeunes (3,40 jours, écart-type = 2,61), à la fin de l'été (3,09 jours, écart-type = 2,71) ou à la fin de l'hiver (3,32 jours, écart-type = 2,91 ; Tableau 4).

Tableau 3. Période de suivi par meute et par saison (élevage des jeunes : 15 avril-31 juillet, fin de l'été : 1 août-14 octobre, automne : 15 octobre-31 décembre, et fin de l'hiver : 1^{er} janvier-14 avril), et taille du domaine vital des meutes de loups (km²) estimée à l'aide de polygones convexes minimums (MCP) et d'estimateurs de densité à noyau autocorrélé (AKDE), île du Prince-de-Galles, Alaska, États-Unis, 2012-2016

Pack	Monitoring period	Home range size (km ²)	
		MCP	AKDE
Pup-rearing			
Honker	2012–2014	516	922
Hydaburg	2013	168	211
Nossuk	2013	375	585
Ratz	2012	100	251
Sandy Beach	2015–2016	265	241
Staney	2012–2015	110	145
Trocadero	2016	116	217
Mean (SD)		236 (159)	394 (283)
Late summer			
Honker	2012–2014	363	356
Hydaburg	2013	180	220
Nossuk	2013	375	533
Ratz	2012	392	840
Sandy Beach	2015	195	292
Staney	2013–2014	131	157
Trocadero	–	–	–
Mean (SD)		273 (116)	400 (252)
Fall			
Honker	2012–2014	687	558
Hydaburg	2013	183	161
Nossuk	2013	465	545
Ratz	2012	450	249
Sandy Beach	2015	324	115
Staney	2012–2013	257	268
Trocadero	–	–	–
Mean (SD)		394 (180)	316 (191)
Late winter			
Honker	2012–2014	730	772
Hydaburg	–	–	–
Nossuk	2012	447	533
Ratz	2012	312	219
Sandy Beach	2014–2015	122	133
Staney	2012–2014	128	120
Trocadero	2016	565	917
Mean (SD)		384 (243)	449 (344)

Tableau 4. Moyenne et écart-type (ET) des données saisonnières (élevage des petits : 15 avril-31 juillet, fin de l'été 1er août-14 octobre, automne : 15 octobre-31 décembre, et fin de l'hiver : 1^{er} janvier-14 avril) des domaines vitaux individuels des loups (km²) estimés avec des estimateurs de densité à noyau autocorrélé à 95% (AKDE), moyenne et écart-type des temps de traversée des domaines vitaux (jours), et nombre de domaines vitaux saisonniers individuels des loups (n), île du Prince de Galles, Alaska, États-Unis, 2012-2016

	n	Home range	SD	Home range crossing time	SD
Pup-rearing season	13	391	352	3.4	2.61
Late summer	12	337	207	3.09	2.71
Fall	14	270	169	1.95	0.99
Late winter	10	419	292	3.32	2.92

L'appartenance à une meute de loups était la variable la plus importante expliquant la taille du domaine vital des loups individuels sur toutes les saisons ($\Delta\text{BIC} = 2,1$ à partir du modèle suivant de premier rang, $\text{BIC}_w = 0,736$; matériel supplémentaire Annexe 2 Tableau A2), tandis que l'appartenance à une meute, le statut de reproduction et l'association avec un site de tanière actif étaient les variables les plus importantes expliquant la taille du domaine vital des loups individuels pendant la saison d'élevage des petits ($\Delta\text{BIC} = 2,54$ à partir du modèle suivant de premier rang, $\text{BIC}_w = 0,78$; matériel supplémentaire Annexe 3 Tableau A3). Au niveau individuel, les domaines vitaux des loups en période d'élevage des petits étaient plus petits pour les loups associés à un site de tanière actif ($\beta = -0,939$, $\text{SE} = 0,236$, $p = 0,016$), et pour les loups reproducteurs ($\beta = -0,798$, $\text{SE} = 0,236$, $p = 0,028$; matériel supplémentaire Annexe 4 Tableau A4). **L'examen des domaines vitaux individuels des loups pendant la saison d'élevage des petits a révélé que les loups reproducteurs avaient des domaines vitaux plus petits (moyenne = 165 km²) que les loups non reproducteurs (moyenne = 459 km² ; $t_{11} = -2,19$, $df = 10,9$, $p = 0,051$).**

Le modèle de mouvement le mieux ajusté contenait le sexe et le statut de reproduction comme variables explicatives ($\Delta\text{BIC} = 6,62$ par rapport au modèle suivant le mieux classé, $\text{BIC}_w = 0,963$). Par rapport au modèle de mouvement le plus courant (la forme anisotrope de l'OUF, pour 32 des 49 modèles individuels de domaine vital des loups), les femelles étaient plus susceptibles de se conformer au modèle anisotrope de l'OU que les mâles ($\beta = 2,140$, $\text{SE} = 1,128$, $p = 0,057$) et les reproducteurs étaient plus susceptibles de se conformer au modèle anisotrope de l'OU ($\beta = 2,303$, $\text{SE} = 1,189$, $p = 0,052$). En effet, sur les 13 modèles individuels de domaines vitaux de loups conformes à ce modèle de mouvement, 12 étaient des modèles de domaines vitaux de femelles, et incluaient tous les loups documentés comme reproducteurs. Le modèle OUF isotrope représentait toutes les femelles non reproductrices, tandis que le modèle OUF anisotrope comprenait à la fois des mâles et des femelles non reproductrices.

DISCUSSION

Évaluation de l'aire centrale d'utilisation pendant la saison des tanières

Les objectifs des recommandations révisées en matière de gestion des tanières comprenaient la protection permanente des sites de tanières, le maintien d'un habitat et de zones tampons d'activité suffisants autour des tanières pour protéger les loups du développement et de l'activité humaine, et la conservation de suffisamment de forêts anciennes dans les zones de recherche de nourriture pour l'élevage des petits. La zone entourant les tanières de loups à protéger a été proposée dans d'autres systèmes et varie en fonction de l'ampleur et du moment de la perturbation potentielle, de la qualité de la matrice d'habitat environnante et

du statut juridique de la population de loups. Par exemple, des zones tampons de 1,6 à 10 km ont été recommandées pour réduire les perturbations autour des tanières en Colombie-Britannique, dans les Rocheuses Canadiennes et Américaines et dans l'intérieur de l'Alaska (Chapman 1977, Matteson 1992, Fritts et al. 1994, Paquet et Darimont 2002) ; elles ont été déterminées à partir d'observations du comportement des loups et des caractéristiques de l'habitat des tanières. Les recommandations actuelles en matière de tampon dans le plan de gestion des terres et des ressources de la forêt nationale de Tongass (366 m ; USFS 1997, 2008, 2016) sont considérablement plus petites et sont considérées comme suffisantes pour les loups pendant la saison de mise bas afin d'empêcher les déplacements des petits vers un autre site de mise bas en réponse au bruit des activités de récolte de bois au sol et à d'autres perturbations dans les habitats forestiers en raison de l'atténuation du bruit (Wolf Technical Committee 2017). Pour les activités plus bruyantes telles que les survols d'hélicoptères et la construction de routes, un buffer de 805 m (0,5 mile) a été recommandé. La justification utilisée pour établir la distance tampon de 366 m n'a pas été précisée (D. Person comm. pers.) soulignant l'importance de définir de manière transparente la justification des critères de gestion, et les informations spécifiques requises pour répondre à ces critères.

Nos recherches ont permis de quantifier les zones d'utilisation principales afin d'informer les efforts de gestion visant à protéger les tanières des perturbations en utilisant des données empiriques pour décrire l'utilisation de l'espace et les schémas de déplacement des loups. Bien que nous n'ayons pas spécifiquement évalué la tolérance des loups aux perturbations humaines, nous pensons que ces données reflètent les besoins d'habitat et d'espace autour des tanières actives pendant la période de mise bas, lorsque les petits sont les plus vulnérables. D'après nos résultats, la zone tampon actuellement recommandée n'englobe pas les aires de mise bas. Bien que les loups reproducteurs aient des zones centrales d'utilisation plus petites (et des largeurs de tampon de tanière correspondantes), la distance moyenne entre la limite de leur domaine vital central et la tanière active dépasse toujours la distance tampon forestière actuellement recommandée (366 m) autour du site de la tanière de près de 2 fois (734 m) à plus de 6 fois (2308 m). Si l'on considère les membres non reproducteurs de la meute associés à une tanière active, la distance moyenne de la limite du domaine vital central dépassait encore la distance tampon recommandée pour les perturbations au sol (d'un minimum de 1272 m) et les bruits plus forts (d'un minimum de 833 m).

La protection des loups reproducteurs au début de la saison de mise bas est une étape essentielle pour assurer le succès de la reproduction et la viabilité de la population ; cependant, comme les loups sont des reproducteurs coopératifs, il est également important de prendre en compte les besoins des membres non reproducteurs de la meute. Ces loups jouent un rôle important dans l'accompagnement et l'alimentation des petits, notamment avant le sevrage en raison de la mobilité réduite de la femelle reproductrice (Ballard et al. 1991, Potvin et al. 2004, Ruprecht et al. 2012). Inversement, parce qu'ils ne sont pas aussi étroitement liés au site de la tanière, ces loups peuvent être mieux à même de faire face aux perturbations. L'inspection des domaines vitaux des loups dans notre étude a révélé une grande variation dans la taille des domaines vitaux, le statut de reproduction apparaissant comme le principal facteur d'influence. Comme cela a été documenté dans d'autres populations de loups, le statut reproducteur influence l'utilisation de l'espace car les loups reproducteurs parcourent de plus courtes distances, sont moins actifs et ont des taux de présence dans les tanières plus élevés que les loups non reproducteurs (Theuerkauf et al.

2003, Potvin et al. 2004), ce qui se traduit par des domaines vitaux plus petits pour le couple reproducteur que pour les membres de la meute non reproducteurs (Hinton et Chamberlain 2010). Ces résultats soulignent l'importance d'évaluer l'utilisation de l'espace en termes de caractéristiques individuelles, car la variation individuelle peut être masquée lors de l'évaluation de la taille du domaine vital au niveau de la meute.

Domaine vital et habitat pendant la saison de mise bas

L'étendue des domaines vitaux était également variable pendant la saison de mise bas et principalement influencée par le statut de reproduction, avec des domaines vitaux plus petits pour les loups reproducteurs que pour les loups non reproducteurs. Le statut reproducteur influençant la variation individuelle de la taille du noyau et du domaine vital pendant la saison de mise bas, les schémas de déplacement varient également en fonction de ce facteur. Les femelles reproductrices se conformaient au modèle de mouvement anisotrope de l'OU, indiquant qu'elles présentaient une vitesse discontinue et des mouvements tortueux par rapport aux autres loups, en particulier pendant la saison d'élevage des petits et à la fin de l'été. Les femelles reproductrices ont un taux de présence élevé dans les tanières, en particulier après la parturition (Ballard et al. 1991, Potvin et al. 2004, Ruprecht et al. 2012), et le fait de rester à proximité des tanières pourrait expliquer les schémas de mouvement alambiqués qui se traduisent par une vitesse irrégulière. En revanche, la majorité des loups non reproducteurs (dont le taux de fréquentation des tanières est variable) de notre étude, présentaient des schémas de déplacement de recherche de nourriture (OUF) indiquant une vitesse et un déplacement directionnel continus. L'espace utilisé s'est déplacé pendant l'automne, car tous les loups (quel que soit leur statut de reproduction) ont pris moins de temps pour traverser leur domaine vital d'automne que pendant les autres périodes de l'année, ce qui coïncide avec la période où les petits deviennent plus mobiles et où les schémas de déplacement rayonnant à partir d'une tanière ou d'un site de rendez-vous ne sont plus nécessaires.

La quantité de chaque catégorie de couverture terrestre dans les domaines vitaux pendant la saison de mise bas était principalement proportionnelle aux quantités de couverture terrestre dans la zone d'étude élargie (centre-nord du POW, Fig. 1), les forêts anciennes constituant la majorité des domaines vitaux, et les autres zones non forestières, les coupes à blanc, les forêts traitées et la végétation ouverte étant présentes en quantités décroissantes (Tableau 1, Roffler et al. 2018). Par conséquent, la qualité de l'habitat dans les domaines vitaux pendant la saison de mise bas reflétait l'habitat existant à l'échelle du paysage. Il y avait peu de variation dans les proportions des catégories de couverture terrestre en fonction du statut de reproduction ou de l'association avec un site de mise bas actif, ce qui indique que le statut de reproduction avait plus d'influence sur la quantité globale de zone utilisée par un individu que sur la qualité de l'habitat. Une exception notable était une proportion plus élevée de vieilles forêts coupées à blanc dans les domaines vitaux des loups reproducteurs pendant la saison de mise bas. Des recherches antérieures sur la sélection de l'habitat montrent que les loups évitent les vieilles et les jeunes coupes à blanc pendant la saison de mise bas, malgré leur proximité et leur inclusion dans le domaine vital (Person et Russell 2009, Roffler et al. 2018). Au cours de cette étude, les sites de tanières étaient généralement situés dans des forêts anciennes, ce qui corrobore les résultats précédents (Person et Russell 2009), mais l'examen du paysage environnant a révélé la présence de vieilles coupes à blanc parfois à proximité immédiate des sites de tanières (0,1-1 km). Ce schéma de sélection des sites de tanières reflète

la sélection hiérarchique de l'habitat démontrée dans certaines populations de loups où les loups sélectionnent un territoire et, à l'intérieur de celui-ci, l'habitat le plus favorable pour les sites de tanières afin de réduire les risques (Trapp et al. 2008, Sazatornil et al. 2016).

Les différences dans la proportion de vieilles forêts coupées à blanc dans les domaines vitaux de mise bas peuvent s'expliquer par des variations dans les schémas de déplacement. Les loups reproducteurs, en raison de leur mobilité restreinte, ne peuvent pas utiliser un habitat forestier plus ancien, car cela nécessiterait des distances de déplacement plus importantes par rapport au lieu de mise bas. **En revanche, les loups non reproducteurs avaient des domaines vitaux environ 8 fois plus grands que les loups reproducteurs** et donc une plus grande capacité à intégrer plus de forêts anciennes dans leurs domaines vitaux malgré la proximité d'habitats défavorables (c'est-à-dire des coupes à blanc). Il convient de noter que les coupes à blanc ont été évitées dans les domaines vitaux de la saison de mise bas entre 1995 et 2004 (Person et Russell 2009) et entre 2012 et 2016 (Roffler et al. 2018), tout en devenant une catégorie de couverture terrestre plus courante.

Au cours de notre période d'étude, plus de la moitié des sites de mise bas ($n = 6$) avaient déjà été utilisés entre 1995 et 2003. La réutilisation constante de ces sites historiques par les loups pourrait être due à une variété de facteurs, y compris un comportement appris, ou une limitation de la disponibilité d'un habitat de mise bas favorable. Cependant, la capacité des loups à établir de nouvelles tanières ($n = 5$) a également été documentée au cours de cette étude, ce qui indique un certain degré de **flexibilité** dans la sélection des tanières, une disponibilité suffisante de l'habitat des tanières, ou les deux. En raison de l'utilisation démontrée de sites de tanières historiques avec une activité de mise bas enregistrée jusqu'à 17 ans auparavant, et de la réutilisation de sites de tanières au cours de cette étude et de recherches antérieures (Person et Russell 2009), les changements recommandés par le programme interagences de gestion de l'habitat du loup au plan forestier pour protéger indéfiniment les sites de tanières connus (au lieu de seulement pour les tanières actives) sont soutenus.

Domaine vital et déplacements saisonniers

Dans l'ensemble, la taille du domaine vital saisonnier des loups et l'utilisation de l'espace tout au long de l'année varient considérablement, les différences s'expliquant davantage par l'appartenance à une meute de loups que par les saisons. La taille du domaine vital est négativement liée à la qualité de l'habitat (Kittle et al. 2015), à la densité des proies (Fuller 1989, Mattisson et al. 2013, Lake et al. 2015) et à la densité des loups (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987), et peut également être influencée par la composition de la meute (Tallents et al. 2012), les caractéristiques du terrain et les prélèvements (Rich et al. 2012). Une meute de notre étude (la meute Honker) avait des domaines vitaux pour l'élevage des petits plus grands que ceux des autres meutes (Tableau 3). **La présence de plusieurs femelles reproductrices dans la meute de Honker a été mise en évidence entre fin mai et mi-juillet 2014, puisque des loups radio-équipés, des adultes non marqués et des petits ont été observés sur deux sites de tanières distants de 8 km. La présence de plusieurs femelles reproductrices dans les meutes de loups n'est pas courante (6-8% de toutes les meutes ; Mech 2000, 15,8% de toutes les meutes Ausband 2018), mais elle pourrait avoir contribué à la taille plus importante du domaine vital d'élevage des petits de cette meute** (Tableau 3). Le roulement de la femelle reproductrice est associé à l'occurrence de plusieurs femelles reproductrices

dans une meute (Ausband et al. 2017). De plus, la meute de Ratz a bourgeonné des loups de Honker en 2012 et a occupé un territoire adjacent pendant 10 mois, mais a fait des incursions occasionnelles après la saison d'élevage des petits dans le domaine vital de Honker. Ce schéma est cohérent avec les événements de **bourgeonnement**, documentés ailleurs avec un chevauchement des domaines vitaux de la nouvelle meute et de la meute d'origine, bien que le chevauchement soit le plus faible au début de la saison de mise bas (Jędrzejewski et al. 2004). L'événement de **bourgeonnement** a également contribué à la taille partiellement plus importante des domaines vitaux des meutes Honker et Ratz à la fin de l'été et à l'automne par rapport aux autres meutes de la zone d'étude (Tableau 3).

Les tailles **saisonniers** du domaine vital de la meute ne variaient pas autant au cours de l'année que ce qui avait été rapporté précédemment (Person 2001). Des tailles de domaine vital similaires entre la période d'élevage des petits et la fin de l'hiver ont été plus souvent documentées (Potvin et al. 1988, Fuller 1989) et sont attribuées en partie à une plus faible **cohésion** de la meute (Metz et al. 2011) et à des modèles de **rotation** des animaux (Demma et Mech 2009) pendant l'été. Les tailles saisonnières du domaine vital des meutes étaient également plus grandes que celles rapportées précédemment (Person 2001), qui ont été calculées en utilisant à la fois les MCP et les estimateurs de densité de noyau (KDE). Cela pourrait être dû à des facteurs méthodologiques ou écologiques. Notre étude a utilisé des colliers radio GPS, alors que Person (2001) a utilisé des données de colliers radio VHF recueillies à des intervalles plus longs (tous les 5-14 jours) pour déterminer la taille du domaine vital. La raréfaction de nos données de localisation afin d'évaluer les effets de la diminution de la fréquence des repérages sur la taille des domaines vitaux a donné des domaines vitaux du MCP ~30% plus petits et des domaines vitaux du KDE 10-25% plus grands que notre taux de repérage (ADF&G unpubl.). Cependant, nous avons également utilisé une méthode pour tenir compte de l'autocorrélation spatiale ; par conséquent, en raison de la sous-estimation de la taille des domaines vitaux par les méthodes standard (comme les KDE ; Fleming et al. 2015), nous nous attendons à ce que les AKDE soient plus grands. La taille des domaines vitaux étant inversement proportionnelle à la qualité de l'habitat, à la biomasse des proies et à la densité des loups (Ballard et al. 1987, Fuller et al. 2003, Kittle et al. 2015), la taille plus importante des domaines vitaux que nous avons signalée pourrait également être due à des facteurs écologiques, notamment une **diminution** de la **densité** des loups sur le POW au cours des deux dernières décennies (Person et al. 1996, Roffler et al. 2016), ou à des changements écologiques affectant la densité des proies, comme la réduction de l'habitat hivernal de haute qualité pour les cerfs (c'est-à-dire les forêts anciennes de faible altitude).

Implications en termes de gestion

L'intention du comité technique sur le loup est de fournir des recommandations pour maintenir l'intégrité, l'attrait et la productivité des sites de tanières avec des zones tampons boisées qui seront protégées à perpétuité. La valeur médiane de la distance minimale et maximale entre la limite centrale du domaine vital et un site de tanière était de 3756 m pour tous les loups associés à une tanière active. Par conséquent, les gestionnaires fonciers qui s'efforcent de protéger les tanières devraient envisager d'étendre les zones tampons beaucoup plus petites actuellement en place à cette taille plus grande. La forme du polygone protégé entourant la tanière doit être choisie de manière à maximiser les habitats de tanière de haute qualité (terrain plat, à faible altitude, dans les forêts anciennes, près de l'eau douce et éloigné

des zones à forte densité de routes, Person et Russell 2009, Roffler et al. 2018). Par conséquent, la largeur de la zone tampon peut varier pour tenir compte de l'habitat hautement prioritaire, mais ne devrait pas être inférieure à 734 m (la largeur minimale de la zone tampon pour les loups reproducteurs). Afin de maintenir l'habitat de recherche de nourriture pour les loups pendant la saison des tanières, il est recommandé de ne pas réduire la proportion de forêts anciennes en dessous des valeurs actuelles (61% de la zone centrale du domaine vital des loups associés à une tanière active). Le moment choisi pour restreindre les activités susceptibles de causer des perturbations est une considération essentielle ; les restrictions pourraient être assouplies à mesure que les petits deviennent plus mobiles (> 6 semaines) et capables de réagir aux perturbations (Frame et al. 2007). La période recommandée pour les restrictions saisonnières des activités de gestion autour des tanières actives est du 15 mars au 15 juillet, d'après les travaux antérieurs de Person et Russell (2009 ; Wolf Technical Committee 2017) ; cependant, des loups ont été documentés au cours de cette étude dans des tanières jusqu'au 21 juillet, et l'occupation moyenne des tanières était de près de deux mois, donc étendre la période de restriction jusqu'à fin juillet serait une action de gestion conservatrice. Étant donné que les loups réagissent de manière flexible à la densité des routes tout au long de l'année en évitant les zones à forte densité de routes pendant la saison de mise bas, mais en sélectionnant ces zones en hiver (Roffler et al. 2018), le moment est également un facteur à prendre en compte dans la fermeture des routes comme mesure de gestion. Compte tenu du schéma d'utilisation historique répétée des sites de mise bas et de l'habitat, les mesures visant à maintenir les habitats de vieux bois entourant les sites de mise bas documentés contribueront à maintenir le potentiel de reproduction réussie des loups.