

## Écologie de la mise bas des loups dans le centre-est de l'Alaska, 1993 – 2017

ARCTIC

VOL. 71, NO. 4 (DECEMBER 2018) P. 444–455

<https://doi.org/10.14430/arctic4749>

### Denning Ecology of Wolves in East-Central Alaska, 1993 – 2017

Kyle Joly,<sup>1,2</sup> Mathew S. Sorum<sup>1</sup> and Matthew D. Cameron<sup>1</sup>

#### Résumé

Les tanières sont un point central dans le cycle de vie et l'écologie des loups gris (*Canis lupus*), et leur emplacement peut influencer l'accès aux ressources clés, la productivité, la survie et la vulnérabilité à la chasse, au piégeage et aux efforts de contrôle. Nous avons analysé la sélection des sites de tanières et la phénologie de leur utilisation à l'intérieur de la Yukon-Charley River National Preserve de 1993 à 2017 afin d'améliorer notre compréhension de cette ressource. À l'échelle du paysage, nous avons constaté que les loups du centre-est de l'Alaska choisissaient des sites de tanière plus bas en altitude, sans neige plus tôt au printemps, exposés à un plus grand rayonnement solaire et plus proches de l'eau. Les sites de tanières étaient également associés à des zones qui avaient brûlé moins récemment et dont le terrain était moins accidenté à l'échelle d'un kilomètre. Ces résultats confirment notre hypothèse selon laquelle les loups font leur tanière relativement près des ressources essentielles (eau et proies) et dans des zones plus sèches (fonte plus précoce) au printemps. A l'échelle du domaine vital, les loups ont également sélectionné des sites de tanières à plus basse altitude et ont montré une forte sélection pour le centre de leur domaine vital. De plus, la distance moyenne entre les sites de tanières actives était de 37,3 km, ce qui est légèrement supérieur au rayon moyen (32,5 km) du domaine vital d'une meute. **Nos résultats soutiennent notre hypothèse selon laquelle les facteurs sociaux dynamiques modulent la sélection des facteurs environnementaux pour l'emplacement des tanières.** Les loups mettent bas loin des autres meutes afin de réduire la compétition et l'exposition aux conflits intraspécifiques. La qualité de l'habitat de mise bas ne semble pas être un facteur limitant pour cette population. Les femelles, en moyenne, sont entrées dans leur tanière le 10 mai, y sont restées pendant huit jours et sont restées à moins d'un kilomètre de la tanière pendant six jours supplémentaires après leur sortie. Nous avons constaté que les loups qui mettaient bas à des altitudes plus élevées entraient dans leur tanière plus tard que ceux qui se trouvaient à des altitudes plus basses, ce qui corrobore également l'une de nos hypothèses. Enfin, nous avons trouvé peu de preuves d'une mise en tanière plus précoce au fil du temps. Les projets de suivi à long terme, tels que le nôtre, sont essentiels pour identifier ce type de tendances.

#### INTRODUCTION

Les grands carnivores sont souvent des prédateurs du sommet qui remplissent des fonctions écologiques importantes dans l'environnement. Ils peuvent affecter les populations de grands herbivores directement, par la prédation (Gasaway et al., 1992 ; Sinclair et al., 2003 ; Ripple et Beschta, 2012 ; Joly et al., 2017), mais aussi indirectement, en modifiant leur comportement, leurs déplacements et la sélection de leur habitat (Lima, 1998 ; Laundré et al., 2001 ; Fortin et al., 2005 ; Berger, 2007). Ces impacts, à leur tour, peuvent provoquer des **effets en cascade** à travers différents niveaux trophiques (i.e., Paine, 1980 ; Carpenter et al., 1985 ; Beschta et Ripple, 2009 ; Prugh et al., 2009). Par conséquent, il faut s'attendre à ce que

des changements spectaculaires dans les populations de grands carnivores aient des répercussions importantes et conséquentes sur l'environnement naturel.

Les grands carnivores ont connu un déclin massif de leur population et une contraction de leur aire de répartition à l'échelle mondiale (Ripple et al., 2014). Les vastes écosystèmes isolés, peu peuplés et relativement intacts de l'Alaska ont généralement protégé ces carnivores des pressions telles que la perte et la fragmentation de l'habitat, la persécution par l'homme, l'épuisement de leur base de proies, et la chasse et le piégeage excessifs qui sont les causes ultimes de ces pertes. **Cependant, même dans certaines parties de l'Alaska, les efforts de contrôle des prédateurs ont considérablement affecté les populations de prédateurs** (Boertje et al., 1996 ; Keech et al., 2011). Dans le centre-est de l'Alaska, les efforts de contrôle des prédateurs à l'extérieur de la Yukon-Charley Rivers National Preserve ont affecté la population de loups (*Canis lupus*) à l'intérieur de la réserve (Schmidt et al., 2017). La réserve a été désignée, en partie, pour maintenir l'intégrité environnementale de la région et pour protéger les populations de loups et d'autres espèces sauvages ainsi que leur habitat (Alaska National Interest Lands Conservation Act, 1980 : Section 201 (10)). Pour ce faire, les gestionnaires de la faune sauvage doivent comprendre les exigences écologiques des loups par rapport à l'ensemble des prises de loups afin de contribuer à leur conservation.

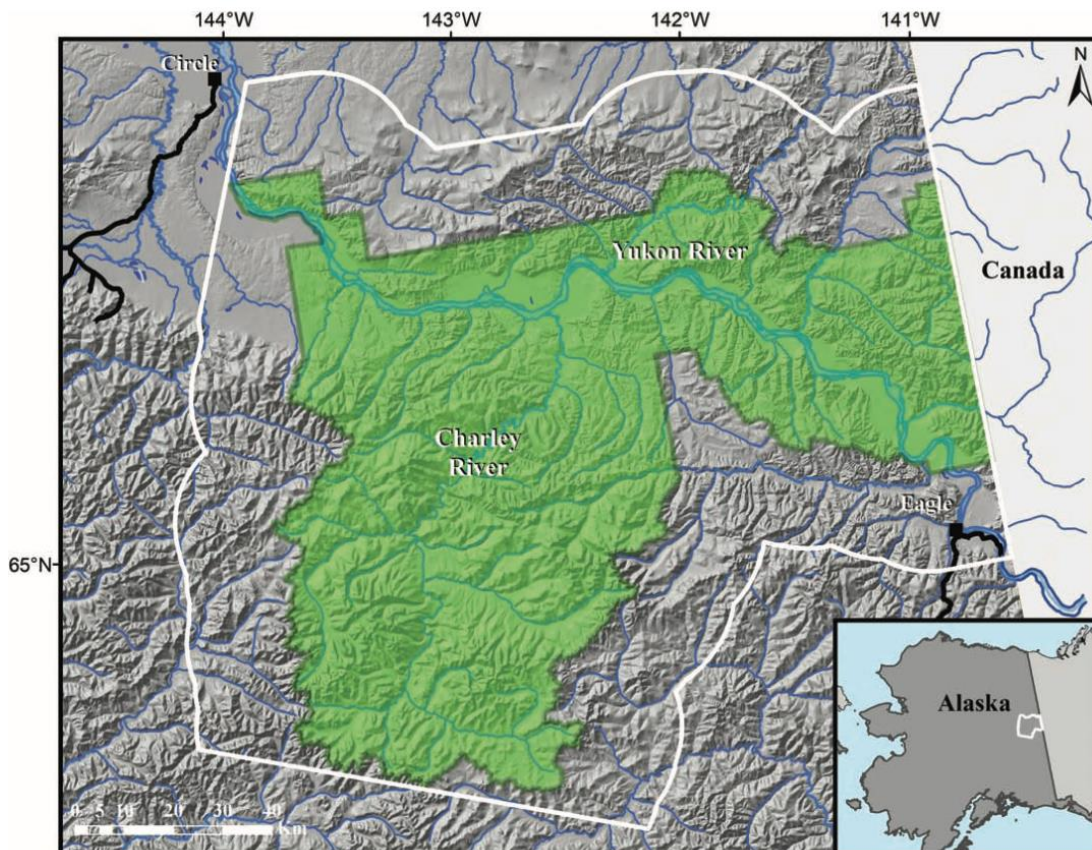
Les tanières peuvent être essentielles à la survie et constituent une ressource limitante pour certaines populations (McLoughlin et al., 2004 ; Ross et al., 2010 ; Klaczek et al., 2015). Les tanières offrent un abri contre les intempéries et une protection contre les autres prédateurs. Le microclimat relativement stable que les tanières offrent est essentiel pour la survie des jeunes (Laurenson, 1994 ; Fernández et Palomares, 2000 ; Benson et al., 2008). L'emplacement de la tanière est important pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les ressources alimentaires des loups pendant l'été peuvent être un facteur limitant (Metz et al., 2012) et affecter la survie des petits (Fuller, 1989 ; Benson et al., 2013 ; Klaczek et al., 2015). La plupart des mortalités de petits se produisent au cours des six premiers mois suivant la naissance (van Ballenberghe et Mech, 1975 ; Benson et al., 2013). Étant donné que les déplacements hors du site de la tanière sont limités par la motilité des petits pendant les six premières semaines suivant la naissance (Fritts et Mech, 1981 ; Mills et al., 2008 ; Lake et al., 2013), il est crucial de situer la tanière à proximité d'une base alimentaire abondante (Ciucci et Mech, 1992 ; Klaczek et al., 2015). **Deuxièmement**, les tanières sont généralement situées à proximité d'eau douce (Ballard et Dau, 1983 ; Person et Russell, 2009 ; Benson et al., 2015 ; Jacobs et Ausband, 2018) afin que la femelle reproductrice puisse s'abreuver tout en s'occupant de ses petits (Mech, 1970). **Troisièmement**, l'emplacement des tanières influence la vulnérabilité à la prédation des petits et des adultes (Benson et al., 2015 ; Jacobs et Ausband, 2018). Chez les loups adultes, les conflits entre meutes sont à l'origine d'un nombre important de mortalités (Murie, 1944 ; Mech et al., 1998 ; Smith et al., 2015 ; Schmidt et al., 2017). **Pour atténuer ces risques, on pense que les loups placent leurs tanières près du centre de leur territoire** (Fritts et Mech, 1981 ; Ciucci et Mech, 1992). Bien que les tanières ne soient pas utilisées tout au long de l'année, elles agissent d'une certaine manière comme un centre d'activité pour le domaine vital annuel de la meute. Ainsi, l'emplacement de la tanière et du territoire pourrait affecter l'ensemble de la meute par le biais de l'activité, de la mortalité et du recrutement (par exemple, Borg et al., 2016).

Le moment de la mise bas est physiologiquement lié au moment de l'accouplement. Le calendrier de ces événements est probablement une adaptation aux schémas climatiques à long terme et aux cycles phénologiques qui permettent d'obtenir les conditions optimales pour élever les jeunes (Sandell, 1990 ; Bowyer et al., 1998 ; Walsh et al., 2016). **Au cours des dernières décennies, la neige hivernale en Alaska a fondu plus tôt au printemps, et le verdissement se produit également plus tôt** (Monahan et al., 2016 ; Cox et al., 2017). On ne sait pas comment ces changements spectaculaires dans le calendrier des saisons et des cycles phénologiques influencent l'écologie de la tanière et la démographie des loups.

Le but de notre étude était d'élucider l'écologie de la tanière des loups dans le centre-est de l'Alaska. Nos principaux objectifs étaient d'identifier les caractéristiques du paysage et les facteurs sociétaux associés à la sélection des sites de tanières et de documenter les schémas phénologiques d'utilisation des tanières. Notre **première hypothèse** était que les loups choisiraient des sites de tanières présentant des caractéristiques physiques et environnementales adaptées au creusement de la tanière, à la thermorégulation et à l'élevage des jeunes. Ces caractéristiques garantissent que la tanière peut être creusée et qu'elle reste sèche. Souvent, ces critères signifient que les tanières sont situées sur des buttes, des eskers et des versants bien drainés, sans pergélisol et composés de sédiments à grain fin (Ballard et Dau, 1983 ; Klaczek et al., 2015). Ces types de sédiments sont associés aux zones riveraines à des altitudes plus basses. Notre **deuxième hypothèse** était que les loups localiseraient leurs tanières à proximité de ressources clés, telles que l'eau douce accessible (Mech, 1970 ; Ballard et Dau, 1983 ; Person et Russell, 2009 ; Benson et al., 2015) et les proies (Ciucci et Mech, 1992 ; Klaczek et al., 2015). Notre **troisième hypothèse** était que les loups centralisent leurs sites de tanières à l'intérieur de leur domaine vital pour éviter les autres meutes. Les loups étant des animaux territoriaux, la centralisation de leurs tanières au sein de leur domaine vital pourrait réduire la compétition et les conflits entre meutes (Fritts et Mech, 1981 ; Ciucci et Mech, 1992 ; Mladenoff et al., 1999). Notre **quatrième hypothèse** était que les loups entreraient plus tard dans les tanières en altitude, où la fonte des neiges interviendrait plus tard. Notre **dernière hypothèse** était qu'au fil du temps, avec le réchauffement du climat, les loups entreraient plus tôt dans les tanières.

## ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude de 23 166 km<sup>2</sup> englobe la totalité des 10209 km<sup>2</sup> de la Yukon-Charley Rivers National Preserve et s'étend sur une distance de 20 km à partir de son périmètre (Fig. 1). La zone tampon de 20 km a été coupée à la frontière internationale avec le Canada et au sud de la réserve afin de correspondre à l'étendue de la carte des habitats (NPS, 1997) pour la région. La région est la quintessence de la forêt boréale. L'épicéa noir (*Picea mariana*) est l'espèce d'arbre la plus commune, habitant les zones de pergélisol et les sols mal drainés. Le tremble (*Populus tremuloides*) et le bouleau (*Betula papyrifera*) sont fréquents sur les pentes exposées au sud, tandis que l'épicéa blanc (*Picea glauca*) et le peuplier (*Populus balsamifera*) se trouvent dans les couloirs riverains. Les arbustes de saule (*Salix* spp.), de bouleau glanduleux (*Betula glandulosa*) et d'aulne (*Alnus* spp.) bordent souvent les corridors riverains, mais grimpent également sur les pentes à plus faible altitude. Il existe également de vastes zones de zones humides, de toundra à touffes (par exemple, *Eriophorum* spp.) et de toundra alpine. Les sommets des montagnes sont généralement inférieurs à 2000 m. Le fleuve Yukon et la rivière Charley sont les deux principaux cours d'eau (Fig. 1).



**FIG. 1.** Zone d'étude des tanières de loups (délimitée en blanc) dans le centre-est de l'Alaska, 1993-2017. La réserve nationale de Yukon-Charley Rivers est représentée en vert. Les carrés noirs indiquent les villages de Circle (en haut à gauche) et d'Eagle (en bas à droite). Les lignes noires indiquent les routes

L'ensemble de la faune indigène est présente dans la zone d'étude, y compris des populations à faible densité d'orignaux (*Alces alces* ; Sorum et Joly, 2016) et de mouflons de Dall (*Ovis dalli* ; Joly, 2015). Les caribous (*Rangifer tarandus*) du troupeau de Fortymile passent une grande partie de leur temps, y compris la période de mise bas, dans la zone d'étude (Boertje et al., 2017). Au cours de notre période d'étude de 25 ans (1993 - 2017), la taille du troupeau a varié de 22 000 à 71 400 individus (Boertje et al., 2017 ; Friedman, 2017). Outre les loups, les autres prédateurs sont le grizzli (*Ursus arctos*) et l'ours noir (*U. americanus*), le carcajou (*Gulo gulo*) et le renard roux (*Vulpes vulpes*). Le saumon royal (*Oncorhynchus tshawytscha*), le brochet (*Esox lucius*) et l'ombre arctique (*Thymallus arcticus*) sont des espèces de poissons courantes.

La région a un climat continental typique avec des hivers longs (7 - 8 mois) et froids et des étés courts (2 - 3 mois) mais chauds et relativement secs. La neige commence généralement à s'accumuler en octobre et atteint une épaisseur maximale d'environ 50 cm en mars (Sousanes et Hill, 2014). Les températures peuvent descendre jusqu'à -51°C. La température annuelle moyenne est d'environ -4°C, les températures estivales atteignant un maximum de 33°C (Sousanes et Hill, 2014). Au cours de notre période d'étude de 25 ans, les précipitations annuelles ont été d'environ 31,5 cm (Sousanes et Hill, 2014). Les étés chauds et secs ont conduit à ce que plus de 40% de la réserve soit brûlée par des incendies de forêt depuis le milieu des années 1980 (Schmidt et al., 2017).

## MÉTHODES

### Identification et caractérisation des tanières

Les loups ont été repérés par pistage aérien et capturés à l'aide des techniques de darting décrites par Schmidt et al. (2017). La plupart des tanières ont été localisées lors de vols de radiopistage et leurs emplacements ont été enregistrés à l'aide d'unités GPS à bord de l'avion. De 1993 à 2000, les colliers étaient uniquement équipés d'émetteurs VHF. Après 2000, des colliers VHF et GPS ont été déployés. Nous avons calculé la distance euclidienne entre les tanières actives pour chaque année à l'aide d'ArcGIS. Nous avons attribué des valeurs pour les attributs suivants à chaque site de tanière : distance par rapport à la voie d'eau, altitude, aspect, pente, rugosité du terrain (Sappington et al., 2007) à l'échelle de 180 m et de 1 km, jour moyen de l'année au printemps où il n'y a plus de neige (Macander et Swingley, 2017), probabilité de pergélisol (Pastick et al., 2015), le temps écoulé depuis le dernier incendie (Alaska Interagency Coordination Center, <https://fire.ak.blm.gov/>), l'indice de rayonnement solaire (Keating et al., 2007), le type d'habitat (NPS, 1997) et un rapport forêt/non forêt.

Nous avons regroupé les types d'habitat (30 au total) en six catégories (forêt fermée, forêt ouverte, arbustes hauts, arbustes bas, graminoides et divers). Pour générer un indice de couverture autour de chaque tanière, nous avons calculé le rapport entre les types d'habitats forestiers et non forestiers en divisant la surface d'habitat forestier dans un rayon de 1 km autour de la tanière par la surface totale dans le même rayon.

### Sélection des tanières à l'échelle du paysage

Nous avons étudié les facteurs physiographiques associés à la sélection des tanières à l'échelle du paysage en utilisant des fonctions de sélection des ressources (RSF ; Manly et al., 2002) pour comparer les tanières utilisées par les loups aux autres sites disponibles dans la zone d'étude. Au cours des 25 années de notre étude, les loups du centre-est de l'Alaska, en tant que population, ont eu la possibilité de faire leur tanière n'importe où dans une zone tampon de 20 km autour de la réserve. Notre objectif étant de comprendre les attributs environnementaux statiques des tanières dans l'ensemble de la zone d'étude, indépendamment de l'historique de leur utilisation, les emplacements des tanières n'ont été utilisés qu'une seule fois dans cette analyse. Pour définir la disponibilité, nous avons attribué 1000 emplacements aléatoires (sites disponibles) avec des données physiographiques qui ne variaient pas annuellement de la même manière que les tanières. Lorsque nous avons découpé la zone tampon pour l'adapter à la carte de l'habitat, 98 emplacements aléatoires ont été supprimés. Nous avons également supprimé deux emplacements aléatoires dont les dates d'absence de neige n'étaient pas plausibles, ce qui laisse 900 points disponibles dans la zone d'étude.

Nous avons effectué une régression logistique à l'aide de modèles linéaires généralisés dans la version 3.4.3 de R (R Core Team, 2017), avec l'utilisation de la tanière comme réponse. Nous avons transformé par logit les deux covariables qui étaient des proportions, la probabilité de pergélisol et le rapport ouvert/fermé (Warton et Hui, 2011), et normalisé (soustrait la moyenne et divisé par l'écart-type) les deux mesures de la rugosité du terrain. Nous avons utilisé « divers » comme catégorie de référence pour les comparaisons d'habitats. Nous avons testé la multicollinéarité des variables prédictives en utilisant des facteurs d'inflation de la variance avec une valeur limite de 3 (Zuur et al., 2010), ainsi qu'une valeur

limite supérieure à 0,5 pour les valeurs de corrélation. La sélection des modèles a été effectuée en utilisant le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petites tailles d'échantillon (AICc, Burnham et Anderson, 2002), en commençant par un modèle global de toutes les covariables et en testant des sous-ensembles biologiquement plausibles. Au total, nous avons testé 46 modèles (voir l'Annexe 1 en ligne : Tableau S1). Pour évaluer la sélection relative de chaque covariable, nous avons réexécuté le modèle le plus performant avec des covariables continues normalisées et interprété les valeurs des coefficients. Nous avons utilisé le modèle le plus performant pour générer une carte prédictive de l'habitat de mise bas. Nous avons évalué la performance de notre modèle principal en utilisant la validation croisée leave-one-out (Boyce et al., 2002), et mesuré la capacité prédictive de notre modèle avec l'aire sous la courbe d'exploitation du récepteur (ROC) en utilisant le package « pROC » (Robin et al., 2011). Les valeurs ROC comprises entre 0,7 et 0,8 indiquent des niveaux de discrimination acceptables pour un modèle et celles supérieures à 0,8 indiquent une excellente discrimination (Hosmer et al., 2013).

### **Sélection des sites de tanières à l'échelle du domaine vital**

Sur une base annuelle, le domaine vital d'une meute de loups n'est généralement pas disponible pour une autre meute (Mladenoff et al., 1999). Par conséquent, nous avons également étudié la sélection des sites de tanière au troisième ordre (utilisation d'une composante de l'habitat dans un domaine vital) de la sélection (Johnson, 1980) en utilisant les RSF pour comparer les emplacements réels des tanières aux sites disponibles dans le domaine vital d'une femelle reproductrice. Nous avons développé des domaines vitaux annuels en utilisant uniquement les données GPS des femelles reproductrices afin d'assurer la cohérence. Nous avons délimité le domaine vital annuel, déterminé par un polygone convexe minimum à 95% (MCP) pour réduire l'influence des incursions extraterritoriales, en utilisant les données GPS de la femelle reproductrice au cours de l'année biologique précédant la mise bas comme habitat de mise bas disponible. Par exemple, nous avons utilisé les positions GPS du 30 avril 2003 au 1<sup>er</sup> mai 2004 pour créer un domaine vital à partir duquel des points aléatoires (disponibles) ont été comparés au site de la tanière du loup n°192 en 2004. Nous avons utilisé une position GPS par jour et nous avons besoin d'un minimum de 300 positions au cours de l'année afin de développer un MCP. Nous avons généré et attribué 1000 emplacements aléatoires dans le domaine vital avec les mêmes covariables environnementales que celles décrites pour les analyses à l'échelle du paysage ci-dessus. Comme indice d'exposition aux meutes voisines, nous avons déterminé la distance entre la tanière et les points aléatoires et la limite du domaine vital annuel. Nous avons ensuite comparé les emplacements aléatoires à l'intérieur du domaine vital à l'emplacement réel de la tanière dans un cadre cas-témoins apparié. Nous avons limité nos modèles à seulement deux paramètres en raison du nombre limité d'événements (voir Résultats) dans cette analyse plus restreinte (Hosmer et al., 2013), et n'avons donc pas inclus la variable de l'habitat à six niveaux. Nous avons effectué une régression logistique conditionnelle en utilisant la fonction « clogit » dans le package « survival » (Therneau, 2015) dans R avec les ensembles cas-témoins appariés comme strates et l'identifiant de la meute comme cluster pour tenir compte des corrélations entre plusieurs années de mise bas pour certaines meutes.

### **Phénologie de la mise bas**

Nous avons utilisé les estimations du début de la mise bas basées sur l'inspection visuelle décrites par Walsh et al. (2016) sur nos données GPS (2001 - 17). Cette technique s'appuie

sur la réduction des taux de déplacement quotidiens et l'augmentation des échecs de localisation GPS pour déterminer le moment où les loups commencent à mettre bas. En utilisant la même technique, nous avons déterminé quand les loups sont sortis de leur tanière (c'est-à-dire la première relocalisation GPS après la période d'échec de la localisation GPS) et combien de temps ils y sont restés avant de s'éloigner de plus d'un kilomètre du site. Cette analyse a permis de découvrir d'autres tanières potentielles (voir Résultats). Nous avons utilisé la régression linéaire multiple pour évaluer un ensemble de modèles candidats afin de déterminer quelles variables étaient corrélées avec le moment (jour de l'année) de l'entrée dans la tanière. Nous avons utilisé la taille de la meute au printemps, l'altitude, la date sans neige et l'année de l'événement comme variables dans le modèle, et la sélection du modèle a été basée sur l'AICc. La latitude étant fortement et négativement corrélée à l'altitude, elle n'a pas été incluse comme variable. Pour la durée passée à l'intérieur et à l'extérieur de la tanière, nous avons également inclus la date d'entrée dans la tanière et le nombre estimé de petits produits comme variables.

## RÉSULTATS

### Identification et caractérisation des tanières

Un total de 52 sites de tanières individuels, provenant de 26 meutes différentes, ont été initialement identifiés par des observations aériennes directes et des observations superficielles des données des colliers GPS de 1993 à 2017. La distance moyenne entre les tanières actives était de 37,3 km (écart-type = 15,1 ; fourchette 13,8 - 95,9). Nous avons identifié des tanières actives au cours de toutes les années de l'étude, à l'exception de 2014-16 où le nombre limité d'individus marqués a réduit notre capacité à détecter les tanières. L'utilisation consécutive de tanières individuelles a varié de un à huit ans, ce qui a permis d'enregistrer 116 années de tanières. À 10 occasions, une seule meute a utilisé deux sites de tanière différents la même année : la meute de 70 Mile en 2011 et 2012, la meute de Copper Mountain en 2010, la meute de Cottonwood en 2003 et 2005, la meute d'Edwards en 1996, la meute de Flat en 1995, et la meute de Webber Creek en 1999, 2000 et 2001.

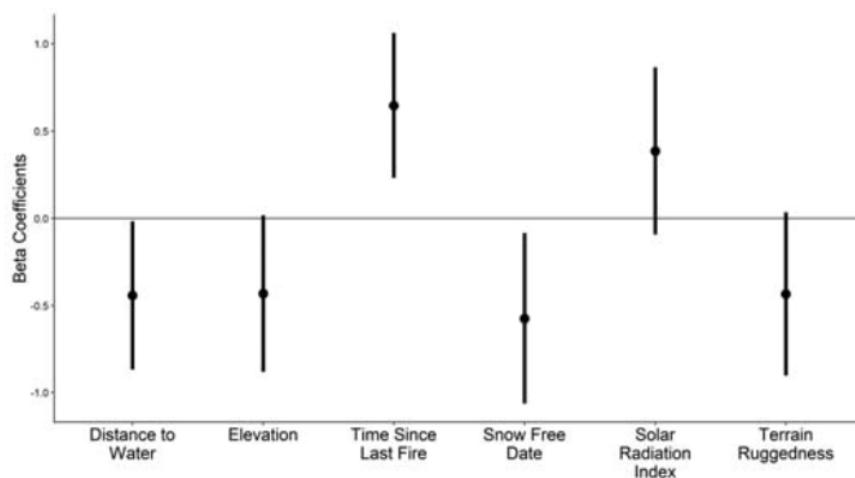
### Sélection des sites de refuge à l'échelle du paysage

Les moyennes, les écarts-types et les fourchettes des covariables utilisées dans le processus de modélisation sont présentés dans le Tableau 1. Nous avons exclu les covariables de la pente, de l'aspect et des ratios boisé/non boisé car elles avaient un facteur d'inflation de la variance supérieur à 3 et étaient corrélées avec l'indice de rayonnement solaire et l'altitude. La corrélation entre toutes les autres variables était inférieure à 50%. Les deux modèles les plus performants pour la sélection des tanières étaient la distance à l'eau, l'altitude, le temps écoulé depuis le dernier incendie, la date moyenne d'absence de neige, l'indice de rayonnement solaire, la rugosité du terrain à l'échelle de 1 km et la probabilité de pergélisol (Annexe 1 en ligne : Tableau S1). Le deuxième modèle, qui ne diffère du modèle principal que par l'ajout de la probabilité de pergélisol, se situe à moins de deux AICc du modèle principal. Les estimations des paramètres pour ces deux modèles étaient presque identiques pour les covariables partagées, et l'intervalle de confiance pour la probabilité de pergélisol se chevauchait avec zéro. Conformément aux recommandations de Burnham et Anderson (2002) et d'Arnold (2010), nous avons considéré que l'ajout de la covariable du pergélisol n'apportait pas d'informations. Notre modèle supérieur était composé de la distance à l'eau ( $\beta = -0,0002$ , SE = 0,0001), de l'altitude ( $\beta = -0,0004$ , SE = 0,0002), de la rugosité du terrain

à l'échelle à une résolution de 1 km ( $\beta = -0.3481$ ,  $SE = 0,2011$ ), la date d'absence de neige ( $\beta = -0,0675$ ,  $SE = 0,0256$ , jour), le temps écoulé depuis le dernier incendie ( $\beta = 0,0169$ ,  $SE = 0,0051$ , année) et l'indice de rayonnement solaire ( $\beta = 1,3665$ ,  $SE = 0,6057$ ). Parmi ces facteurs, le temps écoulé depuis le dernier incendie a fait l'objet de la plus grande sélection relative, les loups choisissant des peuplements plus anciens comme sites de mise bas (Fig. 2). La relation négative entre la date d'absence de neige et la mise en place des tanières est la deuxième sélection relative la plus importante, les loups choisissant les sites qui sont exempts de neige plus tôt au printemps. Dans l'ensemble, les tanières étaient caractérisées par des sites plus proches de l'eau, plus bas en altitude, plus vieux en âge de peuplement, fondant plus tôt au printemps, recevant plus de rayonnement solaire et présentant un terrain moins accidenté (Fig. 2). Les IC à 95% pour l'altitude, le rayonnement solaire et la rugosité du terrain se chevauchaient. Nous n'avons trouvé aucun effet du type d'habitat sur la mise bas des loups à la résolution que nous avons considérée. La Figure 3 illustre la probabilité relative de mise bas dans la zone d'étude. Notre modèle principal avait un score ROC de 0,77, ce qui indique une discrimination acceptable.

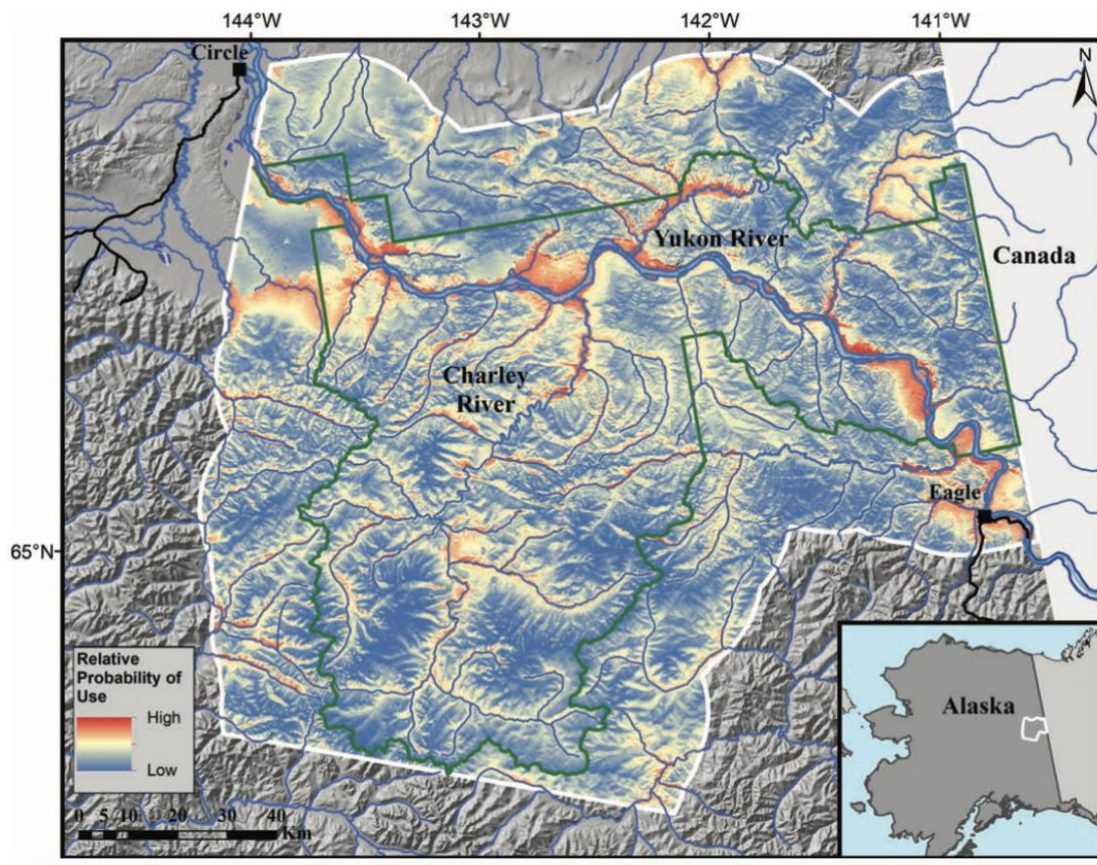
**TABLEAU 1.** Paramètres, avec les moyennes, l'écart-type et l'étendue, utilisés pour modéliser la sélection de l'habitat de mise bas des loups dans le centre-est de l'Alaska, 1993-2017. Le type d'habitat a également été inclus en tant que variable catégorielle

Parameter	Definition	Mean	SD	Range
A) Den sites:				
DistH <sub>2</sub> O	Distance to water (m)	1431	1378	39–5240
Elevation	Height above sea level (m)	575	282	207–1151
ElevFromMean	Absolute value height difference from landscape mean (m)	281	161	4–530
Terrain	Terrain Ruggedness Index at 1 km scale	0.07	0.08	0.00–0.30
Snow	Julian date when area became snow free	118	7	104–136
Fire	Number of years since the area last burned	83	31	9–100
Solar	Solar Radiation Index	0.53	0.27	-0.36–0.97
Permafrost	Probability of the area being permafrost	0.70	0.28	0.00–0.97
B) Random locations				
DistH <sub>2</sub> O	Distance to water (m)	2259	1672	2–7991
Elevation	Height above sea level (m)	737	331	172–1708
ElevFromMean	Absolute value height difference from landscape mean (m)	278	179	0–970
Terrain	Terrain Ruggedness Index at 1 km scale	0.11	0.09	0.00–0.43
Snow	Julian date when area became snow free	124	10	12–160
Fire	Number of years since the area last burned	72	36	1–100
Solar	Solar Radiation Index	0.34	0.36	-0.59–0.99
Permafrost	Probability of the area being permafrost	0.74	0.21	0.00–1.00



**FIG. 2.** Influence relative de six covariables continues sur la modélisation de l'habitat de mise bas des loups dans le centre-est de l'Alaska, 1993-2017. Les points indiquent les moyennes et les barres, les intervalles de confiance à 95%. Les covariables ont été normalisées en soustrayant la moyenne et en divisant par l'écart-type

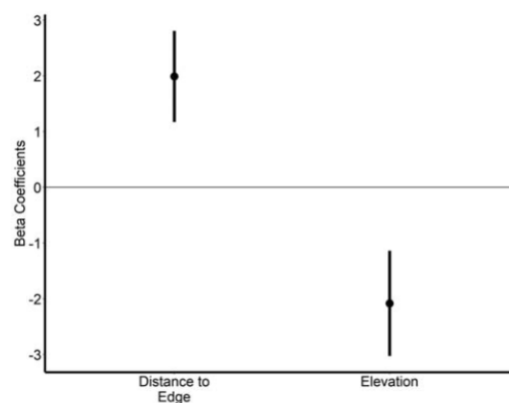




**FIG. 3.** Carte d'adéquation des ressources pour l'habitat de mise bas des loups dans le centre-est de l'Alaska, 1993-2017. Les teintes bleu foncé représentent la plus faible adéquation (probabilité relative de sélection), les teintes plus claires représentent une meilleure adéquation, et les teintes rouges, la meilleure adéquation

### Sélection des tanières à l'échelle du domaine vital

Nous avons développé 25 domaines vitaux pour les femelles reproductrices de huit meutes différentes, entre 2004 et 15, pour lesquelles nous disposons d'une année de données de localisation avant la mise bas et d'un emplacement de tanière correspondant. Les domaines vitaux annuels étaient en moyenne de 2830 km<sup>2</sup> (SE : ± 514 km<sup>2</sup> ; intervalle 743 – 11 765 km<sup>2</sup>). La distance à la limite du domaine vital ( $\beta = 0,0003$ , SE robuste = 0,00006) et l'altitude ( $\beta = -0,0066$ , SE robuste = 0,0015) constituaient le modèle le plus performant (Annexe 1 en ligne : Tableau S2). Les loups ont montré une forte sélection pour les zones proches du centre de leur domaine vital et pour les altitudes plus basses à l'intérieur de leur domaine vital (Fig. 4).



**FIG. 4.** Influence relative des covariables standardisées sur la régression logistique conditionnelle de la sélection des sites de tanières basée sur les variations annuelles des domaines vitaux des meutes de loups dans le centre-est de l'Alaska, 2004-15. Les points indiquent les moyennes et les barres, les intervalles de confiance à 95%

## Phénologie de la mise bas

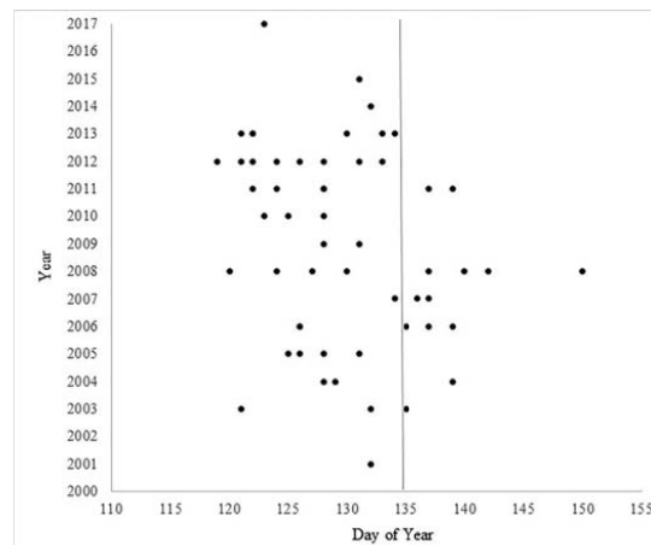
A partir de nos données GPS sur les femelles reproductrices, nous avons identifié un total de 55 événements de mise bas, qui ont eu lieu toutes les années de 2001 à 2017, à l'exception de 2002 et 2016. La plupart (> 75%) des événements correspondaient à des sites de mise bas connus ; cependant, 13 ne correspondaient pas et représentaient probablement des sites de mise bas précédemment inconnus. En 2008 pour la meute de Step Mountain et en 2012 et 2013 pour la meute de Snowy Peak, plus d'une femelle par meute a semblé mettre bas (tous les autres événements étaient le fait d'une femelle/meute/année). Les louves sont entrées dans leur tanière pour mettre bas du 29 avril au 30 mai (jour de l'année 119-150), avec une date moyenne du 10 mai (jour de l'année 130 ; SD = 6,5 ;  $n = 55$  événements). Les louves sont restées en moyenne 8,3 jours (SD = 3,7 ; intervalle 2-20) à l'intérieur de la tanière. Après être sortis de la tanière, les loups sont restés dans un rayon de 1 km autour du site de la tanière pendant 5,8 jours supplémentaires (SD = 7,7 ; fourchette 0-40). Les 55 événements de mise bas ont montré que les loups retournaient à un seul endroit : soit la tanière natale, soit une tanière secondaire (c'est-à-dire une tanière dans laquelle les petits ont été déplacés après la naissance), soit un site de rendez-vous.

Le meilleur modèle expliquant le moment de l'entrée comprenait l'altitude ( $\beta = 0,0039$ , SE = 0,0012) et l'année ( $\beta = -0,3049$ , SE = 0,2272). Le seul autre modèle à moins de 2 AICc ( $\Delta\text{AICc} = 0,11$ ) ne retenait que l'altitude ( $\beta = -0,0043$ , SE = 0,0011). Pour deux événements de mise bas, nous ne disposons pas de la taille de la meute au printemps et comme cette variable ne figurait pas dans les meilleurs modèles, nous avons refait nos analyses sans elle. Cela n'a que légèrement modifié nos résultats, car le modèle supérieur était l'altitude ( $\beta = 0,0045$ , SE = 0,0012) seule et le seul autre modèle à moins de 2 AICc ( $\Delta\text{AICc} = 0,46$ ) était composé de l'altitude ( $\beta = 0,0040$ , SE = 0,0012) et de l'année ( $\beta = -0,3695$ , SE = 0,2398). L'altitude était significativement associée au début de la mise bas ( $R^2 = 0,21$ ,  $F = 13,96$ ,  $df = 54$ ,  $p < 0,01$ ), l'entrée dans la tanière se produisant plus tard dans les sites à plus haute altitude, mais plus tôt au fil du temps. Les entrées en tanière le 15 mai ou plus tard n'ont pas eu lieu depuis 2011 (Fig. 5), quand il y en a eu deux (le 17 et le 19 mai). Parmi les entrées en tanière survenues le 15 mai ou plus tard, 85% (11 sur 13) ont eu lieu avant 2009 (c.-à-d. en 2001-08). Ce résultat n'a pas été affecté par un biais d'échantillonnage puisque 49% des entrées de tanières ont été détectées entre 2001 et 2008 et 51% entre 2009 et 2017. Nous n'avons pas détecté de corrélation significative entre la durée de la présence dans ou à la tanière et l'une ou l'autre des variables examinées.

## DISCUSSION

Les tanières représentent un élément essentiel de l'écologie des loups, et il est important de comprendre le processus de sélection de ces caractéristiques pour que les gestionnaires de la faune puissent prendre des décisions éclairées concernant la gestion et la conservation des loups. Ici, nous avons étudié les facteurs physiographiques et sociaux associés à la sélection des tanières par les loups de l'intérieur de l'Alaska. Nos résultats suggèrent que les loups choisissent des corridors fluviaux de basse altitude qui fondent plus tôt dans la saison, mais aussi des zones bien éloignées des limites de leurs domaines vitaux annuels afin de réduire le risque de compétition et de conflit entre congénères. Ces informations sont nouvelles et instructives pour cette région, car le choix du site de la tanière peut influencer la survie des adultes et des jeunes (Laurenson, 1994 ; Fernández et Palomares, 2000 ; Benson et al., 2008,

2015 ; Ross et al., 2010 ; Jacobs et Ausband, 2018). Nous nous attendons à ce que nos résultats informent largement la gestion et la conservation en documentant où et quand les loups mettent bas, ce qui pourrait permettre des décisions fondées sur des données sur les saisons de chasse et de piégeage appropriées et les fermetures de zones.



**FIG. 5.** Moment (jour de l'année) où les loups sont entrés dans les tanières dans le centre-est de l'Alaska, 2001-17. La ligne verticale indique le jour 135 (15 mai) comme point de référence

La neige fond plus tôt à basse altitude, et nous avons constaté que les sites qui se sont libérés de la neige plus tôt ont été sélectionnés pour la mise bas à l'échelle du paysage. Ces sites bénéficiaient également d'un rayonnement solaire plus important. Ballard et Dau (1983) ont constaté que les tanières étaient préférentiellement situées sur des pentes orientées vers le sud et l'est (79% des tanières que nous avons enregistrées étaient orientées de la même façon), ce qui est également lié à des niveaux plus élevés de rayonnement solaire. Toutes ces conditions devraient favoriser la chaleur et la sécheresse pendant la saison des tanières. Nous soupçonnons que la présence de pergélisol et le type de sol (par exemple, le sable) sont des facteurs importants dans la sélection des tanières, mais nous n'avions pas de données à la résolution nécessaire pour saisir cette relation. Les tanières ont également été situées à l'écart des zones qui avaient été récemment brûlées par des incendies. Selon les conditions édaphiques, les vieux peuplements ont tendance à être associés à un habitat forestier. Les forêts matures ont tendance à se trouver sur des sols bien drainés dans cette région et pourraient fournir de l'ombre pour faciliter la thermorégulation des petits à l'arrivée de l'été. Cependant, comme dans d'autres études (p. ex. Theuerkauf et al., 2003), la sélection différentielle par type d'habitat n'a pas été confirmée. Les tanières étaient également situées dans des zones où le terrain était moins accidenté à l'échelle de 1 km. Un terrain moins accidenté près du site de la tanière pourrait augmenter les lignes de vue des loups (en fonction de la végétation), ce qui leur donnerait plus de temps pour se retirer ou s'engager avec d'autres prédateurs qui pourraient menacer leurs jeunes. Ainsi, nous pensons que nos résultats soutiennent notre hypothèse selon laquelle les tanières sont sélectionnées en fonction des caractéristiques physiques et environnementales qui conviennent au creusement, à la thermorégulation et à l'élevage des jeunes.

A l'échelle du paysage, nous avons constaté que les loups choisissaient des sites de tanières proches de l'eau et à des altitudes plus basses, ce qui confirme notre hypothèse sur les

ressources et est en accord avec d'autres études. Un accès facile à une source fiable d'eau douce est essentiel pour une femelle reproductrice qui s'occupe de ses petits nouveau-nés (Mech, 1970 ; cette étude). Les sites relativement moins élevés ont tendance à offrir un meilleur accès à des espèces proies telles que l'original (Sorum et Joly, 2016), le castor (*Castor canadensis*), le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), le poisson et la sauvagine. Les caribous sont également souvent présents à des altitudes plus basses en hiver (Boertje et al., 2017). Cependant, les sites à plus haute altitude auraient un meilleur accès aux veaux caribous du troupeau Fortymile qui naissent juste après que les loups sortent de leur tanière (Boertje et al., 2017). Ainsi, les liens entre les ressources critiques et la sélection des sites de tanières méritent encore des études supplémentaires à petite échelle ; nous recommandons d'évaluer la distribution, l'abondance et la disponibilité des proies des loups comme prochaine étape.

Les habitats de mise bas de haute qualité (Fig. 3) étaient relativement abondants dans le paysage, et nous ne pensons pas qu'il s'agisse d'un facteur limitant pour cette population. Notre carte RSF du paysage (Fig. 3) décrivant la probabilité relative d'utilisation de l'habitat de mise bas est, à notre avis, la première de ce type dans la région. Les zones de basse altitude bénéficiant d'un rayonnement solaire plus important, qui fondent plus tôt au printemps et qui se trouvent à proximité des cours d'eau mais loin des zones récemment brûlées, présentaient la probabilité relative d'utilisation la plus élevée. Deux zones à forte probabilité relative d'utilisation qui n'avaient pas de tanières documentées se distinguent : la première se trouve le long du fleuve Yukon en aval (nord-ouest) d'Eagle, et la seconde en amont (sud-est) de Circle. Il est possible que le premier site n'ait pas de tanières documentées parce qu'il est relativement éloigné de notre base d'opérations dans la partie nord-ouest de la réserve et qu'il pourrait donc être affecté par une réduction de l'effort d'échantillonnage. Par ailleurs, l'absence de tanières peut être liée à l'utilisation de la zone par l'homme. Le fleuve Yukon gèle en hiver et les gens l'utilisent comme corridor de déplacement. La pression accrue de la chasse et du piégeage ainsi que les perturbations associées à la proximité des villages peuvent influencer sur le choix des tanières. L'absence de tanières en amont de Circle appuie ce dernier raisonnement, car la région est proche de notre base d'opérations. En outre, d'autres facteurs écologiques (par exemple, l'abondance des proies, la quantité de terrain propice aux opérations de capture aérienne) et comportementaux (par exemple, la dynamique sociale au sein des meutes ou entre elles), que nous n'avons pas pu étudier à cette échelle, peuvent également influencer le choix des sites de tanières par les loups et notre capacité à les détecter. Notre analyse du paysage s'est limitée aux aspects physiographiques statiques de la sélection des tanières, mais une série de facteurs biologiques et climatiques qui varient chaque année (par exemple, la densité des loups, la disponibilité des proies et les conditions d'enneigement) influencent probablement aussi la sélection des tanières chaque année.

Notre analyse basée sur le domaine vital suggère que la structure sociale dynamique de la population de loups au cours d'une année donnée module la sélection des attributs physiques du paysage pour un lieu de mise bas. Comme dans l'analyse à l'échelle du paysage, nous avons constaté que les loups choisissaient des altitudes plus basses par rapport à ce qui était disponible dans leur domaine vital. Comme nous l'avons vu plus haut, l'utilisation d'altitudes plus basses pour la mise bas est probablement liée à une fonte des neiges plus précoce et à un meilleur accès aux ressources clés. Il est intéressant de noter que nous avons également constaté que les loups choisissaient des sites de mise bas près du centre de leur domaine vital, comme cela a été constaté dans d'autres études (par exemple, Trapp et al., 2008). Cette

constatation suggère que les loups tentent de réduire la compétition et les conflits avec les autres meutes tout en optimisant l'accès aux proies. La **centralisation** des sites de tanières à l'intérieur des domaines vitaux et à l'écart des autres meutes réduit la compétition et les conflits entre meutes, qui contribuent largement à la mortalité des loups (Murie, 1944 ; Mech et al., 1998 ; Smith et al., 2015 ; Schmidt et al., 2017). **Avoir une tanière près du centre du domaine vital d'une meute peut donc être bénéfique pour la fitness** (Fritts et Mech, 1981 ; Ciucci et Mech, 1992). **Nous supposons qu'un site de tanière centralisé peut optimiser l'accès aux proies dans plusieurs directions, et ainsi améliorer l'efficacité de la chasse et réduire la vulnérabilité des loups voyageant seuls pendant l'été, lorsque la cohésion de la meute est plus faible.** Nos résultats sont en accord avec des études sur d'autres canidés ; par exemple, Moorcraft et al. (2006) ont trouvé que les territoires des coyotes (*Canis latrans*) étaient influencés par la disponibilité des proies ainsi que par l'évitement des meutes voisines.

Les tanières actives étaient situées à environ 37,3 km, en moyenne, de la tanière active la plus proche. La taille moyenne du domaine vital des meutes dans la région est de 3322 km<sup>2</sup> (Burch, 2013). Un cercle de cette superficie a un rayon de 32,5 km. **Par conséquent, nous pensons que ces chiffres renforcent notre hypothèse selon laquelle les loups situent leurs tanières au centre de leur domaine vital et à l'écart des autres meutes.** Pour les populations pour lesquelles les sites de tanières sont bien surveillés, mais le marquage radio est limité, l'utilisation de la distance à la tanière active la plus proche a le potentiel d'être un indice de la taille du domaine vital, bien qu'une étude plus approfondie de cette relation doit être menée. À l'avenir, la sélection des tanières devrait être évaluée en utilisant des facteurs variant annuellement, y compris la distance et le chevauchement avec les territoires d'autres meutes, l'abondance des proies, le niveau d'activité humaine et les variables climatiques, ainsi que des moyens alternatifs pour délimiter les domaines vitaux (voir Potts et Lewis, 2014 ; Kittle et al., 2015).

Le début de la **mise bas** a varié entre le 29 avril et le 30 mai, avec une date moyenne du 10 mai, ce qui est remarquablement similaire aux dates rapportées ailleurs en Alaska (voir Walsh et al., 2016). La mise bas en Alaska semble se produire quelques semaines plus tard qu'au Minnesota (deuxième semaine d'avril ; Fuller, 1989), mais quelques semaines plus tôt que dans l'Arctique Canadien (fin mai à début juin ; Heard et Williams, 1992), ce qui suggère un lien étroit avec la latitude. Les femelles sont restées en moyenne huit jours dans la tanière et sont restées à proximité (< 1 km) de celle-ci pendant six jours supplémentaires. C'est environ 10 jours de moins que ce que Fuller (1989) a rapporté pour les loups du Minnesota. Nous pensons qu'une grande partie de cette différence peut être expliquée par des différences de méthode, y compris le niveau de précision accru offert par la technologie GPS qui n'était pas disponible dans les études précédentes. D'autres études visant à déterminer si la durée du séjour des femelles à la tanière est liée à la biomasse de proies disponibles sont nécessaires.

Le début de la mise bas a eu lieu plus tard dans les sites de plus haute altitude, ce qui peut être lié à une fonte des neiges plus tardive ou à une biomasse de proies moins disponible. « L'année » figurait également dans les modèles les plus importants pour le moment de la mise bas, avec une mise bas plus précoce au fil du temps. Les IC à 95% se chevauchent, ce qui signifie que l'apparition plus précoce de la mise bas au fil du temps n'est pas une relation forte. Cependant, depuis 2011, le début de la mise bas a toujours eu lieu avant le 15 mai. Nous avons surveillé le début de la mise bas pendant 17 ans (2001 - 17) et nous avons

constaté que 85% des événements qui se sont produits le 15 mai ou plus tard ont eu lieu au cours des sept premières années de l'étude (c.-à-d. en 2008 ou avant). Le réchauffement rapide des températures dans la région a entraîné une fonte des neiges et un verdissement plus précoces (Monahan et al., 2016 ; Cox et al., 2017). Ici, nous documentons des preuves que ces événements plus précoces peuvent à leur tour affecter le moment de la mise bas des loups dans le centre-est de l'Alaska. Étant donné la période de gestation fixe des loups, ces facteurs peuvent être des indices des conditions auxquelles les loups sont confrontés pendant la reproduction (février et mars) ou des conditions de l'été précédent qui, à leur tour, influencent le moment de la reproduction et de la conception. Nous postulons que la relation entre le début de la mise bas et l'altitude suggère que les loups ont la plasticité nécessaire pour s'adapter aux conditions à des échelles temporelles et spatiales très fines (c'est-à-dire à l'intérieur de leur domaine vital), ce qui peut augmenter leur résilience face au changement climatique. Il convient d'étudier plus avant la manière dont les changements dans la phénologie de la mise bas affectent la démographie des loups.