

# Les visites uniques de tanières actives de loups n'ont pas d'impact sur le recrutement des louveteaux ou la taille de la meute

 Check for updates

## WILDLIFE BIOLOGY

**Research article**

### Single visits to active wolf dens do not impact wolf pup recruitment or pack size

Thomas D. Gable<sup>1</sup>✉, Sean M. Johnson-Bice<sup>2</sup>, Austin T. Homkes<sup>1</sup> and Joseph K. Bump<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Fisheries, Wildlife and Conservation Biology, University of Minnesota, St. Paul, MN, USA  
<sup>2</sup>Department of Biological Sciences, University of Manitoba, Winnipeg, Manitoba, Canada  
Correspondence: Thomas D. Gable ([thomasd.gable@gmail.com](mailto:thomasd.gable@gmail.com))

Wildlife Biology 2024: e01195 doi: 10.1002/w|63.01195

## Résumé

L'évaluation des méthodes utilisées pour capturer et marquer les nouveau-nés est nécessaire pour s'assurer que les méthodes de recherche sont éthiques, qu'elles suivent les meilleures pratiques et qu'elles n'ont pas d'impact involontaire à long terme sur les nouveau-nés ou les populations. Nous avons utilisé une approche quasi-expérimentale (référence versus traitement) pour déterminer si le fait de visiter des tanières de loups *Canis lupus* et de marquer des louveteaux, affecte des paramètres importants de la population de loups. Plus précisément, nous avons examiné si le recrutement des petits et la taille des meutes différaient entre les meutes où nous visitons les tanières et manipulons les petits (« meutes perturbées » = groupe de traitement) et celles où nous ne visitons pas les tanières (« meutes non perturbées » = groupe de référence). Au cours de la période 2019-2023, nous avons étudié 43 meutes de loups et portées, dont 19 étaient des meutes perturbées et 24 des meutes non perturbées. Nous n'avons trouvé aucune différence dans le recrutement ou la taille des meutes entre les meutes perturbées et les meutes non perturbées. Cependant, nous avons observé des variations annuelles substantielles dans le recrutement et la taille des meutes, ce qui indique que d'autres facteurs écologiques (par exemple l'abondance des proies) sont probablement responsables des changements annuels dans le recrutement et la taille des meutes. Nos résultats sont cohérents avec plusieurs autres études, et l'ensemble de cette recherche indique que les tanières de loups peuvent être visitées une seule fois et que les bébés loups peuvent être manipulés brièvement à des fins de recherche sans avoir d'effet mesurable sur le recrutement et la taille de la meute.

## INTRODUCTION

Il est essentiel de comprendre le cycle de vie des espèces sauvages et la manière dont les paramètres clés de la population (par exemple la survie, la mortalité) varient en fonction de l'âge pour comprendre la dynamique de la population des espèces (Gotelli 2008). La collecte de ces données est relativement simple et non invasive pour les espèces facilement observables. Cependant, pour les espèces cryptiques qui sont difficiles à observer, les

chercheurs doivent utiliser des **méthodes alternatives** pour collecter des données et comprendre le cycle de vie d'une espèce (Smith et Pinter-Wollman 2021). Cela est particulièrement vrai lorsque les chercheurs conçoivent des études pour étudier la mortalité et la survie des nouveau-nés - deux paramètres démographiques importants qui déterminent souvent la dynamique d'une population plus large (Gaillard et al. 1998, Gude et al. 2012).

Les chercheurs capturent et manipulent couramment les nouveau-nés pour les compter, les marquer, les étiqueter, les distinguer d'une autre manière et/ou les munir d'un collier dans le but d'étudier la survie et la mortalité néonatale (Benson et al. 2013, Leonard et al. 2017, Severud et al. 2019, Engebretsen et al. 2023). Les méthodes utilisées pour ce faire sont souvent spécifiques à chaque espèce, tout comme les réactions de la faune aux chercheurs qui manipulent les nouveau-nés. Certaines espèces sont sensibles aux perturbations humaines, et la manipulation des jeunes peut directement causer la mortalité par le stress (myopathie de capture) (Höfle et al. 2004, Seguel et al. 2013) ou en amenant les parents à abandonner les nouveau-nés (Donadio et al. 2012, DelGiudice et al. 2018). Cependant, les nouveau-nés de nombreuses espèces sauvages peuvent être manipulés avec peu ou pas d'effets négatifs observables (par exemple, diminution de la survie ou du recrutement des nouveau-nés) (Vashon et al. 2003, Powell et al. 2005, Beck et al. 2009, Leonard et al. 2017). Néanmoins, il est nécessaire d'évaluer les méthodes utilisées pour capturer et manipuler les nouveau-nés afin de s'assurer que les méthodes de recherche sont éthiques, suivent les meilleures pratiques et n'ont pas d'effets involontaires sur les nouveau-nés ou les populations (Sikes et Bryan 2016, Horning et al. 2019).

Les loups gris *Canis lupus* sont une espèce cryptique qu'il est difficile d'étudier dans de nombreuses régions pendant l'été, lorsque les petits sont élevés. Les loups sont particulièrement difficiles à étudier dans les systèmes densément boisés où la visibilité pendant l'été est extrêmement limitée et où il n'est pas possible d'observer les loups de manière fiable. En conséquence, la survie, les mouvements et le comportement des louveteaux pendant cette période restent mal compris dans la plupart des écosystèmes forestiers (Fuller et al. 2003, Schmidt et al. 2008, Palacios et Mech 2010). Pour évaluer la survie des louveteaux et collecter des données sur d'autres paramètres importants de la population, les chercheurs visitent souvent les tanières et extraient les petits pour déterminer le sexe et la taille de la portée, enregistrer les données morphométriques et marquer les individus avant de replacer les petits dans les tanières (nous appelons ce processus « manipulation des petits » ci-après) (Crawshaw et al. 2007, Beck et al. 2009). Dans d'autres cas, les chercheurs visitent les tanières dans le but d'augmenter les populations de loups en danger en introduisant des petits nés en captivité dans les portées nées dans la nature par le biais d'efforts d'élevage croisé (Harding et al. 2016, Gese et al. 2018).

Bien que plusieurs études aient examiné comment les perturbations humaines et/ou la manipulation des petits influencent la survie ou le recrutement des petits, peu d'entre elles ont utilisé une approche expérimentale avec des **groupes de contrôle/référence** (c'est-à-dire des meutes non perturbées) et des **groupes de traitement** (c'est-à-dire des meutes perturbées) (voir cependant Frame et al. 2007). La plupart des travaux antérieurs ont plutôt examiné l'évolution du taux de survie des petits manipulés après la capture/le marquage afin de comprendre les éventuels effets liés à la manipulation (Crawshaw et al. 2007, Argue et al. 2008, Beck et al. 2009). L'absence d'approche expérimentale est compréhensible car l'étude de la survie directe des petits dans des groupes de « contrôle » ou de « référence » est très

difficile - voire pratiquement impossible - dans les systèmes où les petits ne sont pas facilement observables.

Pendant plusieurs années, nous avons manipulé des petits en visitant des tanières de loups actives dans le Greater Voyageurs Ecosystem (GVE), MN, USA, afin d'étudier la taille des portées et la survie des petits loups, et de marquer les petits loups pour qu'ils soient identifiés lors des opérations ultérieures de suivi ou de repérage GPS. En utilisant ces données en plus d'autres mesures de population collectées, nous avons utilisé une approche quasi-expérimentale unique pour évaluer les effets que les visites uniques aux tanières pour marquer les petits ont sur le recrutement des petits (petits ajoutés par meute) et la taille de la meute (loups par meute). Nous avons examiné la taille des meutes afin d'évaluer spécifiquement si le marquage des louveteaux influence la taille des meutes d'une manière autre que le recrutement. Nous avons cherché à savoir si le recrutement des petits et la taille des meutes mesurée plus tard dans l'année étaient différents entre les meutes où nous avons visité les tanières et marqué les petits (traitement) et les meutes où nous n'avons pas visité les tanières et marqué les petits (référence). Notre approche était avantageuse car le recrutement et la taille des meutes peuvent être estimés de manière non invasive en utilisant des réseaux de caméras à distance. Notre étude fournit donc une évaluation nouvelle et utile des effets éventuels de la visite des tanières de loups et du marquage des petits sur le recrutement des petits loups et la taille des meutes.

## AIRE D'ETUDE

---

### L'écosystème du Grand Voyageur

Le GVE est un écosystème boréal méridional de 1966 km<sup>2</sup> situé dans la province de la forêt mixte Laurentienne. Le paysage est caractérisé par des forêts denses (feuillus, conifères et mixtes) et d'abondants lacs, tourbières et zones humides entrecoupés d'affleurements et de crêtes rocheuses résultant de l'activité glaciaire (Gable et al. 2018). La partie septentrionale de GVE est constituée du parc national Voyageurs (882 km<sup>2</sup>). Le reste de la région au sud du parc national Voyageurs est constitué de terres fédérales, d'État, de comté, de sociétés forestières et de terres privées. Une grande partie des terres situées en dehors du parc national des Voyageurs est activement exploitée, ce qui donne un paysage composé de coupes à blanc, de jeunes forêts, de zones humides et de forêts matures. Le GVE a connu de fortes densités de loups au cours des 30 dernières années et la densité moyenne depuis 2015 a été de 60 loups à 1000 km<sup>2</sup> (Gable et al. 2022, 2023), malgré la chasse et le piégeage des loups au nord, au Canada. Les loups dans le GVE étaient une espèce menacée selon l'Endangered Species Act des États-Unis pour la durée de notre étude, à l'exception d'une brève période en 2021-2022, lorsque les loups ont été temporairement retirés de la liste (bien qu'aucun prélèvement légal n'ait eu lieu au cours de cette période de retrait de la liste).

## MATERIEL ET METHODE

---

### Localisation des tanières

Nous avons capturé des loups adultes à l'aide de pièges à pattes rembourrés de caoutchouc et les avons équipés de colliers GPS programmés pour prendre des positions toutes les 20 minutes ou toutes les 6 heures. Nous avons identifié les tanières de loups actives en nous basant sur le mouvement de ces loups munis de colliers GPS (Walsh et al. 2016). Nous avons généralement visité les tanières de loups au cours des deux premières semaines de mai, lorsque les petits étaient âgés d'environ 3 à 5 semaines (la date moyenne de mise bas est le

11 avril ; Voyageurs Wolf Project, données inédites). Une fois dans les tanières, nous avons retiré les petits de la tanière et les avons placés ensemble dans un sac en toile de jute. Nous avons ensuite sexé, pesé et prélevé des échantillons biologiques (poils/sang) sur chaque petit individuellement. Nous avons également inséré une balise transpondeur passive intégrée dans l'écusson de chaque petit, et marqué à l'oreille les petits de 3 des 19 portées. Après manipulation, nous avons remis tous les petits ensemble dans la tanière. Le temps total passé dans les tanières était généralement < 30-60 min.

Dans plusieurs cas, nous n'avons pas pu voir la totalité de l'intérieur d'une tanière et nous n'étions donc pas certains d'avoir observé et/ou marqué tous les petits depuis l'intérieur de la tanière. Pour confirmer ou mettre à jour nos observations sur la taille des portées, nous avons placé des caméras à distance à l'extérieur des tanières pour enregistrer des vidéos des petits après leur marquage. Nous avons estimé la taille moyenne des portées pour les loups de GVE en utilisant les données des portées pour lesquelles nous étions certains d'avoir observé et compté tous les petits dans une tanière (par exemple, les cas où nous avons pu observer tous les petits dans une tanière ou les cas où nous avons observé à plusieurs reprises le même nombre de petits dans les tanières à l'aide d'une caméra de surveillance). Nous avons considéré que la taille de la portée correspondait au nombre de petits observés dans une tanière 3 à 5 semaines après la mise-bas. Nous n'avons visité les tanières actives qu'une seule fois et n'y sommes retournés pour récupérer les caméras qu'une fois les tanières abandonnées par les loups. Toutes les captures et manipulations de petits et d'adultes ont été évaluées et approuvées par les comités institutionnels de protection et d'utilisation des animaux du National Park Service et de l'Université du Minnesota (protocoles : MWR\_VOYA\_WINDELS\_WOLF et UMN 1905-37051A).

**Tableau 1.** Répartition des meutes de loups étudiées par année et par groupe de traitement (perturbé ou non perturbé) dans l'écosystème Greater Voyageurs, MN, USA.

Year	Disturbed	Undisturbed	Total
2019–2020	3*	5	8
2020–2021	6	4†	10
2021–2022	6†	6†	12
2022–2023	4	9	13
Total	19	24	43

\*Nous avons des estimations minimales et maximales du recrutement pour deux meutes en raison de l'incertitude ; une meute a recruté un minimum d'un petit et un maximum de deux petits, et l'autre un minimum de trois et un maximum de quatre petits.

†Nous avons des estimations minimales et maximales du recrutement pour une meute dans ce groupe. En 2020-2021, une meute non perturbée a recruté 1 à 2 petits. En 2022, une meute perturbée a recruté 4-5 petits et une meute non perturbée a recruté 1-3 petits.

### Estimation du recrutement et de la taille des meutes

Au cours de la période 2019-2023, nous avons étudié le recrutement et la taille des meutes pour les meutes où nous avons visité des tanières et manipulé des petits (« meutes perturbées ») par rapport aux meutes où nous n'avons pas visité de tanières et manipulé des petits (« meutes non perturbées »). Pour ce faire, nous avons utilisé des caméras à distance déployées tout au long de l'année dans des endroits stratégiques à l'intérieur des territoires des meutes afin d'obtenir le plus grand nombre d'observations de meutes voyageant ensemble à la fin de l'été, à l'automne et en hiver (Ausband et al. 2022). Le nombre de caméras déployées dans notre zone d'étude a augmenté chaque année, passant de ~ 50-60 caméras déployées en 2019-2020 à ~ 210-220 caméras déployées en 2022-2023. Nous avons étudié les meutes perturbées et non perturbées pour chaque année de notre étude afin de tenir

compte de la possibilité d'une variation annuelle dans le recrutement et les estimations de la taille des meutes (Tableau 1).



**Figure 1.** Exemple de la façon dont les louveteaux recrutés dans l'écosystème du Grand Voyageur, MN, USA peuvent être distingués des loups adultes pendant l'hiver. Les quatre loups de cette figure faisaient partie de la même meute et ont été capturés par la même caméra à distance au cours d'une période de 2,5 semaines allant de la mi-février à début mars 2022. Le panneau **A** est un jeune loup recruté (~ 10 mois) qui se distingue facilement des loups adultes par sa structure faciale, son développement et son apparence générale (Mech 1970, Peterson et Page 1988). Le panneau **B** est le mâle reproducteur (~ 3 ans) de la meute, le panneau **C** la femelle reproductrice (âge inconnu), et le panneau **D**, un loup subordonné (2 ans). Les loups des panneaux **A** et **D** ont tous deux été marqués par des puces électroniques alors qu'ils étaient âgés d'environ 4 semaines.

Nous avons considéré la taille de la meute comme étant le nombre de loups dans chaque meute à la fin de l'année biologique, qui se termine à la mise bas (Borg et Schirokauer 2022). Nous avons donc estimé la taille des meutes en obtenant des observations répétées des meutes de loups à l'aide de caméras à distance (moyenne de huit observations indépendantes par meute ; Gable et al. 2022) pendant notre période de suivi hivernal (1<sup>er</sup> décembre-10 avril). Pour plus de détails sur les méthodes et les efforts, voir Gable et al. (2022, 2023). Nous avons utilisé les observations répétées des meutes de loups collectées pendant notre période de suivi hivernal pour déterminer la composition des meutes, y compris le nombre de petits survivants dans chaque meute (Gable et al. 2022, 2023). Nous avons considéré que le recrutement était le nombre de louveteaux de chaque meute ayant survécu à leur première année biologique. Comme nous n'avons pas pu observer les loups précisément à la fin de l'année biologique (10 avril), nous avons supposé que les petits qui ont survécu jusqu'en janvier ont été recrutés (comme Gude et al. 2012). **Le risque de mortalité pour les petits est le plus élevé à la fin de l'été et à l'automne (Fuller et al. 2003), et si les petits survivent à l'hiver, leur probabilité de survie est élevée, ce qui explique pourquoi la taille des meutes dans la**

GVE est presque identique au milieu de l'hiver (décembre) et à la fin de l'hiver (mars), juste avant la naissance des petits (Gable et al. 2022, Cassidy et al. 2023). Nous avons déterminé le nombre de petits dans chaque meute à l'aide de séquences vidéo filmées par des caméras à distance, car les petits se distinguent facilement des adultes pendant la majeure partie de l'année (Fig. 1, Peterson et Page 1988, Gable et al. 2022), grâce à la structure et au développement de leur visage, à leur pelage et à leur taille (selon la période de l'année). Lorsqu'elles étaient disponibles, nous avons également utilisé les informations sur la composition des meutes de loups marquées par GPS et les données sur la taille/composition des meutes de l'année biologique précédente pour nous aider à déterminer le nombre de petits recrutés. Dans cinq cas, nous n'étions pas sûrs du nombre de petits recrutés dans une meute parce que nous n'avions pas obtenu d'images de caméra de sentier d'une qualité suffisante pour déterminer de manière concluante le nombre précis de petits (Tableau 1). Dans ces cas, nous avons utilisé toutes les informations disponibles sur la composition sociale d'une meute pendant la période de surveillance hivernale (par exemple, les informations fournies par les loups munis de colliers, la connaissance des couples reproducteurs ou des subordonnés adultes d'une meute, toute observation de petits, etc. Par exemple, en 2020, la meute Huron était composée de quatre loups : deux d'entre eux étaient le couple reproducteur - le mâle reproducteur portait un collier et la femelle était facilement identifiable grâce à son apparence - et un subordonné qui était manifestement un petit. Nous n'avions pas d'images claires du quatrième membre de la meute et nous avons donc conclu qu'au minimum un petit a survécu et au maximum deux petits ont survécu.

Nous n'avons pris en compte que les meutes pour lesquelles la reproduction a eu lieu ou dont on peut supposer avec certitude qu'elle a eu lieu (par exemple, une femelle allaitante ou des petits observés sur les caméras). En effet, les meutes qui ne se sont pas reproduites ne peuvent pas recruter de petits cette année-là et ne sont donc pas pertinentes pour cette étude. Nous n'avons pas inclus les meutes si nous ne pouvions pas déterminer s'il y avait eu reproduction (par exemple, un nouveau couple de loups reprenant un territoire existant en hiver).

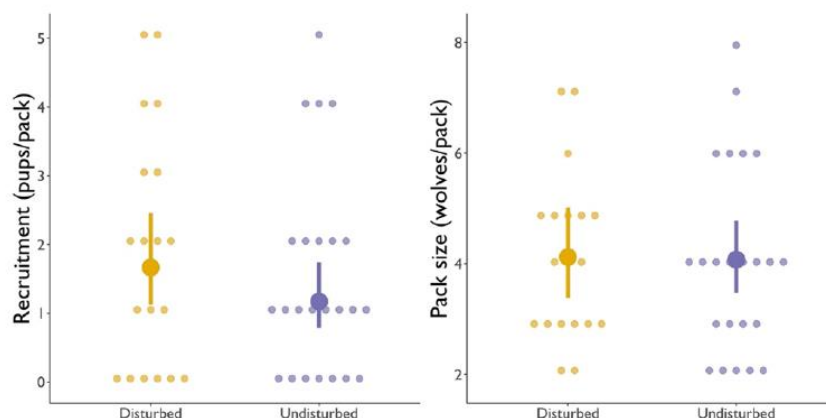
### Analyse des données...

## RESULTATS

Nous avons étudié 43 meutes dans cette analyse : 8 en 2019-2020, 10 en 2020-2021, 12 en 2021-2022, et 13 en 2022-2023 (Tableau 1). Sur les 43 meutes étudiées, nous avons visité les tanières et manipulé les petits de 19 meutes (meutes perturbées). Nous n'avons pas visité les tanières ni manipulé les petits des 24 autres meutes (meutes non perturbées).

Nous n'avons pas détecté de différence de recrutement entre les meutes perturbées et non perturbées ( $p = 0,16$  ;  $\beta_{undisturbed} = -0,35$  ; intervalle de confiance à 95% [IC] = -0,86 à 0,15, Fig. 2). Cependant, le recrutement était plus élevé ( $p < 0,005$ ) en 2021-2022 (2,3 louveteaux/meute ;  $p < 0,005$ ,  $\beta_{2021-2022} = 1,39$ , IC 95% = 0,58-2,39) et 2022-2023 (2,3 louveteaux/meute ;  $p < 0,005$ ,  $\beta_{2022-2023} = 1,42$ , IC 95% = 0,60-2,41) qu'en 2020-2021 (0,6 louveteaux/meute) (Fig. 3). Nous n'avons pas détecté de différence de recrutement entre 2019-2020 et 2020-2021 (0,9 petit contre 0,6 petit ;  $p = 0,42$  ;  $\beta_{2019-2020} = 0,45$  ; 95% CI = -0,66 à 1,59). Nous avons dérivé des estimations minimales et maximales du recrutement pour cinq meutes pour lesquelles nous n'étions pas certains de l'exactitude du nombre de petits

recrutés. Bien que nos résultats ci-dessus aient utilisé les estimations minimales, nos résultats n'ont pas changé lorsque nous avons exclu ces cinq cas ou lorsque nous avons utilisé les estimations maximales du recrutement.



**Figure 2.** Recrutement et taille des meutes dans l'écosystème Greater Voyageurs, MN, USA, où nous avons visité des tanières et manipulé des petits (« meutes perturbées » ; orange) par rapport aux meutes où nous n'avons pas visité de tanières ni manipulé de petits (« meutes non perturbées » ; violet). Les points les plus grands sont des estimations du recrutement et de la taille des meutes pour les meutes perturbées et non perturbées, avec des intervalles de confiance de 95%. Les points plus petits représentent les données brutes recueillies auprès des meutes individuelles.

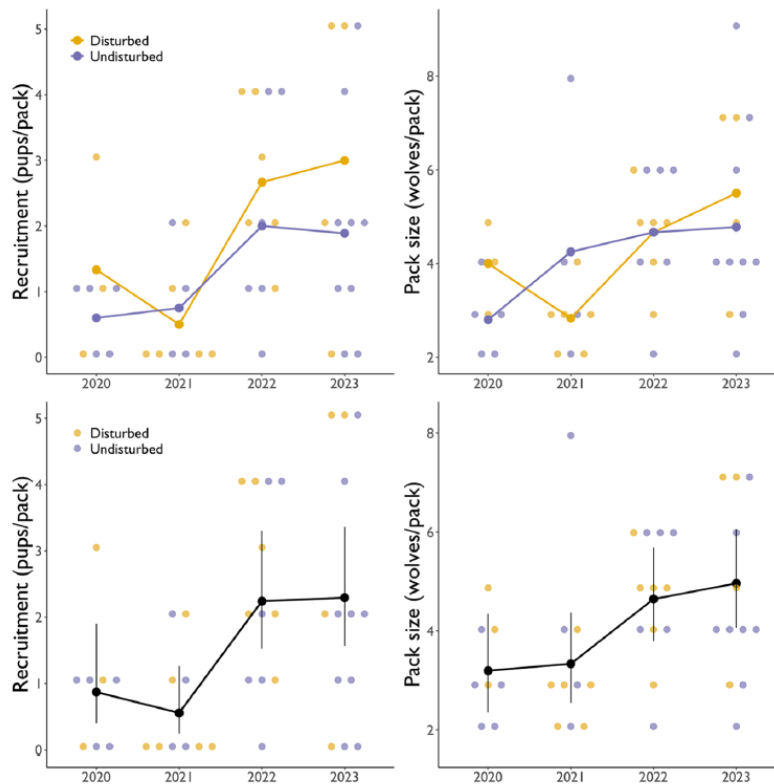
Nous n'avons pas détecté de différence dans la taille des meutes entre les meutes perturbées et les meutes non perturbées ( $p = 0,93$  ;  $\beta_{non\ perturbées} = -0,01$  ; intervalle de confiance à 95% [IC] =  $-0,24$  à  $0,22$ , Fig. 2). Cependant, la taille des meutes était plus élevée en 2021-2022 (4,7 loups ;  $p < 0,05$ ,  $\beta_{2021-2022} = 0,33$ , IC 95% =  $0,02-0,65$ ) et 2022-2023 (5,0 loups ;  $p < 0,05$ ,  $\beta_{2022-2023} = 0,40$ , IC 95% =  $0,09-0,71$ ) qu'en 2020-2021 (3,3 loups) (Fig. 3). Nous n'avons pas détecté de différence dans la taille des meutes entre 2019-2020 et 2020-2021 (3,3 vs 3,4 ;  $p = 0,83$ ,  $\beta_{2019-2020} = -0,04$ , 95% CI =  $-0,43$  à  $0,34$ ).

Nous avons observé et compté 21 portées au cours de la période 2019-2022 : 19 via les visites de tanières décrites ci-dessus et deux à partir de caméras à distance placées près des tanières > 1 mois avant la mise-bas. La taille moyenne des portées au cours de la période 2019-2022 était de  $5,0 \pm 0,3$  petits (SE).

## DISCUSSION

Notre travail indique qu'une seule visite aux tanières de loups pour compter et marquer les louveteaux pour la recherche n'a pas d'impact sur le recrutement des louveteaux ou la taille des meutes. En effet, il n'y avait pas de différence dans le recrutement ou la taille des meutes entre les meutes perturbées et les meutes non perturbées. Nous avons supposé que la taille moyenne des portées était la même pour les meutes de loups perturbées et non perturbées, et donc que la comparaison du recrutement entre ces groupes était une méthode appropriée pour mesurer l'impact de l'homme sur les petits (c'est-à-dire que le recrutement était directement lié à la survie). Nous pensons que cette hypothèse est valable et qu'il n'y a pas de raison, à notre connaissance, de s'attendre à une différence dans la taille des portées entre les meutes perturbées et les meutes non perturbées. Nous avons principalement détecté les tanières en utilisant des loups munis de colliers GPS et nous avons essayé de garder 1 à 2 colliers fonctionnels dans chaque meute chaque année. Cependant, en raison d'une myriade de circonstances incontrôlables (par exemple, défaillance du collier, dispersion/mortalité des loups), cela s'est rarement produit. Ainsi, les meutes qui avaient un loup avec un collier

fonctionnel au printemps étaient apparemment aléatoires et n'avaient pas de raison identifiable. Ainsi, notre hypothèse concernant la taille moyenne des portées parmi les meutes semble solide.



**Figure 3.** Variation annuelle du **recrutement** et de la taille des meutes de loups dans l'écosystème du Grand Voyageur, MN, États-Unis au cours de la période 2019-2023. L'année sur l'axe des x se réfère à l'année biologique examinée (par exemple, 2020 se réfère à l'année biologique couvrant avril 2019-avril 2020). Les points les plus petits sont les données brutes recueillies auprès de meutes individuelles où nous avons visité des tanières et manipulé des petits (« meutes perturbées » ; orange) par rapport aux meutes où nous n'avons pas visité de tanières ni manipulé de petits (« meutes non perturbées » ; violet). Les deux panneaux supérieurs montrent le recrutement annuel moyen et la taille des meutes pour les meutes perturbées et non perturbées. Les panneaux inférieurs montrent les estimations modélisées du recrutement et de la taille des meutes pour chaque année avec les intervalles de confiance à 95% associés. À noter : la différence entre la taille des meutes perturbées et non perturbées en 2021 est due à une meute beaucoup plus importante (8 loups) que toutes les autres étudiées en 2021.

Compte tenu de notre modèle d'étude, le recrutement devrait être fortement lié, voire directement lié, à la survie des louveteaux. Nous avons échantillonné des meutes perturbées et non perturbées chaque année et avons explicitement modélisé les différences annuelles, tenant ainsi compte de toute différence interannuelle dans la taille des portées. D'autres études ont démontré que les taux de recrutement et de survie des loups sont étroitement liés. Par exemple, dans l'Idaho, le recrutement et la survie étaient clairement corrélés et suivaient des modèles similaires sur une période de cinq ans (Fig. 2, 4 dans Ausband et al. 2015). En démontrant que le fait de visiter les tanières une fois pour marquer les petits ne semble pas avoir d'impact sur le recrutement, nous concluons donc de manière transitive que ces activités de recherche n'ont probablement pas non plus d'impact sur la survie des petits.

Cependant, il y a clairement eu des changements annuels substantiels dans le recrutement au cours de notre étude (Fig. 3). En particulier, en 2019-2020 et 2020-2021, le recrutement (0,6-0,9 petits par meute) était aussi faible pour les meutes perturbées que pour les meutes non perturbées. En supposant une taille de portée moyenne de 5,0 petits (voir résultats), le taux



de survie des petits était compris entre 0,12 et 0,18 au cours de ces années. Cependant, le recrutement a plus que doublé en 2021-2022 et 2022-2023 pour atteindre 2,3 petits par meute les deux années, ce qui a probablement augmenté le taux de survie à 0,46-0,47. L'augmentation du recrutement et de la survie des petits a conduit à des meutes de loups plus importantes en 2021-2022 et 2022-2023 (4,7-5,0 loups/meute) par rapport à 2019-2020 et 2020-2021 (3,3-3,4 loups/meute). Ces tendances et ces données indiquent clairement que : 1) d'autres facteurs annuels (par exemple la biomasse des proies ; Harrington et al. 1983) déterminent probablement les changements dans le recrutement annuel des louveteaux (Fig. 2) et par conséquent la taille des meutes et 2) les changements dans le recrutement et la taille des meutes ne sont pas liés à la visite des tanières et à la manipulation des louveteaux.

Nos résultats sont cohérents avec la plupart des autres études qui ont examiné l'impact des perturbations humaines sur les tanières de loups. En effet, les études sur le sujet en Inde (Habib et Kumar 2007) ainsi que celles à travers le Canada (Territoires du Nord-Ouest [Frame et al. 2007] ; Ontario [Crawshaw et al. 2007, Argue et al. 2008]), et les États-Unis (Alaska [Ballard et al. 1987, Person et Russell 2009] ; Caroline du Nord [loups rouges *Canis rufus* ; Beck et al. 2009, Gese et al. 2018] ; Arizona [Harding et al. 2016] ; Wisconsin [Thiel et al. 1998]) ont tous conclu que les perturbations humaines dans les tanières et/ou la manipulation des petits à des fins de recherche n'ont pas d'impact négatif sur la survie des petits loups. Nous n'avons visité les tanières qu'une seule fois, mais d'autres travaux expérimentaux ont montré que des perturbations humaines répétées sur une période de trois jours n'avaient pas d'impact sur la survie des petits (Frame et al. 2007). Cette recherche collective indique que les loups peuvent tolérer certains niveaux de perturbation humaine dans les tanières (Thiel et al. 1998). La raison principale pour laquelle la visite des tanières n'a pas d'impact est que les loups sont très fidèles à leur progéniture et qu'ils n'abandonnent pas facilement leurs petits (Mills et al. 2008). Cependant, la visite des tanières et la manipulation des petits est une perturbation à court terme et la plupart des études ont montré que les loups déplaceront probablement les petits vers une nouvelle tanière à proximité une fois que les humains seront partis (Frame et al. 2007, Habib et Kumar 2007, Nonaka 2011). Le déplacement des petits vers de nouvelles tanières ne semble pas augmenter le risque de mortalité pour les petits (Frame et al. 2007, Habib et Kumar 2007), ce qui n'est pas surprenant car les loups déplacent volontiers leurs petits vers de nouvelles tanières pour des raisons indépendantes des humains (Mills et al. 2008, Nonaka 2011, Ausband et al. 2016). Des travaux expérimentaux dans les Territoires du Nord-Ouest (Frame et al. 2007) et des travaux d'observation détaillés en Inde (Habib et Kumar 2007) n'ont identifié aucune mortalité de petits due à des déplacements induits par l'homme. Cependant, dans le parc provincial Algonquin, deux jeunes se sont noyés après une relocalisation induite par l'homme, ce qui, selon les auteurs, peut ou non avoir été lié à des perturbations humaines (Crawshaw et al. 2007).

La seule étude dont nous ayons connaissance et qui conclut que les perturbations humaines affectent négativement la survie des petits est celle de Sidorovich et al. (2016) en Biélorussie. Cependant, les méthodes utilisées par Sidorovich et al. (2016) pour estimer la survie étaient au mieux, discutables et doivent être considérées avec prudence. En particulier, ils ont estimé la survie à la fin de l'automne, en partie, en examinant les pistes de loups et en identifiant les petits survivants en fonction de la taille des pistes et du nombre de pistes observées. Nous n'avons pas connaissance de données ou de preuves indiquant que cette approche est valable,

et nous dirions qu'elle n'est pas fiable au mieux. A la fin de l'automne, les petits approchent généralement la taille des loups adultes, et il y a peu de raisons de penser que leurs pattes, et donc leurs traces, sont considérablement plus petites que celles des adultes à cette époque (Van Ballenberghe et Mech 1975, Mech 2008). Nous avons examiné de nombreuses pistes de loups (> 100-200) en automne et au début de l'hiver et nous n'avons vu aucune preuve indiquant que les louveteaux peuvent être facilement et de manière fiable différenciés des adultes en se basant uniquement sur les pistes.

Bien que les données de notre étude et de nombreuses autres indiquent que les chercheurs peuvent visiter les tanières une fois pour s'occuper des petits sans effets mesurables sur le recrutement et la taille de la meute, les chercheurs doivent examiner attentivement si la visite des tanières est nécessaire et justifiée. Les visites humaines aux tanières sont une perturbation à court terme pour les loups et nous soutenons que les tanières ne devraient être visitées que pour des raisons défendables (Sikes et Bryan 2016). Bien sûr, ce qui est défendable variera et dépendra de nombreuses considérations. Une considération clé devrait être (et a été explicitement abordée dans notre processus d'autorisation pour le bien-être des animaux) : les données d'intérêt peuvent-elles être collectées d'une autre manière sans visiter les tanières actives et perturber les loups ?

Dans notre cas, les principales raisons de visiter les tanières étaient de collecter des données sur la taille des portées afin d'estimer les taux de survie des petits au niveau de la meute dans le but de comprendre la dynamique de la population, ainsi que de marquer des petits individuels afin de les étudier à l'âge adulte. Nous n'avons pas connaissance de méthodes moins invasives pour marquer les petits ou d'autres méthodes pour enregistrer des données précises sur la taille des portées pour des meutes individuelles sans visiter les tanières (les deux estimations de la taille des portées que nous avons obtenues par caméra à distance n'ont été obtenues qu'en devinant quelle(s) tanière(s) la meute pourrait utiliser pour la reproduction, mais la fidélité à la tanière est généralement faible dans notre zone d'étude). Des approches génétiques non invasives ont été utilisées pour estimer la taille des portées et la survie des petits, mais les chercheurs doivent généralement attendre que les petits soient plus âgés (~ 3 mois ; Ausband et al. 2015). Cependant, certains petits sont morts à cet âge, de sorte que les estimations de la taille de la portée sont probablement sous-estimées par cette approche, tandis que les estimations de la survie des petits sont probablement surestimées (Voyageurs Wolf Project unpubl.). La survie des louveteaux a été énigmatique dans les systèmes forestiers pendant des décennies (Fuller et al. 2003), en partie parce qu'il est difficile de trouver des tanières et d'enregistrer la taille des portées. Nous pensons donc qu'il est justifié de visiter des tanières pour comprendre la survie des petits et combler cette lacune dans les connaissances sur l'histoire de vie. D'un autre côté, visiter des tanières actives pour collecter des échantillons génétiques, prendre des photos ou simplement documenter les tanières est moins défendable car toutes ces activités peuvent être réalisées une fois que les loups ont abandonné le site pour des raisons autres que les perturbations humaines (Stenglein et al. 2011). Quelles que soient les raisons de la recherche, il existe des preuves substantielles qui démontrent qu'une seule visite à des tanières actives pour marquer ou manipuler des petits n'a pas d'effet délétère mesurable sur le recrutement des petits loups ou sur la taille de la meute.

## References

- Argue, A. M., Mills, K. J. and Patterson, B. R. 2008. Behavioural response of eastern wolves (*Canis lycaon*) to disturbance at homesites and its effects on pup survival. – *Can. J. Zool.* 86: 400–406.
- Ausband, D. E., Stansbury, C. R., Stenglein, J. L., Struthers, J. L. and Waits, L. P. 2015. Recruitment in a social carnivore before and after harvest. – *Anim. Conserv.* 18: 415–423.
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Bassing, S. B., Nordhagen, M., Smith, D. W. and Stahler, D. R. 2016. Dog days of summer: influences on decision of wolves to move pups. – *J. Mammal.* 97: 1282–1287.
- Ausband, D. E., Lukacs, P. M., Hurley, M., Roberts, S., Strickfaden, K. and Moeller, A. K. 2022. Estimating wolf abundance from cameras. – *Ecosphere* 13: 1–8.
- Ballard, W. B., Whitman, J. S. and Gardner, C. L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. – *Wildl. Monogr.* 98: 3–54.
- Beck, K. B., Lucash, C. F. and Stoskopf, M. K. 2009. Lack of impact of den interference on neonatal red wolves. – *Southeast. Nat.* 8: 631–638.
- Benson, J. F., Mills, K. J., Loveless, K. M. and Patterson, B. R. 2013. Genetic and environmental influences on pup mortality risk for wolves and coyotes within a *Canis* hybrid zone. – *Biol. Conserv.* 166: 133–141.
- Borg, B. L. and Schirokauer, D. W. 2022. The role of weather and long-term prey dynamics as drivers of wolf population dynamics in a multi-prey system. – *Front. Ecol. Evol.* 10: 791161.
- Cassidy, K. A., Borg, B. L., Klauder, K. J., Sorum, M. S., Thomas-Kuzilik, R., Dewey, S. R., Stephenson, J. A., Stahler, D. R., Gable, T. D., Bump, J. K., Homkes, A. T., Windels, S. K. and Smith, D. W. 2023. Human-caused mortality triggers pack instability in gray wolves. – *Front. Ecol. Environ.* 21: 356–362.
- Crawshaw, G. J., Mills, K. J., Mosley, C. and Patterson, B. R. 2007. Field implantation of intraperitoneal radiotransmitters in eastern wolf (*Canis lycaon*) pups using inhalation anesthesia with sevoflurane. – *J. Wildl. Dis.* 43: 711–718.
- DelGiudice, G. D., Severud, W. J., Obermoller, T. R. and St-Louis, V. 2018. Gaining a deeper understanding of capture-induced abandonment of moose neonates. – *J. Wildl. Manage.* 82: 287–298.

- Donadio, E., Ruiz Blanco, M., Crego, R. D., Buskirk, S. W. and Novaro, A. J. 2012. Capturing and radio ear-tagging neonatal vicuñas. – *Wildl. Soc. Bull.* 36: 119–123.
- Engebretsen, K. N., DeBloois, D. and Young, J. K. 2023. Use of radio-linked VHF technology to monitor neonate carnivores. – *Wildl. Soc. Bull.* 47: e1438.
- Frame, P. F., Cluff, H. D. and Hik, D. S. 2007. Response of wolves to experimental disturbance at homesites. – *J. Wildl. Manage.* 71: 316–320.
- Fuller, T. K., Mech, L. D. and Cochrane, J. F. 2003. Wolf population dynamics. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Univ. Chicago Press, pp. 161–191.
- Gable, T. D., Windels, S. K., Bruggink, J. G. and Barber-Meyer, S. M. 2018. Weekly summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. – *Am. Midl. Nat.* 179: 15–27.
- Gable, T. D., Homkes, A. and Bump, J. 2022. 2021–2022 Greater Voyageurs Ecosystem wolf pack and population size report. – Univ. Minnesota Digital Conservancy.
- Gable, T. D., Homkes, A. and Bump, J. 2023. 2022–2023 Greater Voyageurs Ecosystem wolf population report. – Univ. Minnesota Digital Conservancy.
- Gable, T. D., Johnson-Bice, S. M., Homkes, A. T. and Bump, J. K. 2024. Data from: Single visits to active wolf dens do not impact wolf pup recruitment or pack size. – <https://conservancy.umn.edu/handle/11299/259159>.
- Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M. and Yoccoz, N. G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. – *Trends Ecol. Evol.* 13: 58–63.
- Gese, E. M., Waddell, W. T., Terletzky, P. A., Lucash, C. F., McLellan, S. R. and Behrns, S. K. 2018. Cross-fostering as a conservation tool to augment endangered carnivore populations. – *J. Mammal.* 99: 1033–1041.
- Gotelli, N. J. 2008. *A primer of ecology*. – Sinauer Associates Incorporated.
- Gude, J. A., Mitchell, M. S., Russell, R. E., Sime, C. A., Bangs, E. E., Mech, L. D. and Ream, R. R. 2012. Wolf population dynamics in the U. S. Northern Rocky Mountains are affected by recruitment and human-caused mortality. – *J. Wildl. Manage.* 76: 108–118.
- Habib, B. and Kumar, S. 2007. Den shifting by wolves in semi-wild landscapes in the Deccan Plateau, Maharashtra, India. – *J. Zool.* 272: 259–265.
- Harding, L. E., Heffelfinger, J., Paetkau, D., Rubin, E., Dolphin, J. and Aoude, A. 2016. Genetic management and setting recovery goals for Mexican wolves (*Canis lupus baileyi*) in the wild. – *Biol. Conserv.* 203: 151–159.
- Harrington, F. H., David Mech, L. D. and Fritts, S. H. 1983. Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 19–26.
- Hartig, F. 2022. Dharma: residual diagnostics for hierarchical (multi-level /mixed) regression models. – R package ver. 0.4.6, <http://florianhartig.github.io/DHARMA/>.
- Höfle, U., Millán, J., Gortázar, C., Buenestado, F. J., Marco, I. and Villafuerte, R. 2004. Self-injury and capture myopathy in net-captured juvenile red-legged partridge with necklace radiotags. – *Wildl. Soc. Bull.* 32: 344–350.
- Horning, M. et al. 2019. Best practice recommendations for the use of external telemetry devices on pinnipeds. – *Anim. Biotelemetry* 7: 20.
- Leonard, J. L., Inselman, W. M., Perkins, L. B., Grovenburg, T. W., Lammers, D. J. and Jenks, J. A. 2017. Capturing neonatal bison with a net gun from a utility terrain vehicle. – *J. Fish Wildl. Manage.* 8: 255–259.
- Mech, L. D. 1970. *The wolf: the ecology and behavior of an endangered species*. – Univ. Minnesota Press.
- Mech, L. D. 2008. Weight changes in wild wolves, *Canis lupus*, from ages 2 to 24 months. – *Can. Field Nat.* 122: 173.
- Mills, K. J., Patterson, B. R. and Murray, D. L. 2008. Direct estimation of early survival and movements in eastern wolf pups. – *J. Wildl. Manage.* 72: 949–954.
- Nonaka, Y. 2011. Response of breeding wolves to human disturbance on den sites – an experiment. – Uppsala Univ., Sweden.
- Palacios, V. and Mech, L. D. 2010. Problems with studying wolf predation on small prey in summer via global positioning system collars. – *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 149–156.
- Person, D. K. and Russell, A. L. 2009. Reproduction and den site selection by wolves in a disturbed landscape. – *Northwest. Sci.* 83: 211–224.
- Peterson, R. O. and Page, R. E. 1988. The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975–1986. – *J. Mammal.* 69: 89–99.
- Powell, M. C., DelGiudice, G. D. and Sampson, B. A. 2005. Low risk of marking-induced abandonment in free-ranging white-tailed deer neonates. – *Wildl. Soc. Bull.* 33: 643–655.
- Schmidt, K., Jędrzejewski, W., Theuerkauf, J., Kowalczyk, R., Okarma, H. and Jędrzejewska, B. 2008. Reproductive behaviour of wild-living wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). – *J. Ethol.* 26: 69–78.
- Seguel, M., Paredes, E., Pavés, H. and Gottdenker, N. L. 2013. Capture-induced stress cardiomyopathy in South American fur seal pups (*Arctophoca australis gracilis*). – *Mar. Mamm. Sci.* 30: 1149–1157.
- Severud, W. J., Obermoller, T. R., DelGiudice, G. D. and Fieberg, J. R. 2019. Survival and cause-specific mortality of moose calves in northeastern Minnesota. – *J. Wildl. Manage.* 83: 1131–1142.
- Sidorovich, V., Schnitzler, A., Schnitzler, C. and Rotenko, I. 2016. Wolf denning behaviour in response to external disturbances and implications for pup survival. – *Mamm. Biol.* 87: 89–92.
- Sikes, R. S. and Bryan, J. A. 2016. 2016 Guidelines of the American society of mammalogists for the use of wild mammals in research and education. – *J. Mammal.* 97: 663–688.
- Smith, J. E. and Pinter-Wollman, N. 2021. Observing the unwatchable: integrating automated sensing, naturalistic observations and animal social network analysis in the age of big data. – *J. Anim. Ecol.* 90: 62–75.
- Stenglein, J. L., Waits, L. P., Ausband, D. E., Zager, P. and Mack, C. M. 2011. Estimating gray wolf pack size and family relationships using noninvasive genetic sampling at rendezvous sites. – *J. Mammal.* 92: 784–795.
- Thiel, R. P., Merrill, S. and Mech, L. D. 1998. Tolerance by denning wolves, *Canis lupus*, to human disturbance. – *Can. Field Nat.* 122: 340–342.
- Van Ballenberghe, V. and Mech, L. D. 1975. Weights, growth, and survival of timber wolf pups in Minnesota. – *J. Mammal.* 56: 44–63.
- Vashon, J. H., Vaughan, M. R., Vashon, A. D., Martin, D. D. and Echols, K. N. 2003. An expandable radiocollar for black bear cubs. – *Wildl. Soc. Bull.* 31: 380–386.
- Walsh, P. B., Sethi, S. A., Lake, B. C., Mangipane, B. A., Nielson, R. and Lowe, S. 2016. Estimating denning date of wolves with daily movement and GPS location fix failure. – *Wildl. Soc. Bull.* 40: 663–668.