

Estimation de la date de mise-bas des loups à partir des déplacements quotidiens et de l'échec de la localisation GPS

Wildlife Society Bulletin; DOI: 10.1002/wsb.703

Original Article



Estimating Denning Date of Wolves With Daily Movement and GPS Location Fix Failure

PATRICK B. WALSH,¹ *United States Fish and Wildlife Service, Togiak National Wildlife Refuge, P.O. Box 270, Dillingham, AK 99576, USA*
SURESH ANDREW SETHI, *U.S. Geological Survey, New York Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Department of Natural Resources,
Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA*
BRYCE C. LAKE, *United States Fish and Wildlife Service, Yukon Flats National Wildlife Refuge, 101 12th Avenue, Fairbanks, AK 99701, USA*
BUCK A. MANGIPANE, *National Park Service, Lake Clark National Park and Preserve, General Delivery, Port Alsworth, AK 99653, USA*
RYAN NIELSON, *West, Inc., 415 W 17th Street, Suite 200, Cheyenne, WY 82001, USA*
STACEY LOWE, *United States Fish and Wildlife Service, Izembek National Wildlife Refuge, P.O. Box 127, Cold Bay, AK 99571, USA*

Résumé

Nous avons utilisé les données radio-téléométriques du système de positionnement global (GPS) de 7 loups femelles reproductrices (*Canis lupus*; $n = 14$ naissances) dans 3 régions de l'Alaska, USA, pendant 2008-2011 pour développer et comparer des méthodes pour estimer le début de la mise-bas, et ainsi déduire le moment de la parturition. Nous avons développé et testé 2 estimateurs basés sur une combinaison de l'échec de la fixation de l'emplacement du collier radio GPS et de la distance parcourue entre les emplacements. Nous avons développé une méthode quantitative utilisant des **modèles additifs généralisés** pour lisser les séries temporelles de données sur les loups afin d'estimer le début de la mise bas. En revanche, trois auteurs de l'étude ayant une expérience directe avec les loups étudiés ont mis en œuvre une méthode subjective d'estimation du début de la mise-bas par inspection visuelle des données de détection et de distance parcourue. Nous avons ensuite testé la répétabilité de la méthode visuelle en la soumettant à 10 experts des loups non associés à cette étude. **La comparaison côte à côte des estimateurs indique que le début de la mise-bas peut être mesuré avec précision en utilisant le succès de la détection GPS et la distance parcourue.** En outre, la méthode d'inspection visuelle était simple et rapide à mettre en œuvre et a donné des résultats plus exacts (par rapport aux dates supposées de début de la mise-bas) et plus précis que l'estimateur quantitatif. Bien que l'approche basée sur le modèle additif généralisé ait l'avantage d'estimer objectivement le début de la mise bas en suivant un ensemble de règles prescrites dans un cadre déductif statistique, nous avons constaté que la méthode nécessitait une capacité technique importante à mettre en œuvre et ne représentait pas une amélioration par rapport aux estimations simples basées sur l'inspection visuelle du début de la mise-bas. Publié en 2016. Cet article est une œuvre du gouvernement Américain et fait partie du domaine public aux États-Unis.

INTRODUCTION

Le calendrier de la reproduction et de la parturition chez les mammifères a évolué en fonction du climat saisonnier et annuel et des cycles phénologiques des plantes qui favorisent des conditions de croissance optimales pour les juvéniles (Sandell 1990). Des changements récents dans la phénologie ont été documentés pour de nombreuses espèces végétales et

animales et ont ravivé l'intérêt pour la détermination précise du calendrier des événements du cycle de vie annuel (Visser et Both 2005). Le moment de la reproduction et de la mise bas chez les loups (*Canis lupus*) a été estimé en utilisant une variété de méthodes, y compris l'observation directe des petits (Mech 1966), l'antidatation en utilisant la croissance des petits et l'éruption des dents (Mills 2006), et l'interprétation des données de radio-télémetrie à très haute fréquence pour déterminer la date de mise-bas (Boyd et al. 1993, Smith et al. 1998). Chacune de ces méthodes présente des compromis en termes de rentabilité, de robustesse, de reproductibilité, de perturbation des animaux et de précision de l'estimation.

Avec l'avènement et la prolifération de la technologie du système de positionnement global (GPS) dans la recherche sur la faune sauvage, de nouvelles opportunités d'étudier le moment de la parturition sont devenues possibles (Tomkiewicz et al. 2010). Récemment, des chercheurs étudiant des caribous (*Rangifer tarandus*) et des orignaux (*Alces alces*) équipés de collier-radio GPS ont utilisé des modèles de mouvement pour déduire la date de mise-bas (DeMars et al. 2013, Severud et al. 2015). Pour les espèces qui donnent naissance à leurs petits sous terre, par exemple dans une tanière, des données continues de localisation ou d'activité peuvent ne pas être disponibles, mais le schéma des tentatives de localisation réussies et échouées, en conjonction avec les schémas de déplacement, pourrait permettre de déduire le comportement de la tanière.

Alors que nous étions engagés dans des études précédant les présentes analyses, nous avons observé que les colliers émetteurs GPS des loups femelles reproductrices ne parvenaient pas à collecter des données de localisation à peu près au moment où la mise en tanière était attendue et que les distances parcourues entre les emplacements successifs diminuaient simultanément (Walsh et Woolington 2012, Lake et al. 2013). Nous avons émis l'hypothèse que ces tendances étaient dues au fait que les louves parturientes étaient relativement immobiles pendant les premiers stades de la mise bas et qu'elles se trouvaient sous terre, ce qui faisait que leurs colliers n'enregistraient pas les localisations. Le modèle d'échec de localisation et de distance de déplacement accrue semblait moins aléatoire et de plus longue durée que d'autres moments où les colliers émetteurs échouaient (comme lorsqu'ils étaient cachés par le terrain) ou lorsque la distance de déplacement était courte (comme lorsqu'ils se reposaient ou se rendaient sur un kill site).

Suite à cette observation, nous avons développé une méthodologie pour analyser les données de radio-télémetrie des loups afin d'estimer le début de la mise-bas, et ainsi déduire le moment de la parturition. Nous avons développé et comparé deux méthodes distinctes pour estimer le moment du début de la mise-bas, y compris une méthode qualitative et subjective d'inspection visuelle et une méthode quantitative et objective utilisant des modèles additifs généralisés (GAM) pour lisser les séries temporelles de données sur les loups. Bien que nous ayons développé ces méthodes pour la parturition chez les loups, elles peuvent s'appliquer à d'autres espèces où l'échec de la localisation GPS et une diminution des mouvements se produisent à la suite d'un comportement lié à la parturition ou à la reproduction.

AIRE D'ETUDE

L'étude s'est déroulée sur trois sites en Alaska, aux États-Unis : Togiak National Wildlife Refuge, centré sur N59.3° W160.3° Yukon Flats National Wildlife Refuge, centré sur N66.3° W146.0°, et Lake Clark National Park, centré sur N61.0° W153.4°. La distance à travers la zone d'étude était d'environ 1 100 km, soit une variation nord-sud de 7° de latitude et une variation est-ouest de 14° de longitude. Le climat allait du climat maritime subarctique sur la côte de la mer de Béring au climat continental arctique dans l'intérieur de l'Alaska. La zone d'étude comprend une variété de formes de terrain et de types de couverture, allant de la toundra humide de basse altitude, aux communautés de landes d'arbustes nains côtiers, à la toundra alpine, aux communautés d'arbustes élevés sur les bases des montagnes et les zones riveraines, et à un bassin de zones humides de forêt boréale. Les habitats spécifiques aux aires de mise bas des loups étaient généralement des sites mésiques ou secs allant de la toundra d'arbustes nains sans arbres à des sites de saules (*Salix* spp.) ou d'aulnes (*Alnus* spp.) à des sites boisés d'épicéas noirs (*Picea mariana*), de bouleaux à papier (*Betula papyrifera*) ou de peupliers deltoïdes (*Populus balsamifera*). Des détails supplémentaires sur chaque site d'étude sont disponibles dans Walsh et al. (2010), Lake et al. (2013), et Stanek (2014).

METHODE

Instruments de mesure

Nous avons capturé des loups femelles reproductrices par immobilisation chimique au cours du printemps (généralement fin mars) 2008-2010. Les loups ont été équipés d'un des trois modèles de colliers-radio GPS téléchargeables à distance suivants : Lotek® (Lotek Wireless Inc., Newmarket, ON, Canada) modèle GPS4400S (Togiak National Wildlife Refuge), Telonics (Telonics, Inc., Mesa, AZ, USA modèle TGW-3580 (Yukon Flats National Wildlife Refuge et Lake Clark National Park), et Telonics modèle TGW-4480 (Lake Clark National Park). Les colliers radio ont été programmés pour collecter des positions GPS à des intervalles allant de 3 à 24 heures ; nous avons récupéré les données en communiquant avec les colliers à partir d'un avion (Togiak National Wildlife Refuge), via la liaison montante par satellite Argos (Yukon Flats National Wildlife Refuge et Lake Clark National Park), ou en les téléchargeant à partir du collier. Les soins et la manipulation des animaux ont été conformes à l'Animal Welfare Act tel qu'amendé, 7 USC, 2131-2156 sous l'Assurance 07-04 de l'Alaska Department of Fish and Game Animal Care and Use Committee, U.S. Fish and Wildlife Service Region 7 Animal Care Protocol 2008022, et Lake Clark National Park Animal Care Protocol 2008023.

Mise-bas et parturition

Nous avons défini le début de la mise bas comme étant le moment où une louve gravide est entrée pour la première fois dans une tanière pour mettre-bas. La mise-bas n'incluait pas la période de construction de la tanière. Sur la base des observations de Schönberner (1965), nous avons supposé que la parturition avait lieu le premier jour de la mise-bas.

Nous avons déterminé l'emplacement des tanières en nous basant sur les activités des loups radio-équipés (femelles en période de mise-bas et compagnons de meute) qui livraient de la nourriture ou se déplaçaient vers et depuis le site de la tanière pendant la période avril-juin. Nous avons vérifié que la mise-bas avait eu lieu en observant les petits sur les sites de mise-bas à partir de caches d'observation au sol, ou en observant le site de mise-bas à partir d'un aéronef à voilure fixe. Afin de minimiser les perturbations, nous avons effectué des

observations visuelles 4 à 8 semaines après la mise-bas, plutôt qu'au moment de la mise-bas ; par conséquent, les observations n'étaient pas suffisantes pour vérifier les dates exactes du début de la mise-bas et des naissances ultérieures.

Les estimations du début de la mise-bas basées sur le GAM et l'inspection visuelle reposent sur des données identiques, consistant en 2 sources de données provenant des loups radio-équipés : 1) les tentatives réussies et non réussies d'enregistrement des localisations par collier GPS et 2) pour les localisations réussies, la distance parcourue entre les localisations successives. Nous avons estimé la distance parcourue comme étant la distance en ligne droite mesurée entre les localisations successives ; dans le cas où l'une ou les deux tentatives de localisation échouaient, nous n'avons pas fait d'estimation de la distance. Nous avons analysé les données de localisation et de distance dans ArcGIS (Environmental Systems Resource Institute, Redlands, CA, USA).

La méthode d'inspection visuelle a consisté en un examen visuel qualitatif de la réussite de la localisation et des données de déplacement sous forme de graphiques et de tableaux pour chaque loup reproducteur. Les 3 auteurs (ci-après appelés experts internes) ayant une expérience directe des loups étudiés (PBW, BCL, BAM) ont examiné visuellement ces données et ont utilisé leur meilleur jugement individuellement pour attribuer les dates de début de mise-bas sans analyse statistique ou règles de décision fixes. Les dates de mise-bas ont été attribuées au point le plus logique lorsque l'on observe un schéma de tentatives de localisation majoritairement réussies passant à des tentatives majoritairement échouées, et que la distance parcourue diminue ou devient nulle (exemple dans la [Fig. 1](#)). En outre, les experts internes disposaient d'autres sources de données qualitatives qui les ont aidés à estimer le début de la mise-bas, notamment les données du système d'information géographique (SIG) sur les compagnons de meute, les observations aériennes et, au fil du temps, les informations des années précédentes sur les mêmes loups reproducteurs. Après avoir estimé individuellement les dates de mise-bas, les experts internes ont discuté de leurs estimations et ont généré un ensemble d'estimations consensuelles. En l'absence d'observations directes de la mise-bas et de la parturition, nous avons accepté ces résultats comme la caractérisation la plus précise des dates de mise-bas.

Estimateur de l'inspection visuelle

Pour quantifier la répétabilité de la méthode visuelle, nous avons demandé à 10 experts en matière de loups (appelés ci-après experts externes) qui ne faisaient pas partie de cette étude d'estimer les dates de mise-bas sur la base d'un examen visuel qualitatif similaire.

Nous avons fourni ces données sous forme de tableau et de graphique aux experts externes (fichier d'information complémentaire `Raw_denning_data_for_visual_test.xlsx`), des instructions sur la façon d'attribuer les dates, des instructions pour n'indiquer aucune date pour les loups pour lesquels ils se sentaient incapables de le faire, et des instructions pour enregistrer la quantité totale de temps utilisé pour faire l'exercice. Les experts externes se sont basés uniquement sur les données de réussite et de distance fournies et sur leur propre expérience, mais nous n'avons pas fourni d'informations supplémentaires, telles que des données SIG.

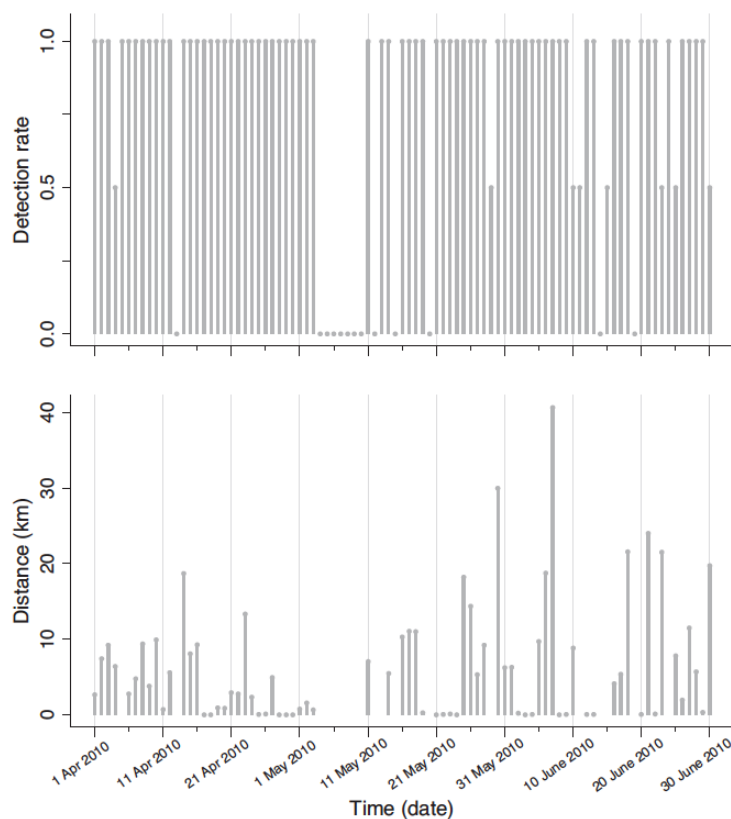


Figure 1. Exemple de taux de réussite de la détection (panneau supérieur) et de distance parcourue entre les emplacements successifs (panneau inférieur) d'une louve avec collier en train de mettre-bas (ensemble de données 2 dans le Tableau 1 et la Figure 2) dans le parc national du lac Clark, en Alaska, aux États-Unis, en 2010. Les tentatives de localisation de détection variaient entre 1 et 2 tentatives par jour ; les distances parcourues ont été calculées uniquement entre les dates séquentielles avec des localisations réussies.

Estimateurs basés sur les MAG

L'estimateur basé sur les GAM met en œuvre des lisseurs statistiques pour caractériser la dynamique temporelle des détections radio-téléométriques de loups, ou la distance parcourue entre les détections. Nous avons ajusté des GAM univariés dans l'environnement de programmation statistique R (version 3.1.1, www.r-project.org, consulté le 30 octobre 2014) en utilisant le paquet « mgev » (Wood 2004, 2006, 2011) où nous avons modélisé le succès de la détection ou la distance parcourue, respectivement, comme une fonction additive du temps. Nous avons ajusté des régressions séparées pour chaque loup, type de données (succès de localisation téléométrique ou distance parcourue entre les détections), et année, en mettant en œuvre un modèle de probabilité binomiale pour les données de succès de détection (lien logit) et un modèle de probabilité normale pour les données de distance parcourue (lien identité). Nous avons spécifié les GAM avec des splines de régression cubique avec le paramètre de pénalité de lissage sélectionné par la validation croisée généralisée mise en œuvre par le paquet « mgev ».

...

RESULTATS

Nous avons recueilli des données sur la mise-bas de 7 louves parturientes pour un total de 14 mises-bas de 2008 à 2011 (ensembles de données dans le fichier d'informations complémentaires : Raw_denning data_for_visual_test.xlsx). Les 3 experts internes ont estimé indépendamment la même date de mise-bas pour 8 des 14 ensembles de données sur les loups, ont différé d'un jour pour 4 loups, et ont différé de > 1 jour pour 2 loups. L'écart type

moyen autour des dates estimées était de 0,47 jour, et les différences dans les dates estimées allaient de 0 à 7 jours. Pour les 6 loups pour lesquels nous avons divergé, nous sommes parvenus à un consensus en discutant de notre raisonnement et, dans chaque cas, nous nous sommes mis d'accord sur la date estimée par l'expert de la zone d'étude dans laquelle ce loup est apparu.

Les 10 experts externes ont estimé la même date de mise bas pour 2 loups, ont divergé d'un jour pour 7 loups et ont divergé de plus d'un jour pour 5 loups. L'écart type moyen autour des dates estimées était de 1,02 jour, et la fourchette globale des différences était de 0 à 14 jours. Neuf des dix experts ont été en mesure d'attribuer des dates aux 14 ensembles de données. Un expert n'a pas été en mesure de fournir une estimation pour un seul ensemble de données. Les experts externes ont mis en moyenne 32 min (écart-type = 8,2, fourchette = 20-45 min) pour attribuer les dates de mise-bas aux 14 ensembles de données.

La comparaison de la date moyenne estimée du début de la mise-bas par les experts externes avec la date consensuelle des experts internes a donné lieu à un accord sur la date de mise-bas pour 8 ensembles de données sur les loups, à des différences d'un jour pour 5 loups, et à des différences de > 1 jour pour 1 loup (Tableau 1 ; Fig. 2). Dans l'ensemble, la moyenne des différences entre les dates de consensus des experts internes et la moyenne des estimations des experts externes était de 0,14 jour.

Tableau 1. Différences dans les dates de mise bas des loups de l'Alaska, Etats-Unis, 2008-2011, entre le consensus de 3 experts internes à cette étude et les estimations moyennes de 10 experts en loup externes à cette étude utilisant une méthode visuelle qualitative et 2 variations d'une méthode quantitative basée sur un modèle additif généralisé (GAM).

Wolf data set	Fix interval (hr)	Internal expert consensus	Difference in days from internal expert consensus		
			External expert average	GAM rule 1	GAM rule 2
1	15	5 May 2009	0	-2	-2
2	15	4 May 2010	1	0 ^a	0 ^a
3	11	29 April 2011	0	-1 ^a	-1 ^a
4	24	8 May 2010	1	-2	-3
5	24	4 May 2010	0	-2	-2
6	24	6 May 2010	0	-4	-3
7	3	20 May 2009	0	-1	-1
8	3	15 May 2010	0	-1 ^a	-1 ^a
9	3	17 May 2011	-3	2	3
10	3	15 May 2008	0	-3	-4
11	3	17 May 2009	0	-2	-2
12	3	18 May 2010	1	0	0
13	3	22 May 2011	1	0 ^a	0 ^a
14	3	21 May 2011	1	-1	0
\bar{x}			0.14	-1.21	-1.14

^a Aucune date de début de mise-bas n'a été identifiée pour les données de distance parcourue dans ces cas et, par conséquent, la date de mise-bas a été estimée uniquement à l'aide des données de succès de détection.

Les estimateurs de mise-bas basés sur les GAM ont indiqué avec succès les dates de mise-bas pour la majorité des loups en se basant sur les données de succès de détection et de distance parcourue. Dans 4 cas pour la règle 1 et 1 cas pour la règle 2, les estimateurs n'ont pas réussi à identifier une date de début de mise-bas sur la base des données de distance parcourue et dans ces cas, le début de la mise-bas a été estimé uniquement sur la base du succès de détection. Les estimations du début de la mise-bas ont montré un grand degré de cohérence entre les 2 règles de la fonction d'indicateur de mise-bas (Tableau 1 ; Figure 2). Les estimations du début de la mise-bas pour les deux règles concordent pour 9 loups et

différent d'un jour pour les 5 autres ensembles de données sur les loups. La comparaison des estimations basées sur les GAM avec les estimations des experts internes de l'étude a abouti à une concordance pour 3 ensembles de données pour la règle 1 et 4 ensembles de données pour la règle 2, à des différences d'un jour pour 4 ensembles de données pour la règle 1 et 3 ensembles de données pour la règle 2, et à des différences dépassant un jour pour 7 ensembles de données à la fois pour les règles 1 et 2. Les estimations basées sur le GAM étaient généralement plus tardives que les estimations basées sur l'inspection visuelle (Fig. 2). Dans l'ensemble, la différence entre les dates consensuelles des experts internes et la moyenne des règles basées sur les MAG était de -1,18 jour (Tableau 1).

Par rapport aux estimations de la date de début de la mise-bas par les experts internes, l'augmentation de l'intervalle de fixation a augmenté le biais. Avec un intervalle de fixation court, il n'y avait pas de différence entre les estimations des experts externes et les estimations consensuelles des experts internes, alors qu'avec un intervalle de fixation long, il y avait une différence moyenne de 0,33 jour (Tableau 1). La même tendance se dégage des estimations des règles basées sur le MAG, bien que le biais soit plus important, avec une différence moyenne de -0,75 et -0,63 jour pour les règles 1 et 2, respectivement, pour l'intervalle de fixation court, et une moyenne de -1,83 jour pour les deux règles à l'intervalle de fixation long.

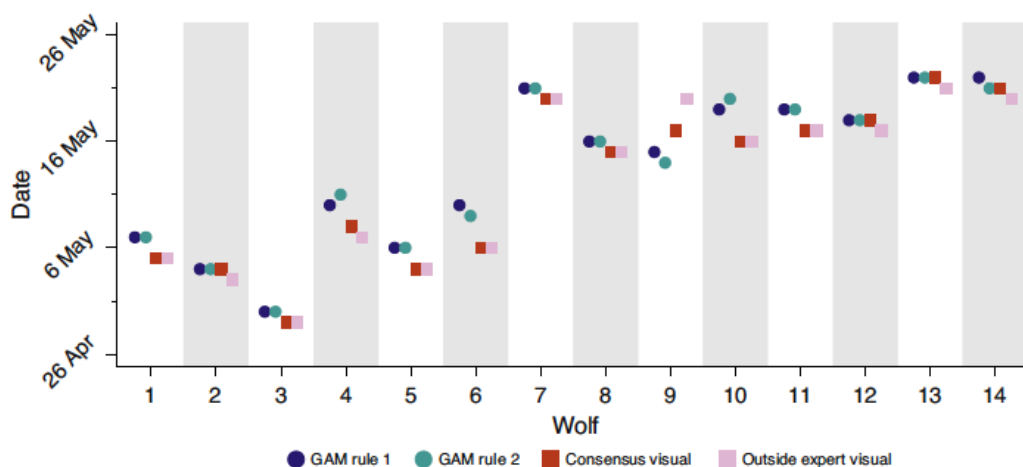


Figure 2. Comparaison des méthodes d'évaluation statistique et visuelle pour estimer les dates de mise-bas des loups sur 3 sites d'étude en Alaska, États-Unis, 2008-2011

DISCUSSION

L'utilisation de données radio-téléométriques GPS semble prometteuse pour déterminer avec précision le moment de la mise-bas chez les loups. Cette utilisation des données de radio-téléométrie est nouvelle dans la mesure où, au lieu de faire des déductions basées sur les données de localisation, les déductions sont basées sur l'absence de données de localisation (DeMars et al. 2013, Severud et al. 2015). La détermination du moment de la mise-bas de cette manière est non invasive, et les déductions peuvent être faites en utilisant soit une méthode quantitative basée sur le GAM, soit une méthode qualitative rapide. La méthode basée sur le GAM ne nécessite aucune connaissance experte de l'écologie du loup ou des observations de première main pour faire des estimations sur le début de la mise-bas. La méthode qualitative visuelle repose en partie sur la connaissance du comportement des loups,

est plus simple à mettre en œuvre que la méthode quantitative et peut fournir des résultats plus précis que la méthode quantitative basée sur des règles plus rigides.

La méthode visuelle, lorsqu'elle est appliquée par des experts du loup n'ayant aucune expérience des loups ou de la zone d'étude, diffère en moyenne d'environ 0,1 jour dans l'attribution des dates de mise-bas par rapport aux estimations des experts internes à l'étude ayant une connaissance directe des loups et de leurs tanières, alors que les estimations basées sur les MAG diffèrent d'environ -1,2 jour par rapport aux estimations des experts internes à l'étude. L'une des hypothèses de l'estimateur basé sur le GAM est que le début de la mise-bas se produit le jour calendaire suivant la date correspondant à la probabilité maximale a posteriori de $I_d = 1$. A première vue, il peut sembler que cette hypothèse contribue aux différences entre les estimations du début de la mise-bas basées sur le GAM et celles basées sur les données visuelles ; cependant, cette hypothèse est biologiquement cohérente avec le comportement des loups tel qu'il est évalué par les données des colliers. L'estimateur basé sur les GAM calcule les changements de comportement en faisant la différence entre les jours dans le cadre de la procédure d'estimation du début de la mise-bas (c'est-à-dire en utilisant les résultats des GAM postérieurs). Ainsi, tout changement de comportement, tel qu'une femelle allant sous terre pour se reproduire, se produit en réalité le jour $t + 1$ par rapport au jour t associé à une probabilité postérieure maximale de $I_d = 1$. Nous supposons que la plus grande précision de la méthode visuelle est due au fait que les estimations visuelles sont basées à la fois sur les données du collier émetteur et sur les connaissances de l'interprète en matière de comportement des loups, alors que les estimations basées sur le MAG ne reposent que sur les données du collier émetteur. Pour les deux méthodes, la précision par rapport aux estimations de l'expert interne a diminué avec l'augmentation de l'intervalle de fixation, ce qui suggère que des intervalles de fixation plus courts peuvent aider à identifier le début de la mise-bas, bien que la petite taille des échantillons dans notre étude limite la confiance de cette évaluation.

L'une des limites des deux méthodes est qu'elles ne reposent pas sur des observations directes. Au contraire, elles s'appuient sur des preuves indirectes fournies par l'emplacement du collier émetteur, les données sur la distance parcourue et les hypothèses sur le comportement des loups. Les variations dans le comportement de mise-bas des loups compliquent l'interprétation des données et la déduction ultérieure de la période de mise-bas. Un exemple est le jeu de données 9, qui a été plus difficile à estimer que les 13 autres jeux de données. Les estimations ont varié sur une période de 14 jours pour les experts externes, et un expert n'a pas été en mesure d'assigner une date pour ce loup. L'approche GAM a estimé le début de la mise-bas plus tôt de 2-3 jours que le consensus des experts internes, contrairement à la tendance générale des règles GAM d'estimer les dates de début de la mise-bas à des dates similaires ou plus tardives. Sur la base d'une analyse SIG supplémentaire et d'observations aériennes, les experts de l'étude interne ont déterminé que cette louve avait initialement mis-bas et mis-bas au-dessus du sol ou dans une tanière peu profonde et exposée, puis qu'elle s'était déplacée plus tard dans une tanière plus abritée. Ainsi, les experts de l'étude interne disposaient d'informations supplémentaires pour estimer la mise-bas, contrairement aux experts externes ou à l'approche GAM. Les experts externes qui se sont appuyés davantage sur les données de distance que sur les données de localisation ont été en mesure d'attribuer la date avec précision. Des efforts futurs utilisant des observations directes

(telles que des données vidéo) seraient bénéfiques pour valider la méthodologie d'estimation du début de la mise-bas présentée ici.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Pour les gestionnaires et les biologistes de terrain, cette étude fournit deux méthodes d'attribution de la date de mise-bas pour les loups et potentiellement pour d'autres espèces. La méthode basée sur le GAM attribue des dates quantitativement, mais a l'inconvénient d'être techniquement complexe et de prendre beaucoup de temps. La méthode visuelle attribue les dates de manière qualitative et présente l'avantage d'être simple, intuitive et de ne nécessiter qu'une formation minimale.

Bien que les résultats qualitatifs puissent être plus difficiles à communiquer de manière convaincante que les résultats quantitatifs, cette étude fournit une base pour l'utilisation de la méthode visuelle. Ainsi, nous recommandons aux gestionnaires intéressés par le calendrier de la parturition et de la mise-bas d'utiliser la méthode visuelle dans la plupart des situations. La méthode basée sur le GAMM est automatisée et ne nécessite pas d'examen individuel de chaque ensemble de données, et devrait donc être envisagée lors de l'analyse d'un grand nombre d'ensembles de données.

LITERATURE CITED

- Boyd, D. K., R. R. Ream, D. H. Pletscher, and M. W. Fairchild. 1993. Variation in denning and parturition dates of a wild gray wolf *Canis lupus*, in the Rocky Mountains. *Canadian Field-Naturalist* 107:359–360.
- DeMars, C. A., M. Auger-Méthé, U. E. Schlägel, and S. Boutin. 2013. Inferring parturition and neonate survival from movement patterns of female ungulates: a case study using woodland caribou. *Ecology and Evolution* 3:4149–4160.
- Lake, B. C., M. R. Bertram, N. Guldager, J. R. Caikoski, and R. O. Stephenson. 2013. Wolf kill rates across winter in a low-density moose system in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 77:1512–1522.
- Mech, L. D. 1966. The wolves of Isle Royale. U. S. National Park Service Fauna Series No. 7. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., USA.
- Mills, K. J. 2006. Wolf (*Canis lycan*) pup survival, dispersal, and movements in Algonquin Provincial Park, Ontario. Thesis, Trent University, Peterborough, Ontario, Canada.
- Sandell, M. 1990. The evolution of seasonal delayed implantation. *Quarterly Review of Biology* 65:23–42.
- Schönberner, D. 1965. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie des Wolfes, *Canis lupus*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 30:171–178. [In German.] (Translated from German by Google Translate, <https://translate.google.com>, Dec 2015.)
- Severud, W. J., G. Del Giudice, T. R. Obermoller, T. A. Enright, R. G. Wright, and J. D. Forester. 2015. Using GPS collars to determine parturition and cause-specific mortality of moose calves. *Wildlife Society Bulletin* 39:616–625.
- Smith, D. W., K. M. Murphy, and D. S. Guernsey. 1998. Yellowstone wolf project. U.S. Park Service, Annual Report YCR-NR-99-1. Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, USA.
- Stanek, A. E. 2014. Dietary ecology of Alaskan gray wolves: variation in seasonal foraging strategies in a salmon subsidized ecosystem. Thesis, University of Alaska, Anchorage, USA.
- Tomkiewicz, S. M., M. R. Fuller, J. G. Kie, and K. K. Bates. 2010. Global positioning system and associated technologies in animal behavior and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences* 365:2163–2176.
- Visser, M. E., and C. Both. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B* 272:2561–2569.
- Walsh, P., and J. Woolington. 2012. Temporal use of the Nushagak Peninsula by wolves, Togiak National Wildlife Refuge, southwestern Alaska, progress report 2007 through 2011. U.S. Fish and Wildlife Service. Togiak National Wildlife Refuge, Dillingham, Alaska, USA.
- Walsh, P., J. Reynolds, G. Collins, B. Russell, M. Winfree, and J. Denton. 2010. Application of a double-observer aerial line-transect method to estimate brown bear population density in southwestern Alaska. *Journal of Fish and Wildlife Management* 1:45–58.
- Wood, S. N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *Journal of the American Statistical Association* 99:673–686.
- Wood, S. N. 2006. *Generalized additive models: an introduction with R*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society B* 73:3–36.

Associate Editor: Thogmartin.