

La composition et la configuration de la forêt influencent la variation de l'alimentation des loups adultes et des jeunes loups sur les sites des tanières natales

Received: 6 July 2022 | Revised: 26 November 2022 | Accepted: 1 December 2022

DOI: 10.1002/ece3.9648

RESEARCH ARTICLE

Ecology and Evolution Open Access WILEY

Variation in adult and pup wolf diets at natal den sites is influenced by forest composition and configuration

Gretchen H. Roffler¹  | Kristine L. Pilgrim² | Katherine E. Zarn² | Michael K. Schwartz² | Taal Levi³

Résumé

Bien que les loups soient des carnivores généralistes à large spectre tout au long de leur cycle de vie, pendant la saison d'élevage des petits, l'activité des loups se concentre sur les sites de tanières natales où la survie des petits dépend de l'approvisionnement en nourriture par les membres de la meute. Comme la disponibilité des proies est influencée par la qualité de l'habitat dans le domaine vital, nous avons étudié l'importance relative des espèces de proies pour les adultes et les petits et nous avons également examiné la relation entre les caractéristiques de l'habitat, le régime alimentaire des loups et la taille des portées sur l'île du Prince de Galles (POW) dans le sud-est de l'Alaska. Au cours de la période 2012-2020, nous avons détecté 13 sites de tanières actives dans les domaines vitaux de neuf meutes de loups. Nous avons estimé le nombre minimum de petits à l'aide de caméras à détection de mouvement et les génotypes individuels à partir d'échantillons non invasifs (poils : $n = 322$; excréments : $n = 227$) et quantifié la composition du régime alimentaire des loups à l'aide du métabarcodage de l'ADN fécal ($n = 538$). Nous avons évalué la composition, la configuration et la connectivité de l'habitat à l'intérieur des aires de mise bas et des domaines vitaux annuels estimés à l'aide des données du collier GPS des loups. **Contrairement aux attentes, les loups avaient un régime alimentaire plus restreint pendant la saison de mise bas** (15 avril-31 juillet), et au cours de cette saison, les petits avaient une niche alimentaire plus étroite (richesse en espèces [S] = 4), davantage axée sur le cerf (fréquence relative d'occurrence [O/I] = 0,924) que les adultes (S = 15 ; O/I cerf = 0,591). La taille de la portée avait une relation positive avec la fréquence relative des cerfs dans le régime alimentaire d'une meute de loups. La consommation de cerfs par les loups était positivement associée à la proportion de forêts jeunes (≤ 25 ans) dans les domaines vitaux annuels et de mise-bas. Des niveaux élevés d'interspersation des parcelles de végétation et la densité des routes forestières fermées étaient également des prédicteurs importants, ce qui suggère que ces qualités d'habitat ont eu une influence sur l'augmentation de la disponibilité des cerfs pour les loups. **Nos résultats contrastent avec les recherches précédentes indiquant que le régime alimentaire des petits loups comprenait plus de proies alternatives (par exemple, le castor) que les adultes et soulignent l'importance du cerf pour la viabilité des loups sur le POW, en particulier pendant la saison de mise-bas.**

1 | INTRODUCTION

Les loups sont réputés pour leur plasticité comportementale et alimentaire (Peterson & Ciucci, 2003), leur permettant d'acquérir des ressources dans une variété d'habitats (Mech & Peterson, 2003). Cependant, les schémas d'activité des loups et l'utilisation de l'espace se concentrent sur les sites natals pendant la saison de mise bas, car les louveteaux ont une mobilité réduite (Mech & Boitani, 2003 ; Packard, 2003). Les petits dépendent du lait pendant les 5 premières semaines de leur vie, après quoi ils commencent à développer des dents et la capacité de digérer la nourriture régurgitée et portée par les adultes (Packard, 2003). Étant donné que les loups adultes, et en particulier les loups reproducteurs (Mech & Boitani, 2003 ; Packard, 2003), doivent se rendre fréquemment sur le site de la tanière pour nourrir les petits, leurs déplacements deviennent limités et leurs zones d'utilisation principales autour des sites de tanière sont généralement plus petites que pendant le reste de l'année (Roffler & Gregovich, 2018). Les loups non reproducteurs jouent également un rôle important dans l'accompagnement et le ravitaillement des petits, en particulier avant le sevrage, en raison de la capacité limitée de la femelle reproductrice à quitter la tanière pendant de longues périodes (Packard, 2003 ; Ruprecht et al., 2012). La capacité de l'habitat entourant le site de la tanière à accueillir des espèces proies est donc importante pour offrir des opportunités de recherche de nourriture aux loups et favoriser une acquisition efficace des proies (Harrington et al., 1983). La variation du régime alimentaire entre les meutes de loups, même dans des domaines vitaux adjacents, est probablement influencée par les différences de disponibilité et d'abondance des proies dans chaque meute (Gable et al., 2017 ; Lodberg-Holm et al., 2021).

La variation des taux de reproduction et de survie est un facteur qui contribue à la viabilité de la population, un sujet pertinent dans les évaluations du statut du loup de l'archipel d'Alexander (*Canis lupus ligoni*) dans le sud-est de l'Alaska. Cette sous-espèce de loup fait l'objet de préoccupations en matière de conservation depuis les années 1990, ce qui a donné lieu à trois demandes d'inscription sur la liste des espèces menacées en vertu de la loi sur les espèces en voie de disparition, la plus récente datant de 2020 (USFWS, 2020). L'attention en matière de gestion et de conservation s'est concentrée sur l'île du Prince-de-Galles (POW ; Figure 1) en raison de la concentration de l'exploitation forestière extensive des forêts anciennes et de la fragmentation de l'habitat qui devraient être préjudiciables au cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*), la principale proie des loups. Si les populations de cerfs diminuent à la suite de réductions à grande échelle de la capacité de l'habitat lorsque les forêts exploitées se transforment en forêts secondaires à canopée fermée (Alaback, 1982 ; Farmer & Kirchhoff, 2007), il est prévu que la viabilité des populations de loups diminue également (Gilbert et al., 2022 ; Person, 2001). Des travaux antérieurs ont démontré que, bien que les cerfs soient la principale proie des loups sur le POW, ils consomment également une grande variété de proies et peuvent ajuster leur régime alimentaire en fonction de la saison ou de la **disponibilité** des proies dans les forêts soumises à différents régimes de gestion (Kohira & Rexstad, 1997 ; Massey et al., 2021 ; Roffler et al., 2021 ; Szepanski et al., 1999). Cependant, l'alimentation estivale des loups est relativement peu étudiée (Peterson & Ciucci, 2003), en particulier pendant la saison de mise bas, et on sait peu de choses sur l'alimentation des louveteaux (Bryan et al., 2006 ; Paquet & Carbyn, 2003). Des recherches antérieures ont suggéré que les louveteaux ont une niche alimentaire plus large que les adultes, ce qui indique un approvisionnement sélectif des petits (Bryan et al., 2006 ; Sidorovich et al., 2017). La survie des petits est variable au début de la saison de mise bas

(Fuller et al., 2003 ; Harrington et al., 1983), et peut être influencée par la quantité et la qualité de la nourriture qui leur est apportée (Benson et al., 2013 ; Van Ballenberghe & Mech, 1975). Par conséquent, comprendre l'importance relative des espèces de proies pour les adultes et les petits pendant la saison de mise bas et la relation entre le régime alimentaire des loups et les caractéristiques de l'habitat peut permettre de mieux comprendre les conditions pertinentes pour la reproduction et l'élevage des petits. Une question qui reste à résoudre est celle de savoir comment la plasticité alimentaire affecte les caractéristiques clés de la condition physique, telles que la reproduction et la survie des loups, lorsque la contribution relative des principales proies ongulées est réduite.

Afin de mieux comprendre le régime alimentaire des louveteaux et des adultes pendant la saison des tanières, nous avons enquêté sur les loups du POW pendant la période 2014-2020 et mené des collectes de données intensives sur les sites de tanières actives pendant la période 2015-2018. Nous avons quantifié la composition du régime alimentaire des loups en utilisant le métabarcodage de l'ADN des excréments des loups. Nous avons d'abord comparé les régimes alimentaires d'été et d'hiver, y compris les excréments recueillis dans les domaines vitaux des meutes de loups. Nous avons ensuite comparé les régimes alimentaires des loups limités dans le temps à la saison de mise bas (15 avril-31 juillet) et dans l'espace au site de mise bas (dans un rayon de 100 m) aux régimes alimentaires des loups pendant le reste de l'année et dans l'ensemble du domaine vital annuel. Nous avons obtenu des informations sur la variation de la taille des portées en utilisant des échantillons non invasifs pour obtenir les génotypes individuels et les images des caméras à détection de mouvement. Afin d'examiner plus en détail la relation entre les caractéristiques de l'habitat et le régime alimentaire des loups, nous avons évalué la composition, la configuration et la connectivité de l'habitat dans les aires de mise bas et les domaines vitaux annuels des loups. Nous nous attendions à ce que l'alimentation des loups soit plus diversifiée pendant l'été (Newsome et al., 2016 ; Peterson & Ciucci, 2003) et à ce que l'alimentation des petits soit plus diversifiée que celle des adultes, d'après les recherches précédentes. Nous nous attendions en outre à ce que les meutes de loups dont les domaines vitaux contenaient un habitat plus favorable aux cerfs (forêts anciennes de faible volume et jeunes coupes à blanc de succession) aient une contribution relative plus élevée de cerfs dans leur régime alimentaire.

2 | ZONE D'ÉTUDE

Nous avons étudié les loups sur POW et les îles environnantes dans l'archipel du sud-est de l'Alaska (Figure 1). Cette grande île (6670 km²) est caractérisée par des forêts pluviales tempérées avec des précipitations annuelles élevées (130-400 cm). L'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*) et l'épicéa occidental (*Tsuga heterophylla*) sont les espèces forestières dominantes et se trouvent dans une mosaïque de peuplements anciens entrecoupés de forêts équiennes à divers stades de succession résultant de coupes à blanc. POW a connu les taux les plus élevés d'exploitation forestière industrielle dans le sud-est de l'Alaska, avec des réductions de forêts contiguës de grand volume de 94% entre 1954 et 2004 (Albert & Schoen, 2013). Un vaste réseau de chemins d'exploitation forestière (environ 4 800 km) traverse POW, les densités étant les plus élevées dans la partie nord de l'île (0-4,44 km/km² ; Roffler et al., 2018). La densité de loups sur POW et les îles environnantes a varié de 10 à 44 loups/1000 km² au cours de la période 2013-2020 (Dorendorf, 2021 ; Roffler et al., 2019). Outre le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus*), les mammifères terrestres contribuant au régime

alimentaire des loups sur POW comprennent l'ours noir américain (*Ursus americanus*), le castor nord-américain (*Castor canadensis*), la martre d'Amérique (*Martes americana*), la loutre de rivière (*Lontra canadensis*) et les petits mammifères (*Microtus* spp.), en plus des salmonidés (*Oncorhynchus* spp.) et d'une variété d'espèces d'oiseaux (Kohira & Rexstad, 1997 ; Massey et al., 2021 ; Roffler et al., 2021).

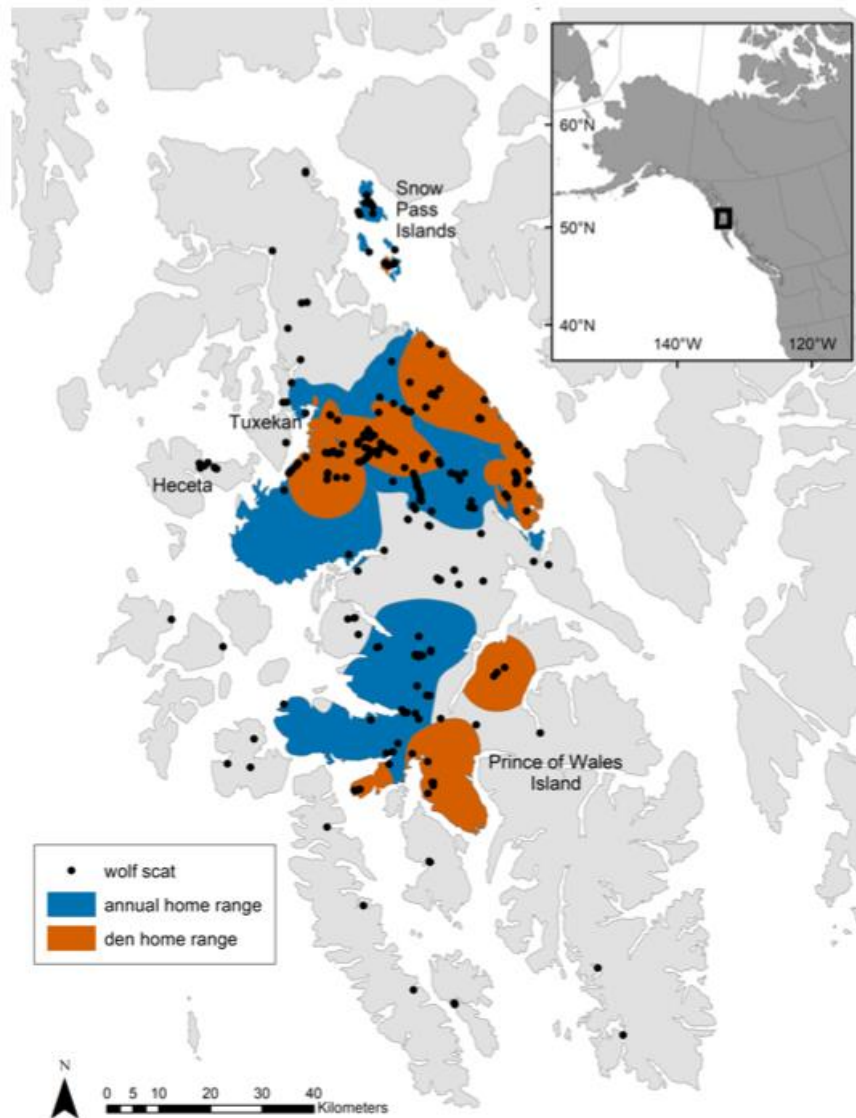


FIGURE 1. Emplacement des loups et variation annuelle de la densité et de l'abondance sur l'île du Prince-de-Galles, en Alaska, de 2014 à 2020

3.1 Surveillance des tanières

De 2012 à 2020, nous avons surveillé les tanières de loups sur POW et les îles environnantes du complexe, y compris les îles Snow Pass, Heceta et Tuxekan (Figure 1), qui avaient été identifiées à partir de l'emplacement de loups marqués au GPS ou de sites de tanières précédemment enregistrés (Person & Russell, 2009 ; Roffler & Gregovich, 2018). Nous avons investigué 4 à 22 sites de tanières par an et identifié entre 1 et 5 tanières actives (c'est-à-dire des loups reproducteurs et des petits présents) chaque année. Nous avons installé des caméras à détection de mouvement (Reconyx HC600, Reconyx, Inc. ou Moultrie M990i, Moultrie Products) sur les sites de tanières pour enregistrer l'activité. De 2015 à 2018, nous avons collecté des poils et des excréments de loups dans les tanières actives afin d'obtenir de l'ADN pour l'identification des individus. Nous avons fouillé intensivement la zone dans un

rayon de 100 m autour du site de la tanière active pour obtenir des échantillons de crottes et de poils, en supposant que les louveteaux ne se déplaceraient pas en dehors de cette zone au début de la saison des tanières. Nous avons estimé le nombre minimum de petits et d'adultes (>1 an) dans chaque tanière active (c'est-à-dire le nombre le plus élevé de loups observés) en utilisant une combinaison d'images provenant de caméras, de génotypes individuels provenant d'échantillons non invasifs et d'observations au sol. Nous avons également utilisé les mêmes excréments pour identifier les aliments consommés. Une fois qu'une tanière active a été identifiée, nous avons effectué 2 ou 3 sessions de collecte entre la mi-mai et la mi-juillet afin d'obtenir suffisamment d'échantillons de poils et d'excréments. Sur le POW, les petits naissent entre la fin avril et le début mai (date moyenne d'entrée dans la tanière le 2 mai ; Roffler & Gregovich, 2018), nous avons donc veillé à ce que nos voyages de collecte aient lieu après que les petits aient atteint l'âge de 2-3 semaines. **Nous avons collecté les excréments des petits de début juin à mi-juillet, lorsque les petits seraient passés du lait à la nourriture solide, afin de quantifier la contribution des espèces de proies à leur régime alimentaire.** Nous avons distingué les excréments des adultes (>2,5 cm) de ceux des petits (<2,5 cm) en raison des différences distinctes dans la taille des classes d'âge pendant la saison de mise bas (Weaver & Fritts, 1979). Les excréments ont été placés dans des sacs en papier et stockés dans des bacs en plastique ou des sacs en plastique refermables avec du gel de silice pour la dessiccation, et les échantillons de poils ont été stockés dans des enveloppes de pièces de monnaie étiquetées et conservées à température ambiante, jusqu'à ce que tous les échantillons puissent être expédiés au National Genomics Center for Wildlife and Fish Conservation, Missoula, MT, USA.

3.2 Géotypage

3.3 | *Composition du régime alimentaire du loup*

En plus de collecter des excréments de loups sur les sites de tanières, nous avons également collecté des excréments tout au long de l'année le long des voies de déplacement des loups (par exemple, les sentiers de gibier, les corridors fluviaux, les plages, etc.) et sur les routes secondaires tout en effectuant d'autres travaux de terrain de surveillance des loups entre 2014 et 2021. Nous avons estimé la classe d'âge (frais [<1 semaine], moyennement âgé [>1 semaine à <3 mois], vieux [>3 mois]) des crottes en nous basant sur l'apparence et le temps écoulé depuis la dernière visite du site (Ciucci et al., 1996) et le temps d'exposition en considérant que les crottes se décomposent rapidement dans les environnements de forêt tropicale (Darimont et al., 2004). Les crottes collectées ont été stockées dans des sacs en plastique refermables, étiquetés avec le lieu, la date et l'âge perçu du scat avant l'analyse, et congelés (-20°C). Les crottes congelées et les crottes collectées dans les tanières ont été expédiées à l'Oregon State University pour la préparation et l'analyse des échantillons.

...

3.4 | **Caractéristiques de l'habitat ...**

3.5 | **Analyse statistique...**

4 | RÉSULTATS

4.1 | Surveillance des tanières

Au cours de la période 2012-2020, nous avons détecté 13 sites de tanières actives, dont 11 étaient situés sur le POW et deux dans le Snow Pass. Sept des tanières du POW étaient associées à neuf loups munis de colliers GPS. Les tanières actives étaient situées dans les domaines vitaux de neuf meutes de loups (Figure 1).

Nous avons recueilli 322 échantillons de poils (2015 : $n = 1$; 2016 : $n = 73$, 2017 : $n = 125$, 2018 : $n = 123$) et 227 échantillons d'excréments (2015 : $n = 13$; 2016 : $n = 64$, 2017 : $n = 98$, 2018 : $n = 52$) dans les tanières actives. Parmi les échantillons d'excréments, 114 ont été classés comme provenant de loups adultes (2015 : $n = 13$; 2016 : $n = 32$, 2017 : $n = 54$, 2018 : $n = 15$) et 113 de louveteaux (2016 : $n = 32$, 2017 : $n = 44$, 2018 : $n = 37$).

Le nombre minimum de petits dans les tanières actives à partir d'individus identifiés par le génotypage des poils ou des excréments (décrit ci-dessous), les images de la caméra ou les observations visuelles allait de 1 à 7 (Tableau 1), et la taille moyenne des portées était de 4 (écart-type = 2,13). Le nombre minimum d'adultes sur les sites actifs allait de 1 à 6 (moyenne = 2,7, écart-type = 1,43 ; Tableau 1).

TABLEAU 1. Tanières de loups actives et nombre de loups détectés à l'aide d'échantillons non invasifs (poils et excréments), d'images de caméras à détection de mouvement et d'observations sur l'île du Prince-de-Galles, en Alaska, 2012-2020

Year	Pack	Den ID	DNA hair	DNA pup scat	DNA adult scat	Cameras	Observations	Minimum adults	Minimum pups
2012	Ratz	1					2 AD	2	
2012	Honker	2					2 AD	2	
2013	Staney	3				2 AD, 6 P		2	6
2014	Honker	4				3 AD, 3 P	4 AD, 7 P	4	7
2015	Honker	2	1F			5 AD	1 AD, 1 P	5	1
2016	Sandy Beach	5	1M, 1F	1F, 2M	1F	4 P		2	4
2016	Ratz	6	1F	3F, 3M	1F, 1M	6 P		2	6
2016	Staney	7		1F	1F, 1M	2 P		1	2
2016	Hydaburg	8	1F	3M	1F, 1M	2 AD, 5 P		2	5
2016	Snow Pass	9	2F			2 AD, 4 P		2	4
2017	Sandy Beach	10	1F, 1M	3F, 2M	1F, 1M	1 AD, 6 P	2 AD	2	6
2017	Old Franks	11	2F		3F, 1M	3 AD, 2 P	3 AD, 2 P	4	2
2017	Hydaburg	8	2F, 3M	2M	2F, 3M	4 AD, 5 P	1 AD	5	5
2017	Trocadero	12		1F, 2M	1F, 1M	4 AD	2 AD, 5 P	4	5
2017	Snow Pass	9	2F		2F, 1M	6 AD, 2 P		6	2
2018	Staney	3	2M	7F	2M	7 P	2 AD	2	7
2018	Old Franks	11	2F, 5M	2F, 2M	1F, 1M	4 AD, 4 P	3 AD, 1 P	4	4
2018	Hydaburg	8	1F	1M	1M		1 AD	1	1
2018	Honker	2	1F, 2M		2F	1 AD, 5 P	2 AD	2	5
2019	Staney	3					1 AD, 1 P	1	1
2020	Trocadero	12				2 AD, 1 P		2	1
2020	Snow Pass	13				2 AD, 6 P		2	6

Note : Les comptages minimums étaient le nombre le plus élevé de loups observés en utilisant toutes les méthodes

Abréviations : AD, adulte (≥ 1 an) ; F, femelle ; M, mâle ; P, louveteaux (< 1 an)

4.2 Génotypage

Le taux de réussite du génotypage (le pourcentage d'échantillons qui ont été amplifiés avec succès et qui ont passé les étapes de contrôle de qualité) de l'identification des loups

individuels pour tous les échantillons de poils était de 39% et de 53% pour tous les échantillons de crottes. Nous avons identifié 65 loups à partir d'échantillons de poils et d'excréments sur des sites de tanières actives. Vingt-trois loups ont été identifiés à partir d'échantillons de poils, dont cinq ont été détectés pendant deux années consécutives sur le même site de tanière, et un pendant trois années consécutives sur le même site de tanière. Vingt-neuf loups adultes ont été identifiés à partir d'échantillons d'excréments, dont un a été détecté pendant plusieurs années consécutives sur le même site de tanière. Trente-trois petits loups ont été détectés à partir d'échantillons d'excréments, et aucun de ces petits n'a été détecté par la suite dans des échantillons de poils collectés sur les sites de la tanière au cours de la même année, ce qui confirme l'utilité du génotypage individuel des petits loups à partir d'échantillons d'excréments. Trois des petits loups détectés à partir d'excréments ont été identifiés sur le même site l'année suivante à partir d'échantillons de poils ($n = 1$), d'excréments ($n = 1$), ou à la fois de poils et d'excréments ($n = 1$). Quatorze loups ont été identifiés à partir d'échantillons de poils et d'excréments.

4.3 Composition du régime alimentaire

Nous avons recueilli 713 échantillons d'excréments sur l'île Prince-de-Galles et les îles environnantes (Figure 1) entre 2014 et 2021, y compris pendant les périodes de surveillance des tanières et d'échantillonnage tout au long de l'année. Après avoir retiré les excréments provenant d'ours noirs ($n = 13$), le taux de réussite de l'amplification des échantillons d'excréments utilisés pour l'analyse du régime alimentaire était de 77% ; 538 des excréments recueillis ont donc été inclus dans les analyses subséquentes. Dans l'ensemble, les échantillons d'excréments contenaient 35 aliments regroupés en 12 catégories (Tableau S1), et chaque échantillon contenait 1 à 8 aliments (moyenne = 1,18, SD = 0,881). Les courbes de raréfaction basées sur les individus pour la diversité alimentaire (H') ont atteint une asymptote entre 15 et 20 échantillons (Figure S1).

En utilisant les données de tous les échantillons d'excréments ($n = 538$), le cerf était la proie la plus fréquente (O/I = 60,5%), suivi du castor (O/I = 15,8%) et de l'ours noir (O/I = 7,2%). Les loups ont également consommé des oiseaux (O/I = 4,5%), des mustélidés (O/I = 4,1%), du saumon (O/I = 3,0%) et des mammifères marins (O/I = 1,9%) dans une moindre mesure (Tableau S1). La composition globale du régime alimentaire des loups, calculée à partir de l'indice O/I et des données de l'ERS, a révélé des tendances similaires (Tableau S1). La composition du régime alimentaire des loups variait significativement selon l'année ($F = 14,478$, $p = 0,001$), mais pas selon la saison ($F = 0,831$, $p = 0,480$). La saison (été vs hiver) n'était pas un facteur significatif et n'a donc pas été utilisée dans les modèles de composition du régime alimentaire des loups.

Nous avons ensuite étudié les effets des meutes de loups et du type de domaine vital à l'aide d'échantillons collectés dans les territoires connus des meutes de loups ($n = 506$). La composition du régime alimentaire variait de manière significative entre les loups sur les sites de tanières et au sein des domaines vitaux annuels ($F = 4,830$, $p = 0,007$), les meutes de loups ($F = 5,353$, $p = 0,001$), et par année ($F = 4,331$, $p = 0,004$). Les différences dans la composition du régime alimentaire selon les années sont dues à la contribution d'importantes espèces de proies secondaires, notamment une consommation plus élevée d'ours noirs en 2014 (O/I = 15,8%) et 2015 (O/I = 11,7%) qu'en 2016-2020 (O/I = 2,8%-5,0%) et une consommation plus élevée de castors en 2014-2016 (O/I = 18,8%-21,1%) qu'en 2017-2020

(O/I = 0%-8,3%). Les résultats du SIMPER ont montré que la dissimilarité des régimes alimentaires des loups dans les sites de tanières actives pendant la saison de mise bas et les régimes alimentaires des loups en dehors de la saison de mise bas était principalement influencée par la variation de la contribution du castor (11,7%), du cerf (9,8%) et de l'ours noir (4,6%), et la contribution de l'ours noir aux régimes alimentaires des loups a également été identifiée comme significativement différente avec les tests de Kruskal-Wallis ($X^2 = 15,085$, $df = 1$, $p = 0,0001$). Les loups dans les sites de tanières actives ont consommé plus de cerfs (O/I = 69,6%) que dans leur domaine vital en dehors de la saison de tanières (O/I = 56,3%), et moins d'ours noirs (O/I en saison de tanières = 2,7% ; O/I en saison hors tanières = 9,3% ; Figures 2 et 3). La diversité du régime alimentaire du loup était la plus faible (Shannon $H' = 0,160$) et l'étendue de la niche était la plus étroite (Levin's $B = 1,961$) pendant la saison de mise bas que pendant la saison sans mise bas ($H' = 0,318$; $B = 2,817$). La richesse en espèces du régime alimentaire du loup était également **plus faible** pendant la saison de mise bas ($S = 15$) qu'en dehors de la saison de mise bas ($S = 26$).

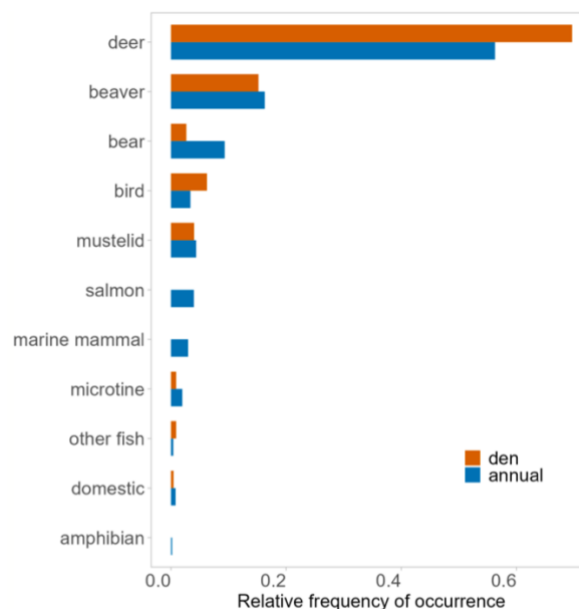


FIGURE 2. Composition du régime alimentaire des loups basée sur la fréquence relative (indice d'occurrence par élément (O/I)) des éléments du régime alimentaire identifiés dans les excréments des loups (1) dans les tanières actives pendant la saison de mise bas (du 15 avril au 31 juillet ; $n = 178$), et (2) dans l'ensemble du domaine vital annuel de la meute de loups en dehors de la saison de mise bas (du 1^{er} août au 14 avril ; $n = 328$), île du Prince de Galles, Alaska, 2015-2018

La composition du régime alimentaire des loups, déterminée à partir des excréments recueillis dans les tanières actives ($n = 176$), variait selon la meute ($F = 6,804$, $p = 0,001$) et l'année ($F = 3,4846$, $p = 0,025$). Lorsque nous avons inclus des informations sur l'alimentation en fonction de l'âge provenant des crottes des petits ($n = 62$) et des adultes ($n = 114$), la position de l'alimentation des loups différait selon la classe d'âge ($F = 18,877$, $p = 0,001$; Figure 4) et la meute de loups ($F = 5,352$, $p = 0,001$; Figure S2). La dissimilarité globale entre les régimes alimentaires des louveteaux et des adultes révélée par SIMPER était de 31,8%, principalement due à la variation de la contribution du castor (11,2%) et du cerf (9,8%). La consommation de castors et de cerfs par les louveteaux et les adultes était également significativement différente, quantifiée par des tests de Kruskal-Wallis (castor : $X^2 = 18,724$, $df = 1$, $p < .0001$; cerf : $X^2 = 11,427$, $df = 1$, $p = .001$). Pendant la saison de mise bas, les petits ont consommé plus de cerfs (O/I = 92,4%) que les adultes (O/I = 59,1%), mais moins

de castors ($O/I = 1,5\%$) que les adultes ($O/I = 21,4\%$). La diversité du régime alimentaire des petits loups était plus faible ($H' = 0,044$), et l'étendue de la niche était la plus étroite (B de Levin = 1,168) par rapport au régime alimentaire des adultes ($H' = 0,232$; $B = 2,505$). La richesse en espèces du régime alimentaire des louveteaux était également plus faible ($S = 4$) que celle du régime alimentaire des adultes ($S = 15$).

Nous avons déterminé le sexe des loups à partir de 63 échantillons d'excréments (mâles = 26, femelles = 37) ; le sexe n'était pas un facteur significatif dans les modèles de composition du régime alimentaire.

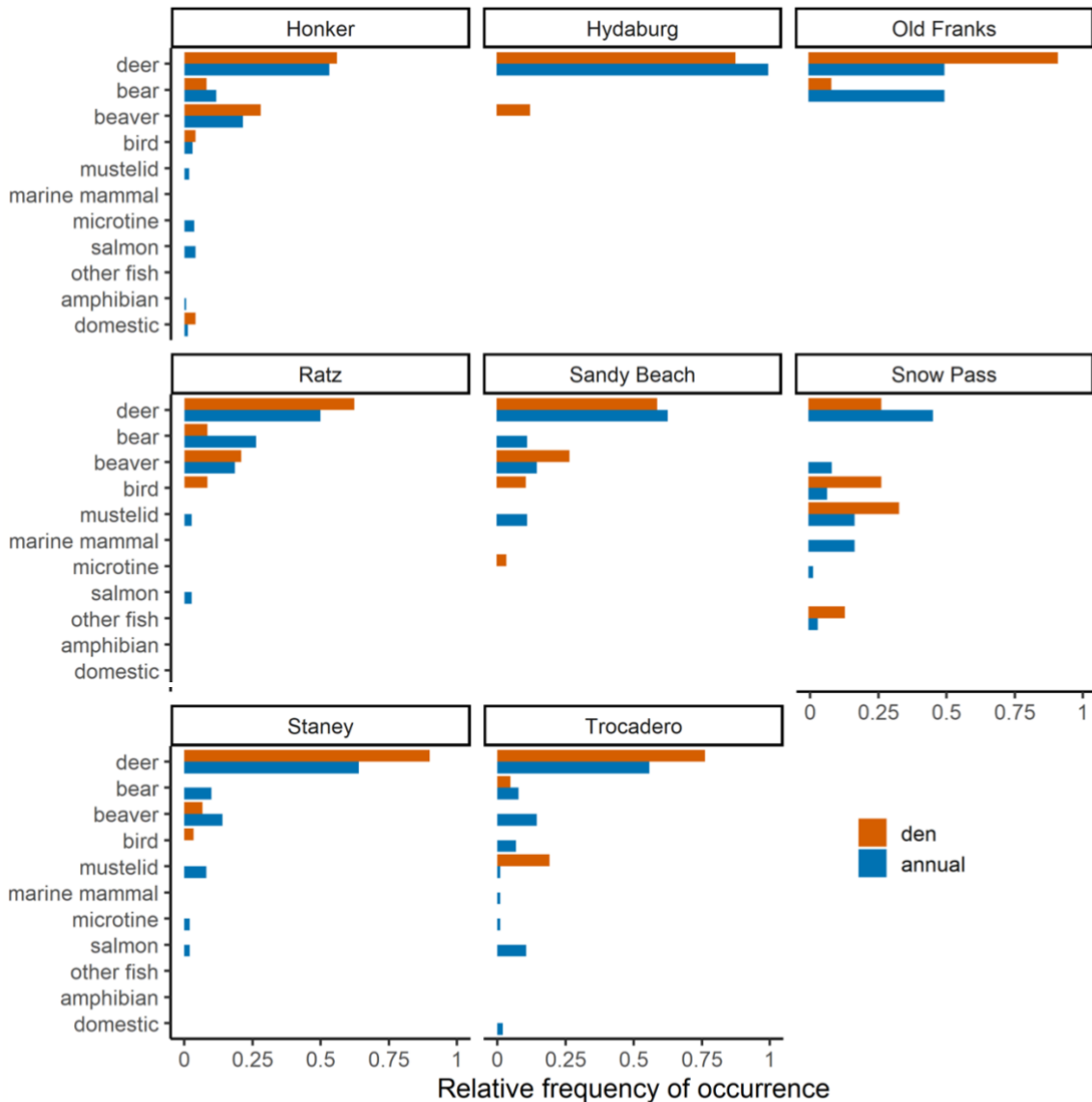


FIGURE 3. Composition du régime alimentaire par meute de loups en fonction de la fréquence relative (indice d'occurrence par élément (O/I)) des éléments diététiques identifiés dans les excréments de loups (1) dans les tanières actives pendant la saison de mise bas (15 avril-31 juillet) et (2) dans l'ensemble du domaine vital annuel de la meute de loups en dehors de la saison de mise bas (1^{er} août-14 avril), île du Prince de Galles, Alaska, 2015-2018

4.4 | Caractéristiques de l'habitat et analyse statistique

Les indices de diversité alimentaire (B , H' , S) étaient colinéaires et diminuaient avec l'augmentation des fréquences relatives de cerfs dans l'alimentation des loups (Roffler et al., 2021) et ont donc été exclus comme variables indépendantes dans les analyses ultérieures. La

végétation non forestière était colinéaire avec la forêt jeune >25 ans, les routes accessibles aux véhicules de tourisme (c'est-à-dire pavées) et l'IJI, et a donc été exclue. SHDI et CONTAG, PD et COHESION, et ED et PLADJ étant colinéaires, CONTAG, PD et PLADJ ont été retirés des analyses suivantes.

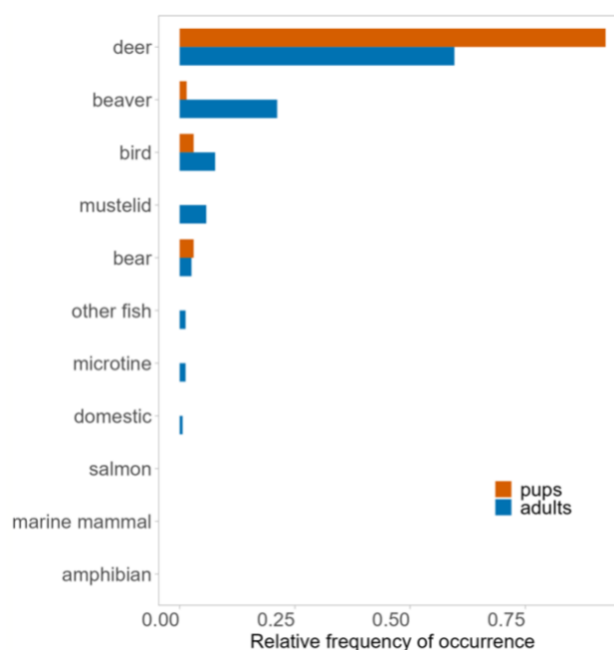


FIGURE 4. Composition du régime alimentaire des loups basée sur la fréquence relative (indice d'occurrence par élément (O/I)) des éléments du régime alimentaire identifiés dans les excréments des petits ($n = 62$) et des adultes ($n = 114$) recueillis dans les tanières actives pendant la saison de mise bas (15 avril-31 juillet), île du Prince-de-Galles, Alaska, 2015-2018

La taille des portées n'a été influencée de manière significative que par la fréquence relative des cerfs dans l'alimentation des loups ; aucune covariable de l'habitat n'a été associée de manière significative à la taille des portées. La taille des portées était plus élevée avec l'augmentation de la consommation de cerfs pendant la saison de mise bas ($\beta = 1,126$, $SE = 0,173$, $p < 0,001$; Figure 5a) et tout au long de l'année ($\beta = 1,914$, $SE = 0,143$, $p < 0,001$; Figure 5b).

La fréquence relative des cerfs dans l'alimentation des loups pendant la saison de mise bas était positivement associée à la proportion de forêts jeunes ≤ 25 ans, à l'IJI, à la SHDI, à la PR et à la densité de routes fermées dans les domaines vitaux de mise bas et négativement associée à la proportion de forêts anciennes de faible volume (Tableau 2). Cinq modèles présentaient un $\Delta AIC < 2$; cependant, seuls les coefficients de la proportion de forêts anciennes ≤ 25 ans ($\beta = 4,337$, $SE = 1,899$, $p = 0,048$; Figure 5c) et de l'IJI ($\beta = 0,02$, $SE = 0,007$, $p = 0,021$) n'avaient pas d'intervalles de confiance chevauchant 0 ; par conséquent, le modèle le mieux étayé contenait ces deux covariables (Tableau 2).

La fréquence relative des cerfs dans l'alimentation annuelle des loups était positivement associée à la densité des routes fermées, à la proportion de forêts jeunes ≤ 25 ans, et négativement associée au DE et à l'intérieur des domaines vitaux annuels (Tableau 2). Bien que quatre modèles présentaient un $\Delta AIC < 2$, seuls deux modèles univariés contenant la densité de routes fermées, la proportion de forêt jeune ≤ 25 ans étaient significatifs ($p \leq 0,05$). La consommation de cerfs par le loup tout au long de l'année biologique a été influencée

positivement par la densité de routes fermées ($\beta = 0,505$, $SE = 0,147$, $p = 0,006$) et la proportion de forêt jeune ≤ 25 ans ($\beta = 4,249$, $SE = 1,656$, $p = 0,028$; Figure 5d).

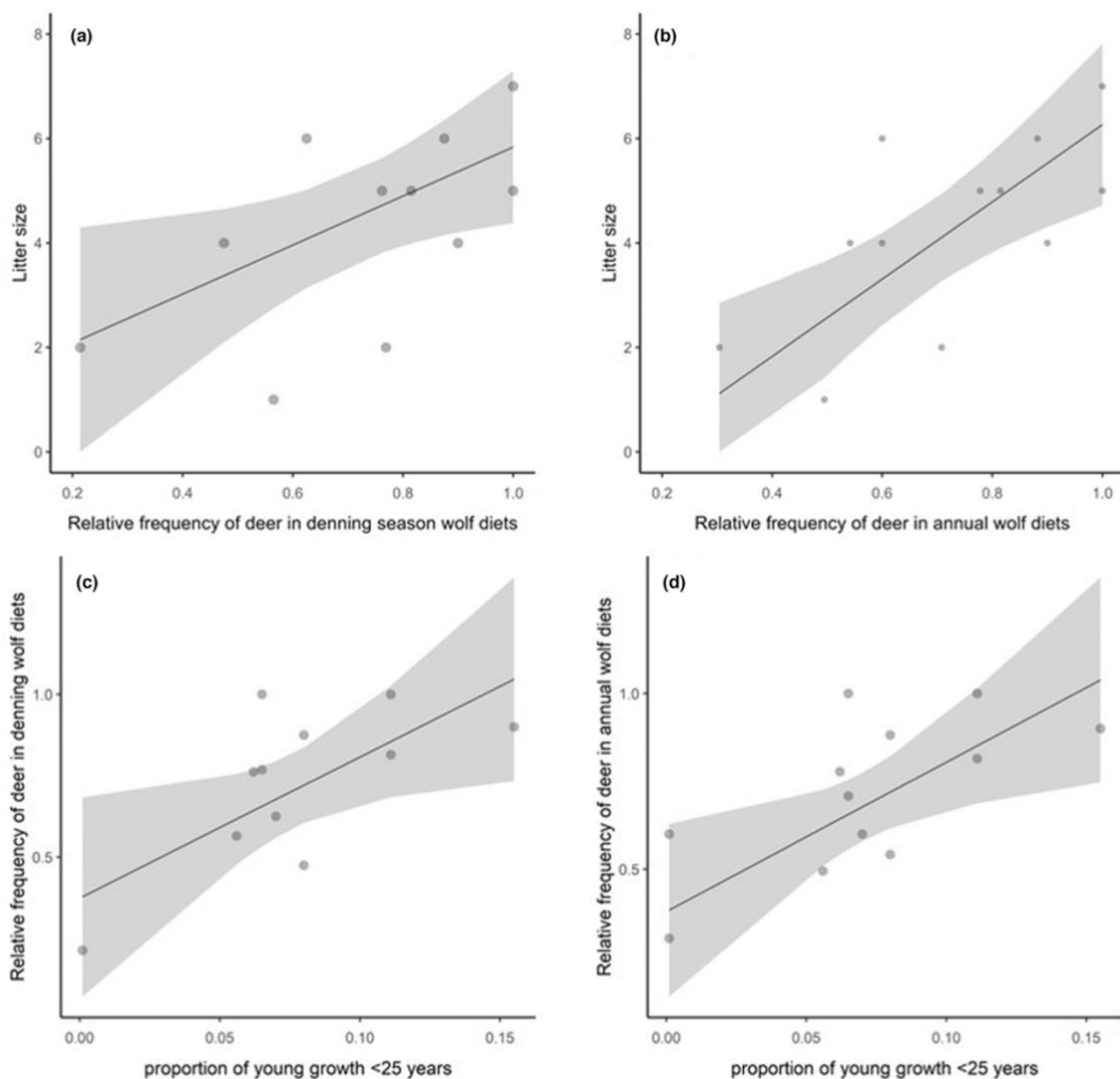


FIGURE 5. Taille des portées prédite par la fréquence relative des cerfs dans l'alimentation des loups (a) pendant la saison de mise bas, et (b) annuellement, et la fréquence relative des cerfs dans l'alimentation des loups prédite par la proportion de forêt jeune ≤ 25 ans dans (c) les domaines vitaux de la saison de mise bas et (d) les domaines vitaux annuels, île du Prince de Galles, Alaska, 2015-2018. Les lignes indiquent les valeurs ajustées des GLM, avec les erreurs standard associées

5 | DISCUSSION

La viabilité du loup dans notre système d'étude a été supposée être liée à l'abondance du cerf, le seul ongulé présent sur le POW, et cette dépendance des loups vis-à-vis du cerf est une base majeure pour la poursuite des efforts juridiques visant à conserver les forêts anciennes et à gérer les forêts jeunes afin de maintenir des systèmes prédateurs-proies durables loup-cerf. Dans cette étude, nous avons constaté que les loups échantillonnés sur le site de la tanière entre la mi-mai et la mi-juillet avaient une niche alimentaire très étroite et que l'espèce proie dominante était le cerf, quelle que soit l'affiliation de la meute ou l'année échantillonnée. La consommation de cerf était également plus élevée pendant la saison de mise bas que pendant le reste de l'année. Une consommation élevée de cerfs a également été constatée dans d'autres études qui ont échantillonné à une échelle similaire (Bryan et al., 2006) ou qui ont utilisé des données comparables sur la saison de mise bas jusqu'à la mi-juillet (Gable et

al., 2018). Ainsi, malgré la consommation démontrée d'une grande diversité de proies sur le POW (Kohira & Rexstad, 1997, Massey et al., 2021 ; Roffler et al., 2021 ; Tableau S1), nos résultats démontrent un raffinement de la sélection des proies pendant la période où les loups approvisionnent leur progéniture et illustrent la dépendance au cerf pendant la phase précoce d'élevage des petits.

TABLEAU 2. Modèles GLM les mieux classés expliquant la variation de la fréquence relative des cerfs dans l'alimentation des loups pendant la saison de mise bas et tout au long de l'année, influencée par les caractéristiques de l'habitat du domaine vital, île du Prince de Galles, Alaska, 2015-2020

	AICc	Δ AIC	w_i
Denning season models			
YG \leq 25 + LVPOG + IJI	-10.1	0	0.206
YG \leq 25 + IJI	-9.7	0.38	0.170
YG \leq 25 + LVPOG + closed roads + IJI	-9.4	0.71	0.144
YG \leq 25 + LVPOG + IJI + SHDI	-8.3	1.85	0.082
YG \leq 25 + IJI + SHDI	-8.1	1.96	0.077
Annual models			
YG YG \leq 25 + closed roads	-7.5	0	0.337
Closed roads	-7.2	0.33	0.287
YG YG \leq 25 + closed roads roads + ED	-5.8	1.72	0.143
YG \leq 25	-5.7	1.76	0.140

Note : Le critère d'information d'Akaike (corrige pour la petite taille de l'échantillon, "AICc"), Δ AICc, et la pondération AIC (" w_i ") sont indiqués. Les modèles en gras sont les mieux soutenus. Les covariables du modèle sont les suivantes : proportion de forêts jeunes de moins de 25 ans (YG \leq 25), proportion de forêts anciennes à faible volume (LVPOG), indice d'interspersion et de juxtaposition (IJI), indice de diversité de Shannon (SHDI), densité de lisière (ED) et densité (km/ km²) de routes fermées (routes étroites, envahies par la végétation et inaccessibles aux véhicules routiers)

La **dominance** du cerf dans l'alimentation des loups était encore plus importante pour les petits que pour les adultes lorsque l'on sépare les classes d'âge, et les petits avaient une niche alimentaire plus étroite que les adultes. Ces résultats diffèrent de ceux de Bryan et al. (2006) qui ont également quantifié les régimes alimentaires des adultes et des petits pendant l'occupation de la tanière et ont montré que la consommation de cerfs et l'étendue du régime alimentaire étaient similaires entre les classes d'âge. Nos résultats divergent également de façon marquée d'autres travaux démontrant l'importance des petits mammifères pour les petits, notamment le castor. Dans ces études, les petits ont consommé du castor plus fréquemment que les adultes (Gable et al., 2017 ; Myslajek et al., 2019 ; Theberge & Cottrell, 1973), et dans certains cas, le castor était le principal élément du régime alimentaire (O/F = 52% ; Sidorovich et al., 2017). Il a été démontré que la **disponibilité** des castors est essentielle à la survie des petits en diminuant le risque de mortalité par famine (Benson et al., 2013), en particulier lorsque les ongulés sont rares ou moins vulnérables à la prédation, comme cela peut être le cas en été (Forbes & Theberge, 1996 ; Fuller, 1989). En revanche, la contribution du castor aux louveteaux du POW était minime (O/I = 1,5%, O/F = 1,6%). Seules quatre espèces de proies ont été détectées dans l'alimentation des petits, tout au long de l'étude (Figure 4), et dans cinq des neuf tanières actives de loups, le seul élément de l'alimentation détecté dans les excréments des petits était le cerf (Figure S2). La **faible diversité alimentaire** pendant la saison de mise bas est particulièrement frappante si l'on considère que le métabarcodage de l'ADN a permis de détecter une plus grande variété de proies, et notamment des proies rares, par rapport au tri mécanique (Massey et al., 2021), que

des études antérieures ont utilisé pour caractériser les régimes alimentaires des loups. En raison de cet avantage méthodologique, nous nous attendons à pouvoir détecter des proies rares si elles sont consommées par des petits.

Le fait que le castor joue un rôle relativement faible dans l'alimentation estivale des petits loups est incompatible avec le fait qu'il soit la deuxième espèce de proie la plus fréquemment consommée par les adultes après le cerf ($O/I = 21,4\%$). Le modèle alimentaire des petits ne peut donc pas être expliqué par le manque de disponibilité du castor sur le POW, bien que la consommation annuelle ait varié avec des contributions plus faibles après 2016. Au contraire, les différences dans la composition du régime alimentaire entre les petits et les adultes peuvent être le résultat d'un **approvisionnement sélectif** comme cela a été documenté dans d'autres systèmes (Bryan et al., 2006). Fournir aux petits une nourriture de plus grande valeur nutritionnelle ou une charge parasitaire réduite est une stratégie qui peut conférer une plus grande survie aux petits (Bryan et al., 2006). Par ailleurs, les différences entre les régimes alimentaires des adultes et des petits peuvent être dues à des différences dans la facilité de transport et d'acheminement des proies vers les tanières (Bryan et al., 2006). Les cerfs à queue noire de Sitka sont relativement petits (poids moyen d'un mâle adulte = 54 kg, poids moyen d'une femelle adulte = 36 kg ; Schoen & Kirchhoff, 2016), et les observations ainsi que les images des caméras à détection de mouvement ont montré des loups transportant des parties de cerfs adultes vers les sites de tanières (Figure 6), dont nous avons trouvé les restes lors des investigations du site.



FIGURE 6. (a) et (b) Louveteaux et adultes sur des sites de tanières actives, (c) loup adulte et (d) femelle reproductrice apportant des portions de cerfs à queue noire de Sitka adultes sur des sites de tanières actives, île du Prince de Galles, Alaska, 2015-2018. Crédits photos (a), (b) et (d), ADF&G, (c) M. Kampnich

Les mesures de la **diversité** alimentaire des loups sur le POW étaient les **plus faibles** pendant la saison de mise bas par rapport au reste de l'année. Ces résultats contrastent avec d'autres

études qui ont montré des régimes alimentaires de loups plus diversifiés en été qu'en hiver (Peterson & Ciucci, 2003 ; Spaulding et al., 1998) et qui peuvent également inclure une plus grande proportion de proies à petit corps (Myslajek et al., 2019 ; Newsome et al., 2016 ; Stahler & Smith, 2006). La diversité alimentaire estivale peut augmenter en raison des déplacements restreints des loups autour des sites de tanières et de rendez-vous (Mech & Boitani, 2003 ; Newsome et al., 2016) en combinaison avec une plus faible disponibilité ou vulnérabilité des ongulés (Lodberg-Holm et al., 2021 ; Paquet & Carbyn, 2003 ; Peterson & Ciucci, 2003 ; Spaulding et al., 1998).

La diversité alimentaire estivale plus faible dans notre système d'étude par rapport aux recherches précédentes pourrait potentiellement s'expliquer par notre focalisation spatiale sur les sites de tanières et temporelle sur le début de la période d'élevage des petits lorsque la meute de loups occupe ces sites. En revanche, certaines autres études ont caractérisé plus largement les régimes alimentaires saisonniers en utilisant des données collectées tout au long de l'été et en incluant des sites de rendez-vous et d'autres lieux d'échantillonnage dans l'ensemble du domaine vital (Gable et al., 2018 ; Myslajek et al., 2019 ; Sidorovich et al., 2017 ; Stahler & Smith, 2006 ; Steenweg et al., 2015). Lorsque les loups se déplacent des sites de tanières aux sites de rendez-vous pendant la saison d'élevage des petits, leur régime alimentaire peut également changer en raison des changements de vulnérabilité des proies. **Les ongulés nouveau-nés sont souvent une proie clé lors de la vague de naissances fin mai et début juin** (Kunkel & Mech, 1994), mais lorsque les faons deviennent moins sensibles à la prédation au milieu de l'été, les loups peuvent se reposer davantage sur de petites proies ou même sur des plantes comme les baies (Gable et al., 2018 ; Stahler & Smith, 2006). Par exemple, bien que Gable et al. (2018) n'aient pas mesuré les régimes alimentaires des loups liés aux sites de tanières, ils ont constaté que la diversité alimentaire échantillonnée à l'échelle hebdomadaire était la plus faible au début de leur période d'échantillonnage, fin juin, et a commencé à augmenter fin juillet.

Nous avons constaté que sur le POW, l'augmentation des proportions de cerfs consommés par les loups avait une association positive avec la taille des portées. La taille moyenne des portées sur le POW pendant notre période d'étude (moyenne = 4, ET = 2,3) est comparable aux valeurs rapportées entre 1993 et 2003 (moyenne = 4,1, ET = 1,7, Peterson & Russell, 2009) mais plus petite que la moyenne des populations nord-Américaines (5-6, Fuller et al., 2003). La variation de la taille des portées est une composante clé de la reproduction des loups et une fonction du nombre de petits nés et de la survie des jeunes. Comme les petits ont une mobilité limitée pendant les premiers mois de leur vie et qu'ils dépendent des membres adultes de la meute pour se nourrir (Packard, 2003), leur survie dépend du succès et de l'efficacité des adultes à acquérir des proies, ce qui est influencé par la disponibilité des proies dans le domaine vital de la meute (Harrington et al., 1983 ; Van Ballenberghe & Mech, 1975). La quantité et la qualité de la nourriture fournie aux petits et consommée par la suite sont fondamentales pour leur croissance et leur développement (Fuller et al., 2003 ; Van Ballenberghe & Mech, 1975), et comme la survie des petits est influencée positivement par une plus grande taille corporelle, des sources régulières de nourriture pour améliorer la condition corporelle sont vitales (Van Ballenberghe & Mech, 1975). L'abondance des proies, et en particulier l'abondance des ongulés disponibles pour les loups adultes de la meute, est donc importante pour leur persistance car la survie des petits est directement liée à la biomasse des ongulés (Fuller et al., 2003). En effet, des recherches antérieures ont démontré

à la fois un poids insuffisant des petits (Van Ballenberghe & Mech, 1975) et une diminution de la survie des petits dans les zones de faible abondance d'ongulés (Mech, 1977 ; Seal et al., 1975 ; Van Ballenberghe & Mech, 1975). De plus, une corrélation positive entre la taille de la portée et la biomasse disponible d'ongulés a été trouvée dans des systèmes d'étude à travers l'Amérique du Nord (Boertje & Stephenson, 1992 ; Fuller, 1989 ; Fuller et al., 2003 ; Keith, 1983 ; Van Ballenberghe & Mech, 1975).

Bien que les densités de cerfs sur POW n'aient pas été directement quantifiées à l'échelle du paysage, l'abondance a été estimée dans certains bassins versants grâce à des enquêtes par transects de crottes de cerfs (McCoy, 2017) et par marquage-recapture d'ADN (Brinkman et al., 2011). L'abondance du cerf avec des transects de crottes a été estimée sur POW depuis 1985 et a indiqué des densités relativement élevées par rapport à d'autres îles du sud-est de l'Alaska et des tendances généralement stables ou croissantes dans la plupart des bassins versants étudiés (nombre moyen de groupes de crottes par plage de parcelles en 2015 = 1,05-2,27 ; McCoy, 2017). L'abondance des cerfs provenant du marquage-recapture de l'ADN a démontré des densités de cerfs plus élevées dans les forêts anciennes (12 cerfs/km²) et les forêts jeunes qui avaient été exploitées ≤ 30 ans auparavant (10 cerfs/km²) que les forêts jeunes > 30 ans (7 cerfs/km²), ce qui indique une association importante avec les modèles d'abondance des cerfs et la gestion forestière (Brinkman et al., 2011). Les forêts anciennes ouvertes de faible volume et en début de succession permettent à la lumière de pénétrer dans le sol de la forêt et favorisent la croissance des arbustes et des plantes herbacées préférés du cerf, mais en hiver, l'absence de couvert forestier permet à la neige de s'accumuler et non seulement d'enterrer potentiellement le fourrage du cerf, mais aussi d'empêcher le déplacement du cerf (Alaback, 1982 ; Kirchhoff & Schoen, 1987). Par conséquent, les évaluations de la qualité de l'habitat du cerf ont mis l'accent sur l'habitat hivernal comme étant essentiel et les habitats les mieux classés comprennent les forêts anciennes de grand volume, les terrains de faible altitude, les orientations vers le sud et les faibles niveaux de neige (Gilbert et al., 2017 ; Shanley et al., 2021 ; Suring et al., 1992). Gilbert et al. (2017) ont constaté que pendant les hivers doux avec une faible charge de neige, les cerfs sélectionnaient les forêts de jeunes pousses ≤ 30 ans et évitaient les jeunes pousses plus anciennes (> 30 ans) et les forêts anciennes à fort volume. Cependant, la relation était inversée pendant les années d'hivers rigoureux, ce qui indique que le modèle de sélection de l'habitat pour les forêts à différents stades de gestion et de succession interagit avec les facteurs environnementaux (Gilbert et al., 2017). Les jeunes coupes à blanc fournissent de nombreux arbustes de sous-bois en régénération aux cerfs pour le fourrage, mais il a été démontré que la valeur des jeunes forêts pour les cerfs diminue considérablement une fois passé le seuil de 25-30 ans, car l'exclusion des tiges réduit la quantité de biomasse de sous-bois (Alaback, 1982 ; Farmer & Kirchhoff, 2007), ce qui souligne l'importance des modèles de **succession** forestière dans le paysage du POW.

Dans cette étude, nous avons trouvé une association entre la quantité de forêts jeunes en début de succession dans les domaines vitaux des loups, qu'ils soient en phase de mise bas ou annuels, et la contribution des cerfs au régime alimentaire des loups. La proportion de forêts jeunes ≤ 30 ans variait selon les domaines vitaux des loups de 0 à 16% de la couverture terrestre (Tableaux S2 et S3). Bien que nous nous attendions à ce que la consommation de cerfs soit en partie déterminée par la disponibilité de forêts anciennes, en raison de leur importance pour les cerfs, notamment en hiver (Kirchhoff & Schoen, 1987), nous n'avons

trouvé aucune relation entre ce type d'habitat et la contribution des cerfs au régime alimentaire des loups. L'absence de relation claire a probablement été exacerbée par les hivers relativement doux sur le POW pendant notre période d'étude (National Oceanic and Atmospheric Administration, National Weather Service, 2022). Des recherches antérieures sur le POW n'ont pas trouvé de différence statistiquement significative dans la consommation de cerfs par les loups dans les domaines vitaux des loups qui n'étaient pas exploités par rapport à ceux qui contenaient jusqu'à 26% de forêt exploitée, bien que l'âge de la jeune forêt résultant de l'exploitation n'ait pas été précisé (Kohira & Rexstad, 1997). Dans cette étude, près de 30 ans plus tard, nous avons trouvé une différence mais seulement spécifique aux jeunes coupes à blanc qui devraient être sélectionnées par les cerfs avant l'exclusion des tiges.

Notamment, les forêts de jeunes pousses de toutes les classes d'âge ont été évitées par les loups à l'intérieur de leurs domaines vitaux en saison de mise bas entre 1995 et 2004 (Person & Russell, 2009) et entre 2012 et 2016 (Roffler et al., 2018) dans les modèles de sélection d'habitat, même si ce type d'habitat était omniprésent. En dehors de la saison d'élevage des petits, les loups sélectionnaient les jeunes pousses ≤ 30 ans (Roffler et al., 2018), ce qui reflète des préférences changeantes pour l'habitat au fil des saisons. Il est possible que les loups aient choisi de se déplacer et de chasser dans des zones à proximité de jeunes coupes à blanc pour augmenter leurs chances de rencontrer des cerfs. En effet, Farmer et al. (2006) ont constaté que sur l'île Heceta voisine (une île de 180 km² au sein du complexe de l'île POW), le risque de prédation par les loups des cerfs adultes et des femelles d'un an augmentait dans les jeunes coupes à blanc, potentiellement en raison du paysage ouvert offrant de meilleures opportunités de détection. De plus, les cerfs sont plus vulnérables à la prédation dans les habitats fragmentés (Farmer et al., 2006), un résultat auquel font écho nos résultats actuels indiquant que la consommation de cerfs par les loups pendant la saison de mise bas augmente avec des niveaux élevés d'IJI (indice d'interspersion et de juxtaposition). Cette mesure de la configuration de l'habitat décrit le mélange et la contiguïté d'un type de parcelle d'habitat avec d'autres types de parcelles dans le paysage ; des parcelles bien mélangées donnent des valeurs IJI élevées, et un faible mélange de types de parcelles donne des valeurs IJI faibles (McGarigal et al., 2012). Par conséquent, étant donné que les cerfs sont présents en plus grande densité dans les vieilles forêts et les jeunes forêts ≤ 30 ans (Brinkman et al., 2011), mais qu'ils sont plus vulnérables dans les coupes à blanc jeunes et ouvertes (Farmer et al., 2006), la nature fragmentée des forêts du POW peut favoriser la détection et l'acquisition de cerfs par les loups.

La densité de **routes fermées** dans le domaine vital annuel était positivement associée à la proportion relative de cerfs dans le régime alimentaire annuel des loups, mais n'était pas un facteur significatif pendant la saison de mise bas. Ces résultats reflètent nos précédentes analyses saisonnières de sélection de l'habitat qui indiquaient que les loups du POW sélectionnaient fortement les zones à forte densité de routes pendant l'hiver mais évitaient les routes pendant la saison de mise bas (Roffler et al., 2018). Les routes peuvent être une caractéristique plus importante pour accroître l'efficacité des déplacements des loups et des rencontres avec les proies en automne et en hiver, **lorsque l'utilisation de l'espace dans le domaine vital de la meute est plus répandue** (Dickie et al., 2022 ; Houle et al., 2010 ; Lesmerises et al., 2013), et le comportement territorial nécessite de plus grands déplacements (Jedrzejewski et al., 2001) par rapport à la période d'élevage des jeunes où les loups ont des

centres d'activité plus restreints (Benson et al., 2015 ; Houle et al., 2010 ; Person & Russell, 2009 ; Theuerkauf, 2009). Il est important de noter que les routes peuvent favoriser des taux de déplacement plus rapides et une efficacité de déplacement pour les loups (Dickie et al., 2022 ; Finnegan et al., 2018 ; Pigeon et al., 2020), ce qui peut entraîner une augmentation des taux de rencontre et de prédation des proies (Dickie et al., 2017 ; Zimmermann et al., 2014). La disponibilité de routes fermées (routes étroites et envahies par la végétation, inaccessibles aux véhicules routiers) était un facteur important pour l'augmentation de la consommation de cerfs, alors que les routes qui seraient accessibles aux véhicules (à haut niveau de sécurité et de passagers) ne l'étaient pas. Il est possible que les loups se concentrent sur l'utilisation de routes fermées plutôt que de routes ouvertes à fort trafic pour se déplacer et accéder à un habitat de cerf de haute qualité, ce qui entraîne une augmentation de la proportion de cerfs dans l'alimentation des loups.

Les avantages de la végétation de début de succession dans les jeunes forêts pour le cerf ont une durée limitée après l'exploitation forestière, et l'on prévoit que l'abondance du cerf diminuera au fur et à mesure qu'une plus grande proportion des jeunes forêts du POW entrera dans la phase d'exclusion des tiges (Alaback, 1982 ; Farmer & Kirchhoff, 2007 ; Person, 2001). Le cerf étant la principale proie des loups sur le POW et dans de nombreuses régions du sud-est de l'Alaska, la question se pose de savoir si les loups peuvent se tourner vers d'autres proies si le cerf devient moins disponible. Nos travaux récents indiquent que les loups de cette région ont réagi à la baisse des contributions alimentaires de leurs principales proies ongulées en augmentant la diversité des proies consommées (Roffler et al., 2021), ce qui suggère que les loups pourraient tolérer des changements écologiques à grande échelle entraînant une diminution de l'abondance des cerfs. Bien que les loups soient très adaptables et présentent une plasticité alimentaire (Peterson & Ciucci, 2003), ce qui est favorable à leur persistance face aux changements environnementaux et aux modifications de l'abondance et de la composition des proies, d'autres efforts de modélisation ont montré qu'une diminution de l'habitat et de l'abondance des cerfs pouvait être préjudiciable aux taux de croissance des populations de loups et déclencher des déclin de population (Gilbert et al., 2022 ; Person, 2001). Nous apportons ici la preuve d'un effet négatif possible du déclin des cerfs sur la condition physique des loups en établissant un lien entre la contribution des cerfs dans l'alimentation des loups et la taille des portées. Bien que la taille de notre échantillon soit limitée et que d'autres travaux soient nécessaires pour mieux comprendre l'influence de l'habitat et de la disponibilité des proies sur la viabilité des populations de loups, nous avons documenté l'importance primordiale du cerf pour les composantes de la reproduction et de la condition physique des loups. Nos résultats suggèrent qu'une réduction de l'habitat et de l'abondance des cerfs à l'échelle du paysage pourrait avoir pour conséquence une réduction de la taille des portées de loups et une diminution correspondante de la population de loups. Cependant, compte tenu de la grande disponibilité de proies alternatives dans le POW, il est probable que les loups persisteront, mais à des densités plus faibles.