Effets cumulatifs de la foresterie sur l'utilisation de l'habitat par le loup gris (*Canis lupus*) dans la forêt boréale

Landscape Ecol
DOI 10.1007/s10980-009-9420-2

RESEARCH ARTICLE

Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest

Mélina Houle · Daniel Fortin · Christian Dussault · Réhaume Courtois · Jean-Pierre Ouellet

Résumé

L'exploitation forestière implique la création de routes et de parcelles de coupe, qui peuvent toutes deux influencer l'utilisation de l'habitat par les animaux. Nous avons évalué les effets **cumulatifs** de la foresterie sur le choix de l'habitat par six meutes de loups gris (*Canis lupus*) largement réparties dans la forêt boréale du Québec. Nous avons utilisé des fonctions de sélection des ressources pour évaluer les effets cumulatifs à deux niveaux. **Tout d'abord**, nous avons étudié comment la réponse des loups aux routes et aux parcelles de coupe variait au sein de leur domaine vital (niveau DV) en fonction de l'abondance locale de ces caractéristiques de l'habitat. **Ensuite**, nous avons évalué si les différences observées entre les meutes (niveau inter-DV) dans leur réponse aux routes et aux parcelles de coupe pouvaient s'expliquer par des variations dans leur abondance moyenne au sein des domaines vitaux individuels. Au niveau du domaine vital, nous avons constaté que les effets cumulatifs influençaient la sélection de l'habitat des loups et que la nature de ces effets variait au cours de l'année. Par exemple, nous avons détecté une diminution de la sélection des routes à la suite d'une augmentation de la densité routière locale pendant les périodes de rendez-vous et de nomadisme, mais pas pendant la période de mise bas. Au niveau inter-domaine vital, nous avons constaté une **réponse fonctionnelle** à l'activité forestière uniquement pendant la période de mise bas. Les meutes dont les territoires étaient caractérisés par une plus grande proportion de parcelles récemment exploitées ont sélectionné ces parcelles de manière plus marquée. Nous concluons que les **effets cumulatifs** des activités d'exploitation forestière se produisent à plusieurs niveaux et que ces effets peuvent avoir des répercussions profondes sur l'utilisation de l'habitat par les loups, influençant ainsi la dynamique spatiale prédateur-proie. La conservation et la gestion de la faune dans les écosystèmes boréaux devraient donc tenir compte des impacts cumulatifs des caractéristiques anthropiques sur la répartition des animaux.

Mots clés : Parcelles, Effets cumulatifs, Sélection de l'habitat, Foresterie, Régression logistique à effets mixtes, Prédateurs, Routes, Fonctions de sélection des ressources, Loups

INTRODUCTION

Comprendre les impacts des changements paysagers sur les populations animales constitue un défi fondamental pour la conservation et la gestion de la faune sauvage. Au cours du siècle dernier, les activités humaines menées dans la forêt boréale ont entraîné un **rajeunissement** des forêts et une réduction importante des zones sauvages, ce qui a conduit à une perte considérable d'habitats adaptés à de nombreuses espèces animales (Reed et al. 1996*a* ; Apps et McLellan 2006 ; Nielsen et al. 2006 ; Hakkarainen et al. 2008). Les activités humaines peuvent modifier la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Reed et al. 1996*a* ; Trombulak et Frissell 2000 ; Saunders et al. 2002). Parmi les activités actuellement menées dans la forêt boréale, l'exploitation forestière constitue une menace importante pour la biodiversité.

L'exploitation forestière entraîne des modifications de l'habitat par le développement d'un réseau routier et la création de parcelles de coupe. La présence de routes peut entraîner la fragmentation et la perte d'habitats (Reed et al. 1996*a* ; Saunders et al. 2002), et même causer la mortalité des animaux (Trombulak et Frissell 2000).

Les animaux, tels que les ongulés, évitent généralement les routes (Rowland et al. 2000 ; James et Stuart-Smith 2000 ; Fortin et al. 2005). **D'autre part**, les routes peuvent faciliter les déplacements des prédateurs, augmentant ainsi leur efficacité de chasse (James et Stuart-Smith 2000 ; Whittington et al. 2005). Mais même pour les prédateurs, les activités humaines le long des routes peuvent augmenter le risque de mortalité en raison de l'intensification des efforts de chasse et de piégeage et des collisions avec des véhicules (Fuller 1989 ; Cain et al. 2003 ; Nielsen et al. 2004 ; Farmer et al. 2006). La création de parcelles de coupe modifie également les habitats fauniques (Reed et al. 1996*b*), ce qui a des conséquences directes sur les relations prédateurs-proies (Wittmer et al. 2007).

Le premier impact, et le plus évident, des activités d'exploitation forestière est la suppression des peuplements forestiers matures (Boucher et al. 2009). À mesure que la végétation se régénère dans les parcelles de coupe, des espèces telles que l'orignal (*Alces alces*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) peuvent bénéficier d'une augmentation de la disponibilité du broutage (Newbury et Simon 2005 ; Potvin et al. 2005*a*). **De plus**, les lisières des parcelles coupées abritent souvent des communautés animales diversifiées, car elles offrent une alternance entre nourriture et abri (Dussault et al. 2005 ; Vospernik et Reismoser 2008). Les prédateurs utilisent souvent les lisières entre les zones ouvertes et le couvert forestier pour améliorer l'efficacité de leur chasse (Oehler et Litvaitis 1996 ; Dijak et Thompson 2000 ; Bergman et al. 2006). La forte densité des lisières créée par les activités d'exploitation forestière pourrait donc entraîner un risque accru de prédation pour les proies et améliorer le succès des prédateurs (Yahner et Mahan 1997 ; King et al. 1998 ; Farmer et al. 2006).

L'augmentation récente des activités humaines dans les écosystèmes forestiers a donné lieu à des effets cumulatifs liés à l'utilisation des terres. Les effets cumulatifs se produisent lorsque les effets combinés de caractéristiques proches les unes des autres sont supérieurs ou inférieurs à l'influence de chacune de ces caractéristiques prises isolément (Riffell et al. 1996). L'impact d'une caractéristique donnée d'un habitat peut varier, par exemple, en fonction de sa densité dans le paysage. Des réactions aux **effets cumulatifs** des caractéristiques

anthropiques ont été signalées pour de nombreuses espèces (Mace et al. 1996 ; Bayne et al. 2005 ; Johnson et al. 2005 ; Linke et al. 2005). Par exemple, les lignes sismiques n'affectent les parulines couronnées (*Seiurus aurocapilla*) qu'une fois qu'elles atteignent une densité seuil de 8,5 km/km^2 (Bayne et al. 2005). Les grizzlis (*Ursus arctos*) évitent les paysages dont la densité routière dépasse 6 km/km^2 (Mace et al. 1996). La précision des prévisions concernant les réactions des animaux aux paysages modifiés par l'homme dépend de notre compréhension des effets individuels et cumulatifs des activités humaines.

Les **effets cumulatifs** sont généralement évalués parmi les territoires individuels (par exemple, Hebblewhite et Merrill 2008), la plasticité observée chez les animaux dans le choix de leur habitat étant liée aux différences dans les caractéristiques des territoires. Le choix de l'habitat est reconnu comme étant à plusieurs échelles (Thompson et McGarigal 2002 ; Johnson et al. 2004 ; Thogmartin et Knutson 2007 ; Romero et al. 2009) et multiniveau (Bailey et al. 1996 ; Cushman et McGarigal 2002 ; Fortin et al. 2003). **Par conséquent**, les effets cumulatifs peuvent avoir des répercussions à plusieurs niveaux hiérarchiques. La sélection d'un individu donné peut également varier au sein de son domaine vital, en fonction de la disponibilité locale de caractéristiques spécifiques de l'habitat. La nature hiérarchique des effets cumulatifs reste mal documentée.

Les loups se trouvent au sommet de la chaîne alimentaire dans les écosystèmes boréaux. Les populations de nombreux herbivores sont limitées, voire régulées par les loups (Messier 1994 ; Ripple et Beschta 2007). Pourtant, peu d'études ont évalué le rôle de l'exploitation forestière sur la **sélection** de l'habitat des loups (par exemple, Kohira et Rexstad 1997 ; Kunkel et Pletscher 2000 ; Kuzyk et al. 2004). La **réaction** des loups aux routes devrait varier en fonction de la densité routière (Mladenoff et al. 1995). Les routes peuvent être utilisées pour faciliter les déplacements à faible densité, mais ces avantages peuvent être contrebalancés par les rencontres fréquentes avec les humains lorsque les routes deviennent abondantes (Mech et al. 1988 ; Mladenoff et al. 1995 ; Whittington et al. 2005). On sait peu de choses sur les effets des activités forestières sur le choix de l'habitat des loups dans la forêt boréale, et encore moins sur les effets cumulatifs des routes et des parcelles de coupe sur leur dynamique spatiale. On peut s'attendre à ce que les **effets cumulatifs** des routes et des parcelles de coupe réduisent la qualité de l'habitat (McGarigal et al. 2001). Les rencontres avec les humains peuvent être plus fréquentes lorsque les routes sont plus nombreuses (Mladenoff et al. 1995) et les zones fortement fragmentées en raison des parcelles de coupe peuvent réduire les possibilités de chasse, ce qui peut amener les prédateurs à éviter la zone (Potvin et al. 1999). Les **effets cumulatifs** des routes et des parcelles de coupe peuvent donc avoir des implications importantes sur les interactions entre prédateurs et proies, et l'accélération récente des changements paysagers due à l'exploitation forestière incite à clarifier les effets cumulatifs des activités anthropiques sur les loups dans la forêt boréale.

Notre objectif était d'étudier si les activités d'exploitation forestière ont des effets cumulatifs sur l'utilisation de l'habitat par les loups gris dans la forêt boréale, à l'intérieur et entre les territoires. Plus précisément, nous avons évalué les effets cumulatifs à plusieurs niveaux en examinant les réponses fonctionnelles associées au choix des routes et des parcelles de coupe à différentes périodes de l'année.

METHODES

Zone d'étude

L'étude s'est concentrée sur la sélection de l'habitat de six meutes de loups. Les territoires s'étendaient sur une distance pouvant atteindre 500 km et couvraient une superficie de 10 000 km² de forêt boréale (c'est-à-dire de 47°71' à 51°41' N et de 68°45-71°25' O) dans la province de Québec, au Canada. Ils couvraient ainsi un large éventail d'attributs d'habitat (Tableau 1). Les meutes se trouvaient dans des mosaïques hétérogènes de peuplements matures et en régénération résultant d'incendies et d'activités d'exploitation forestière. L'épinette noire (*Picea mariana*), le sapin baumier (*Abies balsamea*) et le pin gris (*Pinus banksiana*) étaient les principales essences forestières. Les zones de basse altitude et les vallées fluviales étaient également couvertes de peuplements mixtes et feuillus, composés principalement de bouleaux à papier (*Betula papyrifera*), de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*), de bouleaux jaunes (*B. alleghaiensis*) et d'érables (*Acer* spp.).

L'histoire de l'exploitation forestière variait également considérablement d'une meute de loups à l'autre (Tableau 1), ce qui était favorable à l'évaluation des effets cumulatifs. Les opérations d'exploitation forestière ont créé un réseau routier couvrant la majeure partie du territoire (Tableau 1). Les principales activités d'utilisation des terres comprenaient l'exploitation forestière, les loisirs de plein air non motorisés (randonnée, camping et pêche), l'utilisation de véhicules tout-terrain (motoneiges, véhicules tout-terrain), la chasse récréative et le piégeage commercial. La topographie était légèrement vallonnée, avec de nombreuses collines s'élevant de 250 à 1 100 m au-dessus du niveau de la mer. La neige a commencé à s'accumuler au début du mois de novembre, atteignant une **épaisseur maximale** de plus de 2 m à la mi-mars. La neige a persisté jusqu'au début du mois de juin sous la canopée forestière. Les températures quotidiennes moyennes variaient de -23 °C en janvier à 19 °C en juillet. L'orignal, le caribou (*Rangifer tarandus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) étaient les autres grands mammifères présents dans la zone d'étude. Le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) était absent de la majeure partie de la zone d'étude.

Tableau 1. Fourchette de composition en pourcentage des types de couverture terrestre pour les six domaines vitaux pris en compte dans l'analyse de la sélection de l'habitat par les loups gris au Québec, Canada, 2005-2007

Variable	Land cover type	Description	Range
Open	Open area	Wet lands, rock outcrops, burned areas, herbs, bryoids and shrubs	5.5–43.3%
Water	Water	Lakes, reservoirs, rivers, streams	1.4–7.2%
Lichab	Conifer with lichen	>20% ground cover or one-third of total vegetation must be lichen	0.2–12.9%
Conif	Conifer	>60% crown closure; coniferous trees are >75% of total basal area	4.6–29.0%
Openconif	Open conifer	10–60% crown closure; coniferous trees represent >75% of total basal area	1.0–44.2%
DecMix	Deciduous-Mixed	Deciduous and coniferous trees represent ≤25% of total basal area	6.4–66.5%
Cut_5	Regenerating cutblock	Cutblock 5–15 years old	0.1–14.2%
Cut_0	Recent cutblock	Cutblock <5 years old	0.7–5.1%
Road	Road	Maintained and logging roads	0.1–7.7 km/km^2

Programme de télémétrie des loups

Au total, 11 loups (six mâles et cinq femelles) appartenant à six meutes ont été suivis à l'aide de colliers émetteurs GPS (modèle GPS3300SW, Lotek Engineering Systems, Newmarket, Ontario). Un à trois loups ont été capturés dans chaque meute à l'aide de filets lancés depuis un hélicoptère en hiver ou de pièges à mâchoires en été. La localisation des animaux a été effectuée toutes les 4 heures de mars 2005 à mars 2007. Chaque meute a été suivie par radio pendant une durée moyenne de 18 mois (fourchette : 10 à 24 mois). Les localisations GPS

ont été obtenues à la fin de la période d'étude par la récupération des colliers. Le taux de réussite de l'acquisition des positions GPS variait de 77 à 93% par collier, ce qui a permis d'obtenir un total de 17 906 positions sur deux ans. À partir de ces positions, nous avons calculé le polygone convexe minimal (PCM) à 95% de chaque meute à partir de tous les loups équipés d'un collier émetteur appartenant à cette meute (McLoughlin et al. 2004 ; Courbin et al. 2009). Les analyses ont ensuite été limitées aux emplacements situés dans les MCP à 95% (soit 16 120 emplacements GPS, avec une moyenne de 896 emplacements par meute de loups et par période).

Périodes annuelles

Nous avons pris en compte trois périodes distinctes qui caractérisent l'écologie des loups : la **période de mise bas** (du 1er avril au 30 juin), la **période de rendez-vous** (du 1er juillet au 30 septembre) et la **période de nomadisme** (du 1er octobre au 31 mars). Pendant la période de mise bas, les loups se concentrent sur l'élevage des petits (Jedrzejewski et al. 2001 ; Mech et Boitani 2003), et leurs déplacements se caractérisent par des retours fréquents à la tanière. À mesure que les petits deviennent plus mobiles (c'est-à-dire environ deux mois après leur naissance), les loups se déplacent vers des sites de rendez-vous (Mech et Boitani 2003). La période de rendez-vous se caractérise par l'utilisation de zones de transit à partir desquelles des incursions sont effectuées dans le territoire. Pendant la **période nomade**, la meute se déplace généralement en groupe à travers tout le territoire (Mech et Boitani 2003).

Description de l'habitat

Un système d'information géographique (SIG) a caractérisé la zone d'étude en fonction des types de couverture terrestre, de l'altitude, de la pente, de la densité des bords durs et de la profondeur de la neige. Six types de couverture terrestre ont été dérivés d'une seule image Landsat Thematic Mapper (résolution de 25 m) (Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides, 2000) (Tableau 1). Nous avons utilisé les données fournies chaque année par les entreprises forestières locales pour caractériser et mettre à jour la distribution spatiale des routes (routes entretenues et routes forestières), des parcelles en régénération (5 à 15 ans après la récolte) et des parcelles récemment coupées (coupes < 5 ans). Les relevés au sol ont révélé une forte concordance entre les observations sur le terrain et les informations de la carte de couverture terrestre (86%, n = 210). Les routes étaient des éléments linéaires supposés avoir une largeur de 30 m.

Nous avons distingué les parcelles **récemment coupées** des parcelles en **régénération**, car elles offraient des quantités différentes de broutage pour l'orignal, une proie importante des loups. Les parcelles en régénération devraient avoir une biomasse de broutage plus élevée que les parcelles récemment coupées (Courtois et al. 1998). Nous avons utilisé un modèle numérique d'élévation (MNE) de 25 m pour estimer l'altitude (plage : 150-1 100 m) et la pente (plage : 0°-77°). Nous avons calculé la densité des lisières abruptes dans des zones tampons d'un rayon de 1 km. Nous avons défini les lisières abruptes (plage : 0-20,9 km/km^2) comme toute lisière entre une zone ouverte et un couvert forestier (par exemple, la lisière des parcelles coupées bordant des peuplements forestiers). Afin d'évaluer les effets cumulatifs de la foresterie sur le choix de l'habitat par les loups, nous avons calculé la densité des routes (plage : 0-8,8 km/km) et la proportion de parcelles coupées (plage : 0-0,8 pour la proportion de parcelles en régénération et de parcelles récemment coupées) également dans des zones tampons d'un rayon de 1 km autour des emplacements observés et aléatoires. Les

analyses spatiales ont été réalisées à l'aide des outils Hawth's Tools (Beyer 2006) pour ArcGIS 9.2 (ESRI 2007).

Au cours de l'hiver 2006, nous avons mené des enquêtes sur le terrain afin de modéliser la profondeur de la neige dans tous les territoires des loups. Toutes les deux ou trois semaines, nous avons estimé la profondeur de la neige (à l'aide d'une règle) dans des sites ouverts, le long de 53 transects largement répartis à l'intérieur ou à proximité des territoires des loups. La neige a été échantillonnée tous les 10 m le long des transects de 70 m (c'est-à-dire $n = 8$ sites d'échantillonnage par transect). Des cartes de la profondeur de la neige ont été créées avec une résolution de 25 m, sur la base des relevés de neige effectués dans des sites ouverts et en utilisant le krigeage avec l'altitude comme dérive externe (Tapsoba et al. 2005). Nous avons créé des cartes de neige pour chaque période d'étude menée dans des sites ouverts en interpolant les valeurs de la profondeur de la neige selon le meilleur variogramme retenu par validation croisée. Les analyses ont été effectuées à l'aide du programme ISATIS (2007). La profondeur de neige a été échantillonnée deux fois pendant l'hiver dans 110 à 160 stations réparties entre les neuf types de couverture terrestre (Tableau 1) afin de tenir compte de l'effet de la canopée forestière sur l'accumulation de neige au sol. Nous avons ensuite calculé la proportion des profondeurs de neige mesurées à chaque station lors des relevés des sites forestiers avec la profondeur de neige estimée par krigeage pour les sites ouverts. Les proportions de sites forestiers/sites ouverts associées aux différents types de couverture terrestre ont ensuite été utilisées pour réattribuer des valeurs à chaque cellule, fournissant ainsi des cartes d'enneigement par domaine vital ajustées en fonction de l'influence de la canopée forestière. En fonction du moment où ils ont été observés, les emplacements des loups et les emplacements **aléatoires** associés ont été attribués à l'enquête sur l'enneigement appropriée menée dans les sites ouverts afin d'estimer la profondeur de neige pertinente pour ces emplacements.

Nous avons validé les cartes de profondeur de neige obtenues par validation croisée. Nous avons d'abord calculé la proportion de profondeur de neige trouvée dans chaque type de couverture terrestre sur la base de 75% des stations de couverture terrestre en utilisant la carte de profondeur de neige estimée par krigeage pour les sites ouverts. Nous avons ensuite construit un modèle ajusté en fonction de l'influence de la couverture forestière et avons comparé la profondeur de neige prévue aux 25% de données non utilisées. Ce processus a été répété 10 fois. La corrélation de Pearson (r) a montré une forte relation entre les estimations observées et prévues ($r > 0{,}69$, $n = 10$). Au cours de l'hiver 2007, nous n'avons échantillonné la profondeur de neige que toutes les trois semaines sur des sites ouverts, et nous avons créé des cartes de neige à l'aide du krigeage avec dérive externe.

La carte a ensuite été ajustée pour tenir compte de l'influence de la couverture forestière sur la base des proportions mesurées en 2006.

Modèles de sélection d'habitat

…

Tableau 2. Modèles candidats de sélection d'habitat pour les loups gris dans les forêts boréales aménagées du Québec, au Canada

No.	Model	Model structure
1	Landscape model	Land cover + Slope + Snow depth
2	Road model	Landscape model + Edge density + Road density
3	Cutblock model	Landscape model + Edge density + Proportion of cutblocks
4	Logging activity model	Landscape model + Edge density + Road density + Proportion of cutblocks
5	Road cumulative effect model	Landscape model + Edge density + Road density + Proportion of cutblocks + Road density × Road + Road density × Cut_5 + Road density × Cut_0
6	Regenerating cutblock cumulative effect model	Landscape model + Edge density + Road density + Proportion of cutblocks + Proportion of Cut_5 × Road + Proportion of Cut_5 × Cut_5 + Proportion of Cut_5 × Cut_0
7	Recent cutblock cumulative effect model	Landscape model + Edge density + Road density + Proportion of cutblocks + Proportion of Cut_0 × Road + Proportion of Cut_0 × Cut_5 + Proportion of Cut_0 × Cut_0
8	Logging cumulative effect model	Landscape model + Edge density + Road density + Proportion of cutblocks + Road density × Road + Proportion of Cut_5 × Cut_5 + Proportion of Cut_0 × Cut_0

Landscape variables are described in Table 1

RESULTATS

Effets cumulatifs dans les domaines vitaux

Les effets cumulatifs de la foresterie ont influencé l'utilisation de l'habitat par les loups tout au long de l'année. La sélection de l'habitat au niveau des domaines vitaux a été mieux décrite par les modèles tenant compte des effets des routes et des parcelles de coupe, ainsi que de leur interaction avec la densité routière et la proportion de parcelles de coupe dans un rayon de 1 km (Tableau 3). Les autres modèles candidats n'ont reçu pratiquement aucun soutien empirique ($w_i < 0{,}00$), ce qui suggère que les modèles sans les effets cumulatifs des activités d'exploitation forestière décrivaient relativement mal la sélection de l'habitat par les loups (ΔBIC ≥ 45, Tableau 3). La comparaison des modèles candidats a indiqué que l'omission des effets cumulatifs pouvait sous-estimer l'impact des activités anthropiques sur la sélection de l'habitat (Tableau 3), fournissant une description potentiellement trompeuse de la distribution prévue des loups (Figure 1). **En effet**, la prise en compte de la pente, de la profondeur de la neige et des types de couverture végétale, en combinaison avec la densité routière (modèle 2) ou avec la proportion locale de parcelles coupées (modèle 3), a donné des prévisions différentes concernant la probabilité de présence des loups par rapport aux modèles qui tenaient compte des effets cumulatifs (Fig. 1).

Dans l'ensemble, les deux meilleurs modèles RSFs candidats pour chaque période étaient soit le modèle des parcelles coupées en régénération, soit le modèle des effets cumulatifs de l'exploitation forestière (Tableau 3). Nous avons donc vérifié si un modèle complet combinant toutes les variables des deux modèles pouvait être meilleur que l'un ou l'autre des modèles pris séparément. À l'aide d'un test du rapport de vraisemblance logarithmique (L) (Hilborn et Mangel 1997), nous avons constaté que l'ajout de variables pour obtenir un modèle complet améliorait l'ajustement du modèle pendant la période de rendez-vous (Δ ($-2L$) = 27, df = 2, $P < 0{,}001$), mais pas pendant la période de mise bas ($\Delta(-2L) = 4$, df = 2, $P = 0{,}14$) ni pendant la période de nomadisme (Δ ($-2L$) = 1, df = 2, $P = 0{,}61$). Une évaluation plus approfondie des relations entre les loups et leur habitat au niveau HR a été réalisée à

partir des meilleurs modèles obtenus (Tableau 4), qui se sont révélés robustes lors de la validation croisée, quelle que soit la période annuelle (plage de $\overline{rs}$: 0,95-0,96).

Tableau 3. Sélection de modèles pour les périodes de mise bas, de rendez-vous et de nomadisme parmi les modèles candidats indiqués dans le Tableau 2

No.	Candidate model	K_i	LL	BIC	Δ_i	w_i
	Denning period					
6	Regenerating cutblock cumulative effect model	19	−5,196	10,435	0	1.00
8	Logging cumulative effect model	19	−5,203	10,447	12	0.00
5	Road cumulative effect model	19	−5,268	10,578	143	0.00
4	Logging activity model	16	−5,274	10,584	149	0.00
7	Recent cutblock cumulative effect model	19	−5,272	10,585	150	0.00
2	Road model	14	−5,294	10,619	184	0.00
3	Cutblock model	14	−5,325	10,683	248	0.00
1	Landscape model	12	−5,449	10,923	488	0.00
	Rendez-vous period					
6	Regenerating cutblock cumulative effect model	19	−5,445	10,932	0	1.00
8	Logging cumulative effect model	19	−5,453	10,948	16	0.00
5	Road cumulative effect model	19	−5,491	11,024	92	0.00
4	Logging activity model	16	−5,504	11,042	110	0.00
7	Recent cutblock cumulative effect model	19	−5,501	11,046	114	0.00
3	Cutblock model	14	−5,507	11,047	115	0.00
2	Road model	14	−5,535	11,099	167	0.00
1	Landscape model	12	−5,585	11,195	263	0.00
	Nomadic period					
8	Logging cumulative effect model	20	−9,991	20,028	0	1.00
6	Regenerating cutblock cumulative effect model	20	−10,000	20,046	18	0.00
7	Recent cutblock cumulative effect model	20	−10,002	20,050	22	0.00
5	Road cumulative effect model	20	−10,012	20,070	42	0.00
4	Logging activity model	17	−10,017	20,073	45	0.00
3	Cutblock model	15	−10,034	20,104	76	0.00
2	Road model	15	−10,093	20,220	192	0.00
1	Landscape model	13	−10,207	20,443	415	0.00

Le nombre de paramètres (K_i), les valeurs de log-vraisemblance (LL), les scores BIC, les différences de BIC par rapport au modèle ayant obtenu le score le plus bas (Δ_i) et les pondérations BIC (w_i) pour les huit modèles candidats de sélection d'habitat par les loups gris dans les forêts boréales gérées du Québec (Canada) sont indiqués

Période de mise bas

Pendant la période de mise bas, les loups ont choisi des peuplements de conifères avec un sous-bois de lichens, des forêts mixtes de feuillus, des zones ouvertes et des zones à forte densité de lisières dures (Tableau 4). Les forêts de conifères ont été utilisées proportionnellement à leur présence dans le paysage (c'est-à-dire que l'IC à 95% incluait 0, Tableau 4). **En outre**, le modèle le mieux classé a mis en évidence que la sélection des parcelles de coupe en régénération variait en fonction de l'intensité locale des activités d'exploitation forestière (Figure 2). Par exemple, la sélection des parcelles de coupe en régénération diminuait avec l'augmentation de la densité routière locale (Figure 2a). La probabilité d'occurrence des loups dans les parcelles de coupe en régénération diminuait également à mesure que ces parcelles devenaient plus abondantes localement (Figure 2b). Lorsqu'elles couvraient jusqu'à 40 à 50% du paysage, les parcelles en régénération figuraient parmi les types de couverture terrestre les plus fortement évités (Figure 2b). Les parcelles en régénération étaient également fortement évitées dans les zones comportant des parcelles récemment coupées, en particulier lorsque ces parcelles couvraient une grande partie de la zone (Figure 2c).

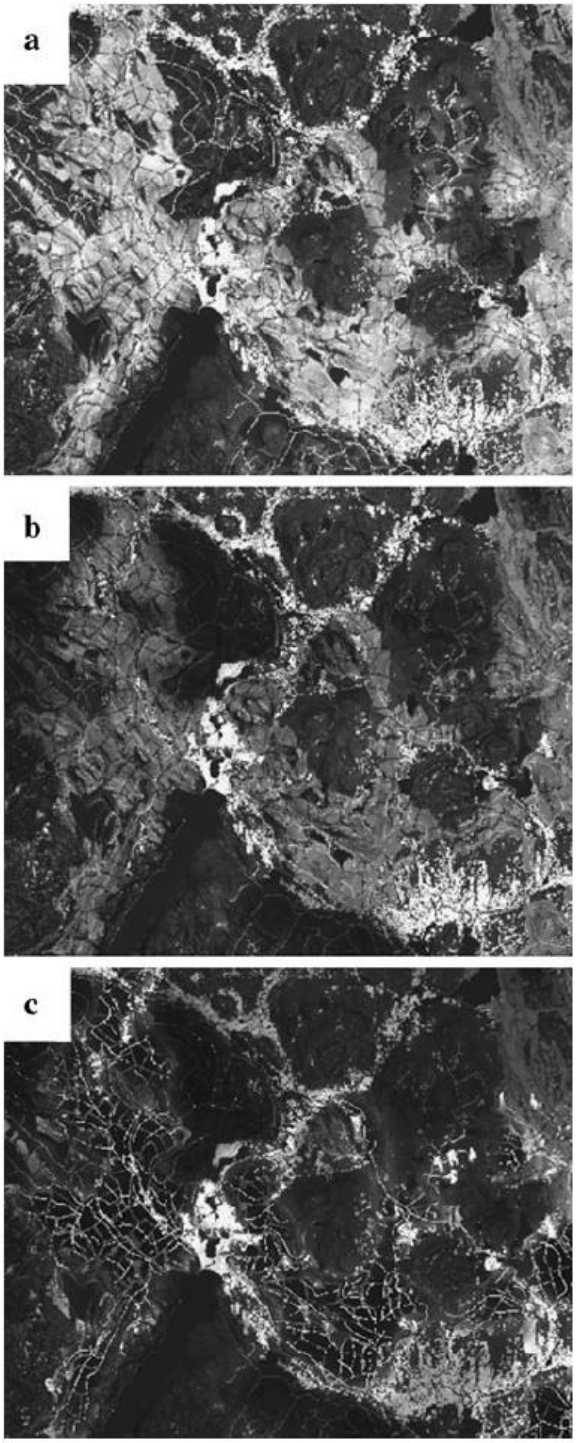

Fig. 1. Probabilité relative d'occurrence des loups pendant la période de mise bas dans une partie du territoire des loups dans la forêt boréale du Québec (Canada), d'après un ensemble de modèles candidats expliquant la répartition des loups en fonction des caractéristiques du paysage. Les modèles comprenaient les types de couverture terrestre, ainsi que la densité routière dans un rayon de 1 km (modèle 2, Tableau 2), la proportion de parcelles coupées (modèle 3, Tableau 2) ou à la fois la densité routière et la proportion locale de parcelles coupées comme variables explicatives (modèle 6, Tableau 2). Les *zones claires* représentent une probabilité élevée d'occurrence

Période de rendez-vous

Comme pendant la période de mise bas, les loups ont choisi, pendant la période de rendez-vous, des peuplements de conifères avec un sous-bois de lichens, des forêts mixtes de feuillus, des zones ouvertes et des zones comportant une forte proportion de lisières abruptes (Tableau 4). Les effets cumulatifs de la foresterie se sont également traduits par une diminution de l'utilisation des parcelles de coupe en régénération à mesure que les activités d'exploitation forestière augmentaient. La probabilité d'occurrence des loups dans les

parcelles en régénération était généralement élevée, mais diminuait avec l'augmentation de la densité routière (Fig. 2d), ainsi que lorsque les parcelles en régénération (Fig. 2e) ou les parcelles récemment coupées (Fig. 2f) représentaient une proportion croissante de la zone locale. Nous avons également constaté que les loups affichaient une forte préférence pour les routes dans les zones où elles étaient peu nombreuses, mais que cette préférence diminuait rapidement avec l'augmentation de la densité routière locale (Fig. 2d). **De plus**, les loups avaient généralement une faible probabilité d'occurrence dans les parcelles récemment coupées, en particulier lorsque celles-ci couvraient une grande partie du paysage (Fig. 2f).

Tableau 4. Coefficients (β), erreur standard (SE) et intervalles de confiance (IC) à 95% pour les modèles de classement des effets cumulatifs de la sélection d'habitats par les loups gris dans les forêts boréales aménagées du Québec, au Canada, pour chaque période de l'année

Variable	Denning period (Regenerating cutblock cumulative effect model)			Rendez-vous period (Regenerating cutblock and logging cumulative effect model)			Nomadic period (Logging cumulative effect model)		
	β	SE	95% CI	β	SE	95% CI	β	SE	95% CI
Open	0.530	0.086	(0.36:0.70)[a]	0.549	0.089	(0.37: 0.72)[a]	0.208	0.063	(0.08:0.332)[a]
Water	−0.800	0.147	(−1.09:−0.51)[a]	−0.476	0.130	(−0.73:−0.22)[a]	−0.336	0.092	(−0.52:−0.16)[a]
Lichab	1.170	0.103	(0.97:1.37)[a]	0.662	0.105	(0.45:0.86)[a]	0.201	0.078	(0.04:0.35)[a]
Conif	−0.122	0.094	(−0.31:0.06)	0.087	0.092	(−0.09:0.27)	−0.193	0.068	(−0.33:−0.06)[a]
DecMix	0.333	0.090	(0.16:0.51)[a]	0.492	0.090	(0.31:0.67)[a]	0.327	0.063	(0.20:0.45)[a]
Cut_5	3.017	0.287	(2.45:3.58)[a]	2.829	0.290	(2.26:3.40)[a]	0.522	0.149	(0.23:0.81)[a]
Cut_0	−0.053	0.198	(−0.44:0.34)	−0.045	0.38	(−0.80:0.71)	0.538	0.270	(0.01:1.07)[a]
Road	0.862	0.114	(0.64:1.09)[a]	2.110	0.211	(1.68:2.53)[a]	0.833	0.185	(0.44:1.17)[a]
Road density	0.280	0.029	(0.22:0.34)[a]	0.136	0.027	(0.08:0.19)[a]	0.132	0.022	(0.09:0.17)[a]
Proportion of Cut_5	0.623	0.243	(0.15:1.10)[a]	1.641	0.224	(1.19:2.08)[a]	1.908	0.159	(1.61:2.22)[a]
Proportion of Cut_0	−1.737	0.370	(−2.46:−1.01)[a]	−1.877	0.393	(−2.64:−1.10)[a]	−0.650	0.259	(−1.17:−0.15)[a]
Road density × Road	–	–	–	−0.341	−0.067	(−0.47:−0.21)[a]	−0.179	0.062	(−0.29:−0.05)[a]
Road density × Cut_5	−0.294	0.084	(−0.46:−0.13)[a]	−0.484	0.080	(−0.64:−0.32)[a]	–	–	–
Proportion of Cut_5 × Cut_5	−5.781	0.548	(−6.86:−4.71)[a]	−4.530	0.544	(−5.59:−3.46)[a]	−1.954	0.350	(−2.65:−1.28)[a]
Proportion of Cut_0 × Cut_0	–	–	–	−1.068	1.21	(−3.44:1.31)	−2.394	0.740	(−3.83:−0.93)[a]
Proportion of Cut_0 × Cut_5	−4.063	1.727	(−7.45:−.68)[a]	−4.026	1.821	(−7.60:−0.45)[a]	–	–	–
Slope	−0.039	0.004	(−0.05:−0.03)[a]	−0.094	0.004	(−0.10:−0.09)[a]	−0.027	0.003	(−0.03:−0.02)[a]
Edge density	0.080	0.008	(0.06:0.09)[a]	0.058	0.007	(0.05:0.07)[a]	0.050	0.005	(0.04:0.06)[a]
Snow depth	–	–	–	–	–	–	−0.086	0.040	(−0.17:−0.01)[a]

Open conifer stands were used as the reference category. Land cover types variables are described in Table 1

[a] Coefficients for which the 95% confidence intervals excluded zero

Période nomade

Pendant la période nomade, les loups ont privilégié les forêts mixtes de feuillus, les peuplements de conifères avec un sous-bois de lichens, les zones ouvertes, les zones comportant une forte proportion de lisières abruptes et les zones à faible accumulation de neige (Tableau 4). **De plus**, les loups évitaient les forêts dominées par les conifères ainsi que les zones où la neige était profonde (Tableau 4). Les **effets cumulatifs** de la foresterie ont entraîné une diminution de la probabilité d'apparition des loups sur les routes et dans les zones en régénération et les zones récemment déboisées à mesure que l'abondance locale de ces attributs d'habitat augmentait (Figure 2). Malgré cette diminution, la probabilité de présence de loups sur les routes est restée relativement élevée sur l'ensemble de leur aire de répartition en termes de densité routière (Figure 2g), **tandis** que les loups n'avaient qu'une probabilité relativement élevée d'être trouvés dans les parcelles récemment coupées dans les zones où ces parcelles couvraient une petite partie du paysage (Figure 2i).

Effets cumulatifs parmi les meutes de loups

Au niveau inter-HR, nous avons constaté que les meutes de loups dont les parcelles récemment coupées couvrent <3% de leur territoire **évitaient** ces parcelles pendant la période de mise bas, tandis que les meutes dont le territoire se caractérisait par un pourcentage plus important de parcelles récemment coupées utilisaient de manière sélective ces attributs de l'habitat (Fig. 3). Cette relation reflétait donc une réponse fonctionnelle pendant les périodes de mise bas (R^2 ajusté = 0,52, P = 0,06). Nous n'avons toutefois **pas** détecté une telle **réponse fonctionnelle** au niveau inter-HR pendant les autres périodes de l'année ou pour d'autres caractéristiques anthropiques de l'habitat (Fig. 3).

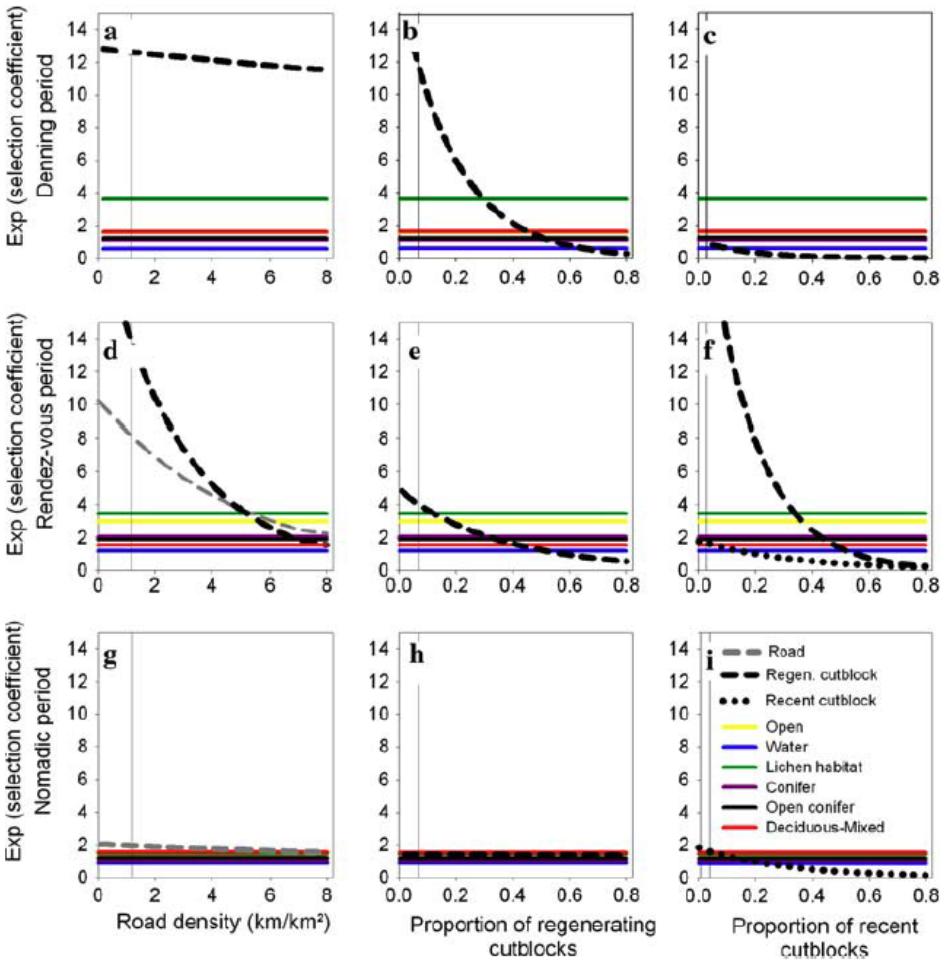

Fig. 2. Réponse fonctionnelle dans l'utilisation des parcelles en régénération par les loups en fonction de la proportion de routes et de parcelles en régénération (Regen.) et récemment coupées selon le modèle de classement supérieur pour chaque période de l'année entre 2005 et 2007 dans la forêt boréale du Québec (Canada). Proportions de chaque exploitation forestière

DISCUSSION

Notre étude indique que les effets cumulatifs de la foresterie ont une forte influence sur les schémas de sélection d'habitat par les loups dans les écosystèmes boréaux. Très peu d'études sur les interactions entre les loups et leur habitat se sont appuyées sur un échantillonnage sur le terrain aussi intensif dans le temps et aussi étendu dans l'espace que celui présenté ici (mais voir Gustine et al. 2006 ; Hebblewhite et Merrill 2008).

Nous avons évalué les effets cumulatifs de la foresterie à deux niveaux. **Tout d'abord**, nous avons évalué si les loups réagissaient aux variations spatiales de l'abondance des attributs

anthropiques de l'habitat au sein de leur domaine vital (niveau DV). **Ensuite**, nous avons utilisé l'approche de Hebblewhite et Merrill (2008) pour évaluer si les différences dans les caractéristiques du domaine vital pouvaient expliquer les différences entre les meutes dans la sélection globale des caractéristiques anthropiques (niveau inter-DV). Nous avons détecté des effets cumulatifs aux deux niveaux.

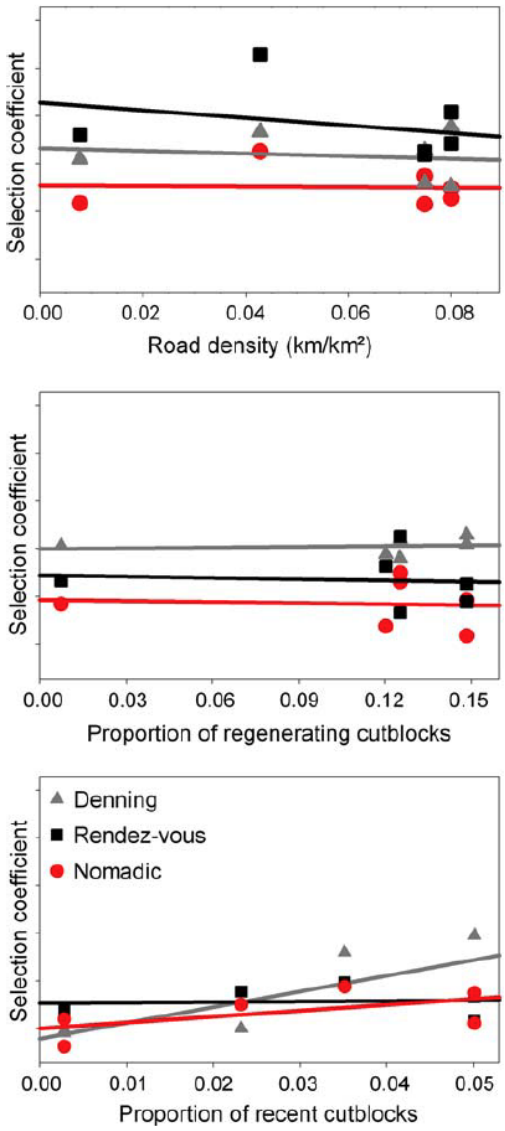

Fig. 3. Réponse fonctionnelle dans la sélection des routes, des zones en régénération et des parcelles récemment coupées par les loups en fonction de leur abondance dans les territoires individuels, pour chaque période de l'année entre 2005 et 2007 dans la forêt boréale du Québec (Canada). La densité routière et la proportion de parcelles en régénération et récemment coupées ont été estimées dans les territoires pluriannuels. Les coefficients de sélection des fonctions de sélection des ressources ont été estimés pour chaque meute de loups à partir d'un modèle linéaire mixte à effets mixtes

Effets cumulatifs au sein des territoires

Au niveau du territoire, nous avons constaté que la sélection des routes et des parcelles de coupe par les loups variait en fonction de l'abondance locale de ces caractéristiques au sein de leur territoire, ce qui suggère que les décisions liées à la sélection de l'habitat sont spécifiques au contexte. Une caractérisation précise de la répartition des loups dans un paysage exploité doit donc tenir compte non seulement des routes et des parcelles de coupe, mais aussi de leur représentation locale dans le paysage et des changements temporels dans le niveau de perturbation au cours de l'année.

Les activités d'exploitation forestière sont réduites dans la zone d'étude de décembre à juin, ce qui entraîne des changements temporels dans le niveau de perturbation humaine. Pendant la **période de mise bas** (du 1er avril au 30 juin), les loups ont choisi des parcelles de coupe en régénération dans des zones où l'abondance des routes et des parcelles de coupe était faible, mais ont eu tendance à les éviter dans les parties fortement modifiées de leur territoire.

Les activités d'exploitation forestière sont généralement **concentrées** dans l'espace, et une fois la forêt exploitée, les perturbations humaines diminuent considérablement dans la zone. Les perturbations devraient donc être relativement peu fréquentes dans les parcelles de coupe en régénération par rapport aux parcelles de coupe récentes. Mais la zone doit également offrir de bonnes possibilités de chasse. L'abondance des orignaux dépend d'une répartition adéquate de la nourriture et des abris (Dussault et al. 2006). Si la grande disponibilité de broutage dans les parcelles en régénération (Newbury et Simon 2005 ; Potvin et al. 2005*a*) pourrait attirer les orignaux, les abris protecteurs peuvent devenir limités dans les paysages fragmentés par une forte abondance de parcelles coupées et de routes. En d'autres termes, les orignaux peuvent ne pas utiliser les habitats à forte densité de lisières malgré la grande disponibilité de nourriture en raison du manque d'abris contre les prédateurs. Les loups auraient alors peu d'intérêt à utiliser ces zones si l'abondance des orignaux est faible.

Pendant la **période de rendez-vous** (du 1er juillet au 30 septembre), nous avons observé les effets cumulatifs de la foresterie sur l'utilisation des routes et des parcelles coupées par les loups. Les activités d'exploitation forestière ont été intenses pendant cette période. La circulation intense sur les routes entraîne des perturbations fréquentes, qui peuvent avoir des effets profonds sur la relation **fonctionnelle** entre le choix de l'habitat et la répartition des loups (Thurber et al. 1994 ; Theuerkauf et al. 2003). La densité routière est considérée comme l'un des principaux facteurs prédictifs de la dynamique spatiale des loups dans les paysages où les activités forestières sont limitées (Mladenoff et al. 1995 ; Potvin et al. 2005*b* ; Whittington et al. 2005). Nous avons constaté que les routes étaient davantage choisies lorsque leur densité locale était faible. Une augmentation de la densité des routes a non seulement réduit leur sélection, mais a également entraîné une diminution de la sélection des parcelles de coupe en régénération. La sélection des parcelles de coupe en régénération a également diminué lorsque celles-ci représentaient une plus grande partie de la superficie. Cette réaction était particulièrement forte dans les zones où la proportion de parcelles de coupe récentes était élevée, c'est-à-dire lorsque les perturbations humaines étaient les plus importantes. La disponibilité du broutage pour les orignaux est généralement **plus faible** dans les zones où la proportion de parcelles récemment coupées est élevée que dans celles où la proportion de parcelles en régénération est élevée (Courtois et al. 1998). **De plus**, une augmentation de la proportion de parcelles récemment coupées réduirait la taille des parcelles forestières restantes, qui pourraient devenir trop petites pour fournir une base de proies importante pour les loups (Potvin et al. 1999). Les loups pourraient alors avoir peu à gagner à utiliser intensivement cette partie de leur territoire.

Pendant la **période nomade** (du 1er octobre au 31 mars), nous avons détecté des **effets cumulatifs** liés à la fois à l'abondance des routes et des parcelles de coupe. Les activités d'exploitation forestière ont été faibles pendant cette période, ce qui a entraîné une utilisation peu fréquente des routes par les humains, mais une sélection généralement forte par les loups. **En fait**, les routes sont restées le type de couverture terrestre présentant la plus forte

probabilité d'occurrence des loups, malgré une diminution de leur sélection suite à une augmentation de la densité routière.

Des effets cumulatifs ont également été observés pour l'utilisation des parcelles en régénération et des parcelles récemment coupées. Les loups ont réduit leur sélection des parcelles récemment coupées, celles-ci représentant une plus grande proportion de la zone locale. Ces parcelles sont même devenues le type de couverture terrestre le plus fortement évité lorsqu'elles représentaient plus de 20% de la zone.

Ces **réponses fonctionnelles** ont été détectées dans des RSFs multivariées qui tenaient également compte de la réponse des loups à de multiples autres attributs de l'habitat dans leur domaine vital. Par exemple, nous avons constaté que les loups évitaient les forêts de conifères pendant la période nomade, une réponse conforme aux rapports précédents (Kunkel et Pletscher 2001 ; Fortin et al. 2005). **De plus**, les loups ont préféré les zones ouvertes, les peuplements de conifères avec un sous-bois de lichens et les forêts mixtes de feuillus pendant toutes les périodes. Ces types de couverture terrestre peuvent être utilisés de préférence car ils fournissent la nourriture et la couverture protectrice nécessaires aux ongulés (Courtois et al. 2002 ; Mosnier et al. 2003 ; Dussault et al. 2005). En utilisant ces types de couverture terrestre, les loups pouvaient augmenter leurs chances de rencontrer des proies. **De même**, nous avons constaté que les loups préféraient les zones présentant une densité relativement élevée de lisières abruptes, une tendance déjà signalée (Bergman et al. 2006). Les lisières abruptes créent un changement structurel (par exemple, la limite entre une parcelle déboisée et un peuplement forestier) qui pourrait entraver les mouvements des proies vers la couverture forestière. Le changement de structure du paysage pourrait ralentir les proies, offrant ainsi un avantage aux prédateurs (Bergman et al. 2006).

Effets cumulatifs parmi les meutes de loups

L'inclusion de coefficients aléatoires dans les modèles RSFs nous a permis de tester la présence de réponses fonctionnelles dans la sélection des ressources au niveau inter-HR. Hebblewhite et Merrill (2008) ont déjà utilisé cette approche pour comprendre les relations entre les loups et les humains et ont constaté que, à mesure que l'activité humaine augmentait, les loups étaient contraints de choisir des zones **plus proches** de l'activité humaine. Nous n'avons détecté aucune réponse fonctionnelle à l'abondance des routes et des parcelles de coupe en régénération parmi les meutes de loups au niveau inter-HR. Une réponse fonctionnelle dans la sélection des parcelles de coupe récentes a toutefois été détectée pendant la période de mise bas. Les meutes dont le domaine vital était composé de moins de 3% de parcelles de coupe récentes évitaient ces attributs de l'habitat, tandis que celles dont le domaine vital était composé de plus de 3% de parcelles de coupe les sélectionnaient.
Dans notre étude, les parcelles récemment coupées ne représentaient qu'une petite partie du paysage (fourchette entre les territoires : 0,1-5,0%). Les changements dans la sélection des parcelles récemment coupées à mesure que leur abondance locale augmente devraient refléter un compromis entre l'acquisition efficace de ressources essentielles et la minimisation du risque d'être dérangé (Kunkel et Pletscher 2000). Les changements dans les compromis peuvent être tels que la relation que nous avons observée pourrait ne pas rester linéaire au-delà de la fourchette d'abondance observée dans notre étude. Il serait utile d'évaluer la réponse des loups aux parcelles récemment coupées dans des paysages caractérisés par des niveaux plus élevés de perturbations anthropiques.

Conclusion

La compréhension des relations entre les animaux et leur environnement dans des systèmes en mutation rapide revêt une importance considérable pour la conservation (Pickens et Root 2009). Nous avons montré que la sélection de l'habitat par les loups dans les écosystèmes boréaux est une réponse complexe aux caractéristiques naturelles et anthropiques de l'habitat et que cette réponse s'opère à plusieurs niveaux hiérarchiques. L'influence des routes et des parcelles déboisées sur la répartition des loups varie dans l'espace, en fonction de l'abondance locale de ces caractéristiques de l'habitat dans l'aire de répartition (niveau HR). La densité moyenne des routes et l'abondance des parcelles déboisées ne pouvaient généralement pas expliquer les différences entre les meutes dans la sélection globale de ces caractéristiques (niveau inter-HR), sauf pendant la période de mise bas, où seules les meutes de loups dont l'aire de répartition comprenait au moins 3% de parcelles récemment déboisées ont sélectionné ces parcelles. Notre étude met donc en évidence la nature hiérarchique des effets cumulatifs de la foresterie sur la sélection de l'habitat des loups. En négligeant la prise en compte des impacts cumulatifs des activités humaines sur l'utilisation du paysage par les loups, on pourrait tirer des conclusions erronées sur l'influence des perturbations anthropiques sur la répartition des loups. Une gestion efficace de l'habitat des loups dans les paysages modifiés par l'homme nécessite donc la prise en compte des effets cumulatifs.

References

Apps CD, McLellan BN (2006) Factors influencing the dispersion and fragmentation of endangered mountain caribou populations. Biol Conserv 130:84–97

Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM, Sims PL (1996) Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. J Range Manage 49:386–400

Bates D, Sarkar D (2006) Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.995-2

Courbin N, Fortin D, Dussault C, Courtois R (2009). Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. Landscape Ecol doi: 10.1007/s10980-009-9389-x (in press)

Courtois R, Ouellet JP, Gagné B (1998) Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. Alces 34:201–211

Courtois R, Dussault C, Potvin F, Daigle G (2002) Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. Alces 38:177–192

Cushman SA, McGarigal K (2002) Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. Landscape Ecol 17:637–646

Dijak WD, Thompson FR (2000) Landscape and edge effects on the distribution of mammalian predators in Missouri. J Wildl Manage 64:209–216

Dussault C, Ouellet JP, Courtois R, Huot J, Breton L, Jolicoeur H (2005) Linking moose habitat selection to limiting factors. Ecography 28:619–628

Dussault C, Courtois R, Ouellet JP (2006) A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. Can J For Res 36:1097–1107

ESRI (Environmental Systems Research Institute) (2007) ArcGIS version 9.2. ESRI, Redlands

Farmer CJ, Person DK, Bowyer RT (2006) Risk factors and mortality of black tailed deer in a managed forest landscape. J Wildl Manage 70:1403–1415

Fortin D, Fryxell JM, O'Brodovich L, Frandsen D (2003) Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. Oecologia 134:219–227

Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao J (2005) Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. Ecology 86:1320–1330

Fuller TK (1989) Dynamics of wolves in North-Central Minnesota. Wildl Monogr 105:3–41

Gillies CS, Hebblewhite M, Nielsen SE, Krawchuk MA, Ald-

Bayne EM, Van Wilgenburg SL, Boutin S, Hobson KA (2005) Modeling and field-testing of Ovenbird (*Seiurus aurocapillus*) responses to boreal forest dissection by energy sector development at multiple spatial scales. Landscape Ecol 20:203–216

Bergman EJ, Garrott RA, Creel S, Borkowski JJ, Jaffe R, Watson FGR (2006) Assessment of prey vulnerability through analysis of wolf movements kill sites. Ecol Appl 16:73–284

Beyer HL (2006) Hawth's analysis tool for ArcGIS. Available at http://www.spatialecology.com/htools

Boucher Y, Arseneault D, Sirois L, Blais L (2009) Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. Landscape Ecol 24:171–184

Boyce MS, Vernier PR, Nielsen SE, Schmiegelow FKA (2002) Evaluating resource selection functions. Ecol Modell 157:281–300

Cain AT, Tuovila VR, Hewitt DG, Tewes ME (2003) Effects of a highway and mitigation projects on bobcats in Southern Texas. Biol Conserv 114:189–197

Huberty CJ (1994) Applied discriminant analysis. Wiley-Interscience, New York 496 p

ISATIS (2007) Isatis technical references, v.7.0, Geovariances et Ecole des Mines de Paris, 138 p

James ARC, Stuart-Smith AK (2000) Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. J Wildl Manage 64:154–159

Jedrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jedrzejewska B, Okarma H (2001) Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Bialowieza Primeval Forest in Poland. Can J Zool 79:1993–2004

Johnson CJ, Boyce MS, Mulders R, Gunn A, Gau RJ, Cluff HD, Case RL (2004) Quantifying patch distribution at multiple spatial scales: applications to wildlife-habitat models. Landscape Ecol 19:869–882

Johnson CJ, Boyce MS, Case RL, Cluff HD, Gau RJ, Gunn A, Mulders R (2005) Cumulative effects of human developments on arctic wildlife. Wildl Monogr 160:1–37

King DI, Degraaf RM, Griffin CR (1998) Edge-related nest predation in clearcut and groupcut stands. Conserv Biol 12:1412–1415

Kohira M, Rexstad EA (1997) Diets of wolves, *Canis lupus*, in logged and unlogged forests of southeastern Alaska. Can Field-Nat 111:429–435

Kunkel KE, Pletscher DH (2000) Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. Can J Zool 78:150–157

Kunkel KE, Pletscher DH (2001) Winter hunting patterns of wolves in and near Glacier National Park, Montana. J Wildl Manage 65:520–530

Kuzyk GW, Kneteman J, Schmiegelow FKA (2004) Winter habitat use by wolves, *Canis lupus*, in relation to forest harvesting in west-central Alberta. Can Field-Nat 118:368–375

Linke J, Franklin SE, Huettmann F, Stenhouse GB (2005) Seismic cutlines, changing landscape metrics and grizzly bear landscape use in Alberta. Landscape Ecol 20:811–826

Mace RD, Waller JS, Manley TL, Lyon LJ, Zuuring H (1996) Relationships among grizzly bears, roads and habitat in the Swan Mountains, Montana. J Appl Ecol 33:1395–1404

Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies, 2nd edn. Kluwer, Dordrecht 231 p

ridge CL, Frair JL, Saher DJ, Stevens CE, Jerde CL (2006) Application of random effects to the study of resource selection by animals. J Appl Ecol 75:887–898

Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. Ecology 84:2809–2815

Gustine DD, Parker KL, Lay RJ, Gillingham MP, Heard DC (2006) Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. J Wildl Manage 70:1601–1614

Hakkarainen H, Korpimäki E, Laaksonen T, Nikula A, Suorsa P (2008) Survival of male Tengmalm's owls increases with cover of old forest in their territory. Oecologia 155:479–486

Hebblewhite M, Merrill E (2008) Modelling wildlife-human relationship for social species with mixed-effects resource selection models. J Appl Ecol 45:834–844

Hilborn R, Mangel M (1997) The ecological detective: confronting models with data. Princeton University Press, Princeton 315 p

Hosmer W, Lemeshow S (2000) Applied logistic regression, 2nd edn. Wiley, New York 373 p

Mladenoff DJ, Sickley TA, Haight RG, Wydeven AP (1995) A regional landscape analysis and prediction of favourable gray wolf habitat in the northern Great Lakes region. Conserv Biol 9:279–294

Mosnier A, Ouellet JP, Sirois L, Fournier N (2003) Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. Can J Zool 81:1174–1184

Newbury TL, Simon NPP (2005) The effects of clearcutting on snowshoe hare (*Lepus americanus*) relative abundance in central Labrador. For Ecol Manage 210:131–142

Nielsen SE, Herrero S, Boyce MS, Mace RD, Benn B, Gibeau ML, Jevons S (2004) Modelling the spatial distribution of human-caused grizzly bear mortalities in the Central Rockies ecosystem of Canada. Biol Conserv 120:101–113

Nielsen SE, Stenhouse GB, Boyce MS (2006) A habitat-based framework for grizzly bear conservation in Alberta. Biol Conserv 130:217–229

Oehler JD, Litvaitis JA (1996) The role of spatial scale in understanding response of medium-sized carnivores to forest fragmentation. Can J Zool 74:2070–2079

Pickens BA, Root KV (2009) Behavior as a tool for assessing a managed landscape: a case study of the Karner blue butterfly. Landscape Ecol 24:243–251

Potvin F, Courtois R, Bélanger L (1999) Short-term response of wildlife to clear-cutting in Québec boreal forest: multiscale effects and management implications. Can J For Res 29:1120–1127

Potvin F, Breton L, Courtois R (2005a) Response of beaver, moose and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. Can J For Res 35:151–160

Potvin MJ, Drummer TD, Vucetich JA, Beyer DE, Peterson RO, Hammill JH (2005b) Monitoring and habitat analysis for wolves in upper Michigan. J Wildl Manage 69:1660–1669

R Development Core and Team (2006) R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. Available from http://www.R-project.org

Reed RA, Johnson-Barnard J, Baker WL (1996a) Contribution of roads to forest fragmentation in the Rocky Mountains. Conserv Biol 10:1098–1106

Reed RA, Johnson-Barnard J, Baker WL (1996b) Fragmentation of a forested Rocky Mountain landscape, 1950–1993. Biol Conserv 75:267–277

Riffell SK, Gutzwiller KJ, Anderson SH (1996) Does repeated

McGarigal K, Romme WH, Crist M, Roworth E (2001) Cumulative effects of roads and logging on landscape structure in the San Juan Mountains, Colorado (USA). Landscape Ecol 16:327–349

McLoughlin PD, Walton LR, Cluff HD, Paquet PC, Ramsay MA (2004) Hierarchical habitat selection by tundra wolves. J Mammal 85:576–580

Mech LD, Boitani L (2003) Wolves: behavior, ecology and conservation. The University of Chicago press, USA 448 p

Mech LD, Fritts SH, Radde GL, Paul WJ (1988) Wolf distribution and road density in Minnesota. Wildl Soc Bull 16:85–87

Messier F (1994) Ungulate population models with predation: a case study with North American moose. Ecology 72:478–488

Tapsoba D, Fortin V, Anctil F, Haché M (2005) Assignment of the kriging technique with external derivative for a reasoned cartography of the equivalent in snow water: application to the basins of the Gatineau river. Can J Civ Eng 32:289–297

Theuerkauf J, Jedrzejewski W, Schmidt K, Gula R (2003) Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Bialowieza Forest (Poland). J Wildl Manage 67:706–716

Thogmartin WE, Knutson MG (2007) Scaling local species-habitat relations to the larger landscape with a hierarchical spatial count model. Landscape Ecol 22:61–75

Thompson CM, McGarigal K (2002) The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). Landscape Ecol 17:569–586

Thurber JM, Peterson RO, Drummer TD, Thomasma SA (1994) Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. Wildl Soc Bull 22:61–68

human intrusion cause cumulative declines in avian richness and abundance. Ecol Appl 6:492–505

Ripple WJ, Beschta RL (2007) Restoring Yellowstone's aspen with wolves. Biol Conserv 138:514–519

Romero S, Campbell JF, Nechols JR, With KA (2009) Movement behavior in response to landscape structure: the role of functional grain. Landscape Ecol 24:39–51

Rowland MM, Wisdom MJ, Johnson BK, Kie JG (2000) Elk distribution and modeling in relation to roads. J Wildl Manage 64:672–684

Saunders SC, Mislivets MR, Chen J, Cleland DT (2002) Effects of roads on landscape structure within nested ecological units of the northern Great Lakes region, USA. Biol Conserv 103:209–225

Schwarz G (1978) Estimating the dimension of a model. Ann Stat 6:461–464

Trombulak SC, Frissell CA (2000) Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. Conserv Biol 14:18–30

Vospernik S, Reismoser S (2008) Modelling changes in roe deer habitat in response to forest management. For Ecol Manage 255:530–545

Whittington J, St-Clair CC, Mercer G (2005) Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. Ecol Appl 15:543–553

Wittmer HU, McLellan BN, Serrouya R, Apps CD (2007) Changes in landscape composition influence the decline of threatened woodland caribou population. J Anim Ecol 76:568–579

Yahner RH, Mahan CG (1997) Effects of logging roads on depredation of artificial ground nest in a forested landscape. Wildl Soc Bull 25:158–162