

Le choix des ressources par les loups côtiers révèle l'importance saisonnière des forêts en phase de succession et des habitats propices aux proies

Forest Ecology and Management 409 (2018) 190–201

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Resource selection by coastal wolves reveals the seasonal importance of seral forest and suitable prey habitat

Gretchen H. Roffler^{a,*}, David P. Gregovich^a, Kristian R. Larson^b

^a Alaska Department of Fish and Game, Division of Wildlife Conservation, 802 3rd Street, Douglas, AK 99824, USA
^b Alaska Department of Fish and Game, Division of Wildlife Conservation, 2030 Sealevel Drive, Suite 205, Ketchikan, AK 99901, USA



Résumé

Les loups (*Canis lupus*) du sud-est de l'Alaska vivent dans des forêts pluviales tempérées caractérisées par une mosaïque de peuplements forestiers anciens et exploités à différents stades de régénération. L'étude des modes d'utilisation de l'espace par les loups dans ce paysage peut fournir des informations sur leur **tolérance** aux perturbations anthropiques dans les écosystèmes forestiers. **En outre**, l'identification des changements dans le choix de l'habitat tout au long de l'année peut donner un aperçu de la capacité des loups à exploiter les ressources disponibles selon les saisons. Nous avons examiné la sélection saisonnière de l'habitat des loups sur l'île Prince of Wales, en Alaska, en tenant compte de la structure forestière, de la succession, de la couverture végétale, de la topographie, de la densité routière et de l'habitat susceptible d'abriter le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*) et le saumon (*Onchorynchus* spp.), qui constituent respectivement la **proie principale** et la **proie secondaire**. Nous avons utilisé les coordonnées GPS de 13 loups entre 2012 et 2016 pour développer des fonctions de sélection des ressources (RSF). Au sein de leur territoire, les loups ont sélectionné des terrains plats à basse altitude, avec une couverture végétale ouverte et des forêts anciennes à faible volume, quelle que soit la saison. En automne et en hiver, les loups ont préféré les coupes à blanc de 30 ans, mais ont évité les coupes à blanc de plus de 30 ans et les jeunes forêts éclaircies par rapport aux forêts anciennes de volume moyen. **Les habitats présentant une capacité de charge élevée en cerfs ont été sélectionnés à la fin de l'été et à l'automne, et les zones proches des cours d'eau anadromes n'étaient importantes qu'en été, pendant la période de frai du saumon.** Les zones à forte densité routière ont été évitées pendant la saison de mise bas et l'été, mais fortement sélectionnées pendant l'hiver. Notre étude révèle le potentiel des loups côtiers à cibler saisonnièrement l'habitat de leurs proies et à s'adapter aux paysages modifiés, mais les forêts en succession avaient une période d'utilisation limitée (≤ 30 ans), de sorte que les pratiques forestières pourraient réduire la disponibilité de l'habitat préféré des loups.

Mots-clés : *Canis lupus*, sélection de l'habitat, *Odocoileus hemionus sitkensis*, forêt en succession, forêt pluviale tempérée, traitement d'éclaircissage

1. INTRODUCTION

Les loups de la côte sud-est de l'Alaska et de la Colombie-Britannique vivent dans des forêts pluviales tempérées réparties sur des archipels insulaires (à l'exception des îles Admiralty, Baranof et Chichagof) et dans une étroite région de la côte continentale séparée de l'intérieur des terres par des montagnes et des champs de glace. Les loups côtiers sont considérés comme **distincts** des populations continentales en raison de leurs caractéristiques **morphologiques** (Goldman, 1944 ; Nowak, 1983), **génétiques** (Weckworth et al., 2010, 2011 ; Cronin et al., 2014) et **écologiques** (Weckworth et al., 2005 ; Muñoz-Fuentes et al., 2009). Le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*) constitue la proie principale des loups côtiers dans la majeure partie de leur aire de répartition naturellement fragmentée, en plus des ressources marines telles que le saumon (*Onchorynchus* spp.) et les mammifères marins (Szepanski et al., 1999 ; Darimont et al., 2004). Cet écosystème abrite des loups depuis environ 12 000 ans, lorsque la glace glaciaire s'est retirée et a ouvert des voies de colonisation à partir des refuges pléistocènes du sud (Nowak, 1995). À l'époque contemporaine, l'exploitation forestière industrielle à grande échelle a transformé les sections boisées de ce paysage en une mosaïque de forêts anciennes productives et de coupes à blanc à différents stades de succession (c'est-à-dire de jeunes forêts). L'exploitation forestière intensive à l'échelle industrielle a commencé dans les années 1950, et la modification des forêts, la fragmentation des habitats et le développement d'un réseau routier qui en ont résulté ont suscité des inquiétudes quant à leur impact sur les populations d'animaux sauvages (Schoen et Kirchhoff, 1988 ; Cook et al., 2006 ; Albert et Schoen, 2013).

Les forêts pluviales tempérées passent par différentes étapes de succession après l'exploitation forestière, et les conséquences pour la faune sauvage résidente sont mieux comprises pour les cerfs (Doerr et al., 2005 ; Hanley et al., 2005 ; Farmer et al., 2006 ; Farmer et Kirchhoff, 2007). Elles affectent les loups côtiers directement par les changements d'habitat et indirectement par leurs proies, les cerfs. Les forêts anciennes sont hétérogènes en termes d'âge des peuplements et de structure de la canopée, ce qui permet à une lumière suffisante de pénétrer jusqu'au sol forestier et de soutenir diverses espèces de sous-bois, notamment des arbustes, des plantes herbacées et des lichens, qui constituent une importante source de nourriture pour les cerfs (Alaback, 1982). Les arbustes du sous-bois se régénèrent dans les jeunes coupes à blanc (âgées de 0 à 25-30 ans), en particulier pendant l'été et les hivers doux (Alaback, 1984 ; Farmer et Kirchhoff, 2007 ; Cole et al., 2010), mais pendant les hivers rigoureux, les forêts en début de succession ne disposent pas d'un couvert forestier capable d'intercepter la neige (Kirchhoff et Schoen, 1987), ce qui entraîne l'ensevelissement des arbustes (White et al., 2009) et augmente les coûts énergétiques des déplacements des cerfs (Parker et al., 1999). Les coupes à blanc plus anciennes (> 25-30 ans) se transforment en peuplements équiens avec des couvertures végétales denses qui bloquent la lumière du soleil et entravent la croissance du fourrage des cerfs (Alaback, 1982 ; Schoen et al., 1988, Farmer et Kirchhoff, 2007). Cette phase, également appelée phase d'exclusion des tiges, peut durer plus de 100 ans (Wallmo et Schoen, 1980 ; DellaSala et al., 1996). Ces forêts de **seconde génération** sont improductives pour de nombreuses espèces sauvages associées aux forêts anciennes, et les effets différés de l'exploitation forestière passée (appelés « dette de succession ») laissent présager un déclin à long terme et à grande échelle des cerfs, puis des loups (Person, 2001).

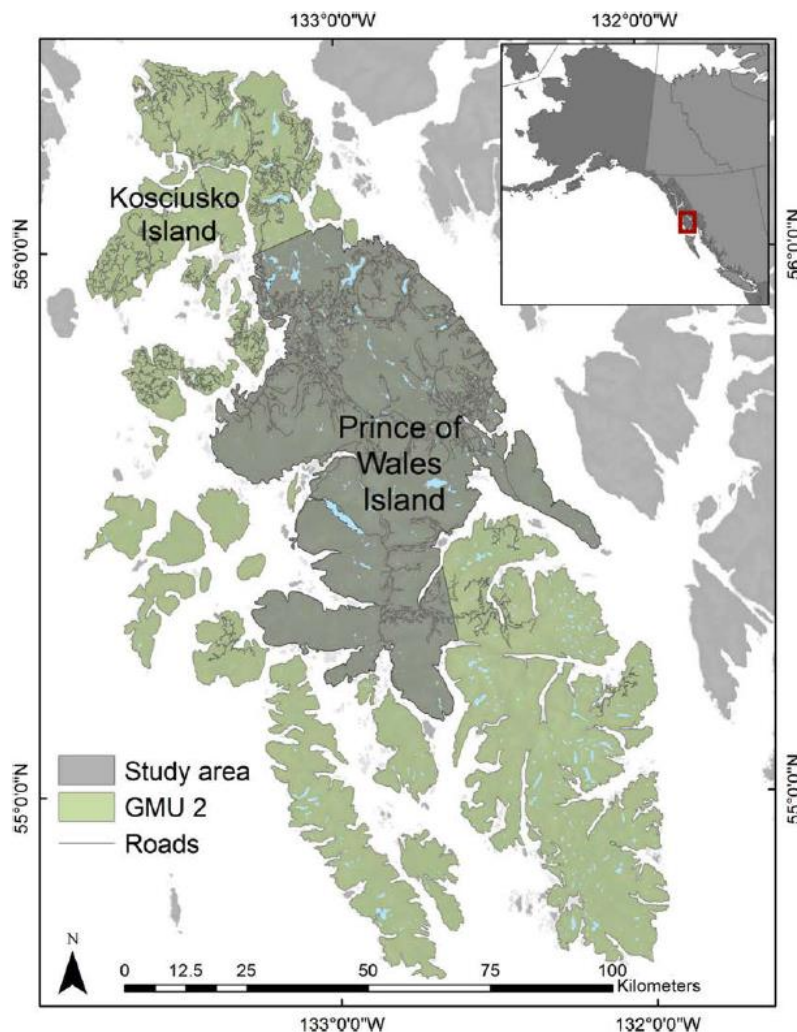


Fig. 1. Zone d'étude sur la sélection saisonnière des ressources par les loups (2012-2016) sur l'île Prince of Wales, en Alaska, et limites de l'unité de gestion du gibier 2 (GMU 2)

Les loups du sud-est de l'Alaska sont au centre des préoccupations en matière de conservation depuis les années 1990, avec une attention accrue portée aux conséquences négatives de l'exploitation forestière sur les habitats des loups et des cerfs, et un accès accru grâce aux routes construites pour soutenir l'industrie du bois, ce qui a entraîné une augmentation de la chasse au loup par les humains (Person et al., 1996, 2001 ; Swanston et al., 1996 ; Wolf Technical Committee, 2017). En 1993 et 2011, le Service Américain des pêches et de la faune sauvage (USFWS) a été invité à inscrire les loups du sud-est de l'Alaska sur la liste des espèces menacées d'extinction en vertu de la loi sur les espèces en voie de disparition. La dernière pétition en date soulignait des préoccupations spécifiques concernant les loups de l'île Prince of Wales (POW), reflétant une inquiétude croissante quant aux effets de l'exploitation forestière continue des forêts anciennes, car c'est sur POW que l'activité forestière est la plus intense dans le sud-est de l'Alaska (Albert et Schoen, 2013). Après avoir procédé à des examens de la situation, l'USFWS a déterminé que l'inscription n'était pas justifiée en 1995, en 1997 (après que la décision ait été renvoyée) et à nouveau en 2015. Malgré la récente décision, des préoccupations ont été soulevées dans l'évaluation de l'état de l'espèce concernant la durabilité des loups de POW en raison de la réduction de la capacité de l'habitat des cerfs résultant de la gestion de l'exploitation forestière (USFWS, 2015 ; FR 32473, 5 janvier 2016).

La majeure partie des terres du sud-est de l'Alaska se trouve dans la forêt nationale de Tongass, gérée par le Service forestier Américain (USFS). Récemment, l'USFS a élaboré des recommandations en matière de gestion de l'habitat et de l'accès dans le cadre du plan de gestion des terres et des ressources de la forêt nationale de Tongass (USFS, 1997 ; USFS, 2008) afin de maintenir des populations de loups durables à long terme (Wolf Technical Committee, 2017). Les principales recommandations relatives à l'habitat comprenaient l'amélioration des populations de cerfs en augmentant les ressources fourragères, en maintenant des corridors pour faciliter les déplacements et en augmentant l'hétérogénéité des peuplements forestiers jeunes, en particulier dans les habitats hivernaux (Wolf Technical Committee, 2017). Une mesure de gestion proposée pour atteindre ces objectifs consiste à traiter les jeunes forêts par éclaircissage, dans le but de retarder le développement de l'exclusion des tiges et d'empêcher la croissance du fourrage du sous-bois due à l'ombrage (Hanley, 2005 ; Cole et al., 2010). L'USFS a récemment mis en œuvre une stratégie visant à faire passer la récolte des forêts anciennes aux forêts jeunes dans le but d'établir des pratiques de gestion écologiquement, économiquement et socialement durables (81 FR 88657, 8 décembre 2016). Le premier effort à grande échelle en faveur de cette transition a débuté sur le POW en 2017 ; l'exploitation des forêts anciennes constituera la majeure partie de la récolte pendant la première décennie de la transition, suivie d'une proportion croissante de jeunes forêts jusqu'à atteindre près de 100% à la fin de la période de 16 ans.

Les loups sont considérés comme des généralistes en matière d'habitat (Mladenoff et al., 1995 ; Fritts, 2003), capables de survivre dans un large éventail de conditions écologiques, limitées principalement par la disponibilité des proies et le risque de mortalité (Fuller et al., 2003). **De plus**, les loups font preuve d'une grande plasticité alimentaire (Peterson et Ciucci, 2003), ce qui suggère la possibilité de faibles schémas de sélection d'habitat et un potentiel de résilience malgré l'évolution des conditions de l'habitat. **Cependant**, les schémas de préférence d'habitat peuvent être révélés à des échelles plus fines (au sein du domaine vital ; Ciucci et al., 2003) et peuvent éclairer les seuils de tolérance ou d'évitement des types d'habitat. Les recherches antérieures sur la sélection de l'habitat des loups côtiers se sont principalement concentrées sur les sites de tanières (Person et Russell, 2009) et la période d'élevage des petits (Person, 2001). **Les loups n'ont pas montré de modèles distincts de sélection de l'habitat en dehors de la saison de mise bas** (Person, 2001) ; **cependant, cette recherche s'est appuyée sur les emplacements des colliers radio VHF à des intervalles de temps approximatifs**. **De plus**, comme l'attention s'est principalement portée sur l'utilisation par les loups de l'habitat des cerfs, on sait peu de choses sur les changements saisonniers dans la sélection de l'habitat des loups reflétant l'utilisation d'autres proies dans les forêts pluviales tempérées.

On s'attend à ce que les loups affichent des préférences pour différents types d'habitats selon les saisons en raison des variations de comportement tout au long de l'année. Par exemple, pendant la saison de mise bas, l'activité des loups se concentre autour du site de la tanière (Ruprecht et al., 2012), généralement situé dans des zones protégées en raison de la vulnérabilité des petits (Mech et Boitani, 2003 ; Sazatornil et al., 2016), tandis que le comportement territorial s'intensifie pendant l'hiver, ce qui nécessite davantage de déplacements (Jedrzejewski et al., 2001 ; Smith et al., 2015) et potentiellement différents modèles de sélection d'habitat (Ehlers et al., 2014). Le comportement de recherche de nourriture peut changer tout au long de l'année, car il a été démontré que les loups modifient

leur sélection d'habitat de façon saisonnière, reflétant la variabilité de la disponibilité ou de la vulnérabilité des proies (Peterson et al., 1984 ; Metz, 2012 ; Latham et al., 2013). Les études sur la variation des modèles saisonniers de recherche de nourriture se sont avérées importantes pour comprendre la dynamique prédateur-proie (Sand et al., 2008 ; Knopff et al., 2010 ; Metz et al., 2012), y compris la concurrence apparente (Latham et al., 2011) et le comportement de changement de proie (Latham et al., 2013). **En effet, des recherches utilisant les rapports isotopiques stables suggèrent que les loups côtiers ont changé leurs préférences alimentaires pour se tourner vers le saumon, une ressource disponible de manière saisonnière, lorsque les cerfs sont devenus moins abondants** (Szepanski et al., 1999), ou pendant les périodes de disponibilité (à la fin de l'été et à l'automne), indépendamment de l'abondance des ongulés (Darimont et al., 2008).

Compte tenu des préoccupations relatives à la viabilité des loups côtiers, il est nécessaire de déterminer comment les loups sélectionnent des stades de succession forestière spécifiques afin de comprendre les effets des pratiques d'exploitation forestière et d'éclairer l'évaluation des mesures prises pour atténuer les conséquences négatives de la récolte du bois et améliorer l'habitat des loups. **De plus**, l'identification des différences dans l'utilisation des habitats des proies principales et secondaires tout au long de l'année peut révéler le ciblage saisonnier des espèces proies. Pour répondre à ces questions, nous avons étudié la sélection saisonnière de l'habitat des loups sur l'île Prince of Wales, en Alaska. **Afin de comprendre les changements dans les préférences paysagères tout au long de l'année, nous avons modélisé la probabilité relative que certaines ressources soient sélectionnées en fonction de la répartition des types de forêts, des classes de couverture terrestre, des variables topographiques, de la densité routière et de la disponibilité des proies principales et secondaires.** Nous avons spécifiquement testé les préférences dans la sélection des classes de forêts anciennes productives, l'âge des forêts en succession et les forêts qui avaient été traitées pour améliorer l'habitat des cerfs. Nous avons émis l'hypothèse que les loups choisiraient les habitats les plus propices aux cerfs, notamment les forêts anciennes et les jeunes forêts en succession, et éviteraient les habitats improductifs pour les cerfs, notamment les coupes à blanc de plus de 30 ans, en particulier pendant l'hiver. **Deuxièmement**, nous avons prédit que l'utilisation des zones proches des cours d'eau à saumons augmenterait avec la disponibilité saisonnière (fin de l'été) de cette ressource alimentaire alternative.

Enfin, nous avons prédit que les loups éviteraient les zones à forte densité routière pendant la saison de mise bas, car les petits sont vulnérables et moins mobiles à cette période (Person et Russell, 2009 ; Benson et al., 2015). **À l'inverse**, nous avons prédit que les loups choisiraient les zones à forte densité routière pendant l'hiver en raison de l'augmentation de leurs déplacements pendant cette période, car il a été démontré que les routes facilitent les déplacements et l'acquisition de proies par les loups (Whittington et al., 2011 ; Dickie et al., 2016). Une meilleure connaissance des variations dans la sélection saisonnière des ressources est importante pour comprendre l'écologie des loups côtiers et aidera à évaluer leur capacité à s'adapter à des paysages modifiés.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude couvrait 3 570 km² de forêt pluviale tempérée sur POW, la plus grande île (6 670 km²) de l'archipel du sud-est de l'Alaska (Fig. 1). Le complexe insulaire de POW (9 025 km²) se caractérise par un littoral étendu avec de longs fjords, des montagnes escarpées $\leq 1\,160$ m et de multiples bassins versants. Une grande variété de types d'habitats est représentée dans cette zone (Tableau 1). L'épinette de Sitka (*Picea sitchensis*) et la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*) sont les espèces d'arbres dominantes, avec de vastes zones forestières courantes à basse altitude (< 600 m ; Alaback, 1982). Les parcelles de forêt ancienne (> 300 ans) sont structurellement complexes et diversifiées en termes d'espèces de sous-bois. Sur POW, les forêts anciennes sont entremêlées de blocs de peuplements forestiers d'âge uniforme à différents stades de succession résultant de l'exploitation forestière à blanc. Les coupes à blanc ≤ 30 ans après l'exploitation forestière sont broussailleuses, avec de jeunes conifères et arbustes, tandis que les coupes à blanc > 30 ans ont une structure homogène avec un sous-bois clairsemé et une faible diversité d'espèces (Wallmo et Schoen, 1980 ; Albert et Schoen, 2013). Les autres habitats comprennent les muskegs, les estuaires marins, les zones riveraines et alpines.

Tableau 1. Covariables de l'habitat utilisées dans les modèles de fonction de sélection saisonnière des ressources par les loups, % de disponibilité (pour les covariables catégorielles) et plage et moyenne des valeurs (pour les covariables continues) dans les territoires des meutes de loups sur l'île Prince of Wales, en Alaska (États-Unis), entre 2012 et 2016

Abbréviation	Variable	Description	%, Range, Mean
<i>Land cover</i>			
ALP	Alpine	High elevation vegetation including sparse tree cover, herbs, shrubs, and lichens, also rock and snow	1%
LVPOG	Low-volume productive old-growth forest	Forest older than 150 years, trees $\geq 9"$ dbh ^a , 8–20 MBF ^b /acre on hydric soils, (also young growth from natural disturbance, and unproductive for timber harvest)	38%
MVPOG	Medium-volume productive old-growth forest	Forest older than 150 years, trees $\geq 9"$ dbh, 8–20 MBF/acre on non-hydric soils, 20–30 MBF/acre on hydric soils	12%
HVPOG	High-volume productive old-growth forest	Forest older than 150 years, trees $\geq 9"$ dbh, 20–30 MBF/acre on non-hydric (north aspect or flat) or hydric soils, 30 to ≥ 50 MBF/acre	17%
CC ≤ 30	Young clearcut forest ≤ 30 years	Young clearcut forest, 0–30 years after harvest	6%
CC > 30	Old clearcut forest > 30 years	Old clearcut forest, > 30 years after harvest	4%
OPEN	Open vegetated	Meadows, grasslands, and muskegs	3%
OTHER	Other non-forest	Freshwater lakes and wetlands, brush, urban areas	13%
THIN	Thinned forest	Precommercially thinned stands with at least 50% of total area thinned	6%
<i>Topographic</i>			
ELV	Elevation	Meters above sea level	0–1168, 239
SLP	Slope	Degrees	0–63, 14
ASP	Aspect	Four cardinal directions and flat	North = 23% East = 25% West = 27% South = 24% Flat = 1%
<i>Landscape</i>			
RDENS	Road density	Kernel density estimate of all road types at 100-m and 1000-m scales (km road/km ²)	0–4.439, 0.647
EDENS	Edge density	Kernel density estimate of edges at 100-m and 1000-m scales	0–10.02, 3.19
DISTFRESH	Distance to freshwater	Distance in meters to freshwater lakes and wetlands	0–8570, 1870
<i>Prey</i>			
DEER	Deer HSI	Habitat suitability index of deer carrying capacity	1–252, 123
DISTSS	Distance to salmon stream	Distance in meters to anadromous streams with documented salmon runs	0–5006, 1047

^a Diameter at breast height.

^b Thousand board-feet.

Les précipitations annuelles varient entre 130 et 400 cm, principalement sous forme de pluie, avec des chutes de neige intermittentes pendant les mois d'hiver. L'île Prince of Wales a connu les taux d'exploitation forestière les plus élevés du sud-est de l'Alaska, où les forêts contiguës à haut volume ont été réduites de 93,8% entre 1954 et 2004 (Albert et Shoen, 2013). Environ 4 800 km de routes, dont la majorité sont des routes secondaires en gravier, ont été construits sur l'ensemble de l'île Prince of Wales afin de faciliter l'exploitation forestière, la densité routière la plus élevée se trouvant dans le nord de l'île (0,49–1,04 km/km² ; Person et Russell, 2008).

Les loups ont fait l'objet d'études approfondies sur l'île POW entre 1993 et 1995, entre 1999 et 2004 (Person, 2001 ; Person et Russell, 2008) et depuis 2012 jusqu'à aujourd'hui. La densité

de loups sur POW et les îles environnantes pendant ces périodes variait de 39,5 loups/1 000 km² en 1994 sur POW et les îles Kosciusko (6 808 km² ; Person et al., 1996) à 9,9-24,5 loups/1000 km² entre 2013 et 2015 dans l'unité de gestion du gibier 2 (GMU 2), qui comprend POW et le complexe d'îles environnant (9025 km² ; Roffler et al., 2016). Le cerf à queue noire de Sitka est la principale proie des loups de POW, tandis que le castor (*Castor canadensis*) et le saumon, disponible de façon saisonnière, constituent d'importantes proies secondaires (Kohira et Rexstad, 1997 ; Szepanski et al., 1999). D'autres mammifères présents dans la région constituent une part moins importante de leur alimentation, notamment les loutres de rivière (*Lontra canadensis*), les ours noirs (*Ursus americanus*), d'autres mustélidés, des mammifères marins et de petits rongeurs (Kohira et Rexstad, 1997 ; MacDonald et Cook, 2007).

2.2. Données de localisation des loups

Nous avons modélisé la sélection de l'habitat dans les domaines vitaux saisonniers de 13 loups équipés d'un collier émetteur (8 femelles et 5 mâles) appartenant à 7 meutes, avec 1 à 5 loups équipés d'un collier émetteur dans chaque domaine vital de meute. Nous avons capturé et équipé de colliers émetteurs les loups entre 2012 et 2016 à l'aide de pièges à ressort longs rembourrés modifiés (Easy-Grip® #7, Livestock Protection Company, Alpine, TX) et de pièges à ressort hélicoïdaux non rembourrés (MB750, Minnesota Brand Inc.) installés le long du réseau routier avec des appâts commerciaux et de l'urine de canidé comme attractifs.

Nous avons immobilisé les loups capturés à l'aide de tilétamine HCl et de zolazépam HCl, ou d'une combinaison de kétamine et de médétomidine. Nous avons enregistré le sexe, les données morphologiques et la catégorie d'âge de chaque loup. Nous nous sommes assurés que les procédures de capture et de manipulation étaient conformes aux directives établies par le Comité de protection et d'utilisation des animaux (ACUC #2012-028 et # 2014-15) de l'ADF&G et par l'American Society of Mammalogists (Sikes et Gannon, 2011). Nous avons équipé chaque loup capturé d'un collier radio à spectre étalé et système de positionnement global (GPS) (Mod 4500, Telonics, Inc.) programmé pour obtenir une localisation toutes les 6 heures entre le 1^{er} janvier et le 31 août, et toutes les 2 heures entre le 1^{er} septembre et le 31 décembre, afin de coïncider avec la période d'estimation de la population. Nous avons espacé les relocalisations des loups entre septembre et décembre à toutes les 6 heures afin d'être cohérents avec le reste de l'année. Les colliers ont été programmés pour se détacher automatiquement après 24 mois et étaient équipés d'un composant VHF pour la radiotélémétrie et la récupération du collier après son détachement.

Nous avons défini quatre saisons en fonction du cycle de vie des loups dans notre zone d'étude : la saison de mise bas (du 15 avril au 31 juillet), la fin de l'été (du 1^{er} août au 14 octobre), l'automne (du 15 octobre au 31 décembre) et la fin de l'hiver (du 1^{er} janvier au 14 avril). Pendant la saison de mise bas, l'activité des loups se concentre autour des tanières jusqu'au début ou à la mi-juillet, lorsque les loups se déplacent vers des lieux de rendez-vous (Mech et Boitani, 2003 ; Person et Russell, 2009).

La fin de l'été correspond à la période où les centres d'activité se déplacent des tanières vers les sites de rendez-vous, à partir desquels les loups effectuent des incursions dans leur territoire. Les louveteaux deviennent plus mobiles pendant cette période et ont des besoins nutritionnels changeants, de sorte que la sélection des ressources par les loups peut être très

différente de celle de la saison de mise bas (Benson et al., 2015). Des études antérieures sur des loups équipés de colliers émetteurs dans la région de POW ont montré que les lieux de rendez-vous se trouvent généralement à moins d'un kilomètre de la tanière et que les loups les utilisent jusqu'en octobre (Person et Russell, 2009). La fin de l'été est également la période où les saumons remontent les cours d'eau de la région de POW pour frayer (Campbell et al., 2012). Le saumon est un élément saisonnier important du régime alimentaire des loups côtiers (Kohira et Rexstad, 1997 ; Szepanski et al., 1999 ; Darimont et al., 2008), c'est pourquoi les loups peuvent se concentrer dans les cours d'eau anadromes pendant la période de frai du saumon, de la fin de l'été à octobre (Person, 2001 ; Person et Russell, 2009). Les loups deviennent plus mobiles pendant l'automne et ont des territoires plus vastes (Person, 2001). À la fin de l'hiver, les loups sont nomades, et la reproduction a également lieu pendant cette saison (Mech et Boitani, 2003).

2.3. Covariables de l'habitat

Nos modèles de sélection de l'habitat comprenaient des covariables basées sur des études antérieures sur la sélection de l'habitat des loups sur POW (Person et Russell, 2009). Nous avons pris en compte les caractéristiques de l'habitat terrestre représentant les variations de la couverture terrestre, les caractéristiques topographiques et le paysage (Tableau 1). Les classifications de la couverture terrestre ont été incluses en tant que covariables catégorielles et ont été dérivées des couches SIG « Size Density » (Caouette et DeGayner, 2005), « Cover Type » et « Activity » (c'est-à-dire les données d'éclaircissement) de l'USFS Tongass (Southeast Alaska GIS Library ; <http://seakgis.alaska.edu/index.html>).

Dans ces classifications, nous avons fait la distinction entre les jeunes coupes à blanc (≤ 30 ans depuis la coupe) et les anciennes coupes à blanc (> 30 ans), car ces stades de succession sont structurellement distincts (Wallmo et Schoen, 1980 ; Albert et Schoen, 2013). Nous avons également classé les forêts qui contenaient au moins 50% de peuplements forestiers éclaircis avant leur exploitation commerciale. L'âge moyen des peuplements forestiers au moment du traitement était de 24 ans (fourchette de 6 à 52 ans). Les classifications de la végétation comprenaient les forêts anciennes à faible, moyen et fort volume, la végétation ouverte (prairies, pâturages et muskegs), les autres zones non forestières (eau douce, broussailles, zones urbaines) et les zones alpines. Nous avons utilisé les forêts anciennes à volume moyen comme catégorie de référence.

Nous avons dérivé les covariables topographiques que sont la pente, l'altitude (covariables continues) et l'exposition (covariable catégorielle, avec le nord et le terrain plat comme catégorie de référence) dans toute la zone d'étude à l'aide du modèle numérique d'élévation STM (Shuttle Radar Topography Mission) (Farr et al., 2007). Nous avons inclus la densité des routes et des lisières (calculée à l'aide d'une estimation de densité par noyau à des échelles de 100 m et 1 000 m) comme covariables continues. Les lisières ont été définies comme la frontière entre les classifications de couverture terrestre catégorisées comme ouvertes (par exemple, alpin, prairies, jeunes coupes à blanc) et fermées (par exemple, forêts anciennes, anciennes coupes à blanc), et la densité a été calculée à l'aide de la fonction « Line Density » (densité de ligne) d'ArcGIS Spatial Analyst. Nous avons également inclus la distance par rapport aux lacs d'eau douce et aux zones humides comme covariables continues du paysage.

Nous avons également inclus des covariables liées à l'habitat propice aux espèces proies du loup, car les estimations de l'abondance des cerfs et des saumons à l'échelle du paysage ne sont pas disponibles. Un indice d'adéquation de l'habitat (HSI) pour les cerfs (Suring et al., 1993) a été basé sur un modèle spatial pour estimer la capacité d'habitat du cerf à queue noire de Sitka pendant l'hiver et a servi à fournir un indice de la capacité de charge des cerfs, les scores les plus élevés étant attribués aux aspects sud, aux altitudes plus basses, un faible niveau d'enneigement et les peuplements anciens (les forêts à fort volume ont obtenu les scores les plus élevés, tandis que les forêts à volume moyen et faible ont obtenu des scores inférieurs, mais toujours nettement supérieurs à ceux des autres catégories de forêts). L'hiver est considéré comme la période de l'année la plus restrictive pour les cerfs sur le plan physique (Parker et al., 1996, Parker et al., 1999), et la conservation d'un habitat hivernal de haute qualité contribuerait donc à maintenir les populations de cerfs (Suring et al., 1993). L'habitat hivernal essentiel des cerfs est également considéré comme un bon indicateur de la qualité de l'habitat des loups dans le sud-est de l'Alaska (Person, 2001), où les deux espèces sont présentes, et la capacité d'habitat des cerfs est directement liée aux modèles de capacité d'habitat des loups (Suring et al., 1993). L'indice HSI des cerfs estime la qualité de l'habitat et n'a pas pour but de prédire le nombre absolu de cerfs ; il fournit plutôt un indice relatif de la capacité de charge. Étant donné que le modèle HSI indique la capacité relative de l'habitat à soutenir les cerfs, que l'adéquation de l'habitat est corrélée à l'abondance à long terme et que les cerfs constituent la proie principale des loups dans cette région, le modèle HSI a été utilisé pour estimer l'abondance de la population de loups dans le sud-est de l'Alaska (Person et al., 1996, USFWS, 2015) et dans les analyses de viabilité des populations liées à des considérations de gestion telles que l'ESA (Gilbert et al., 2015, USFWS, 2015). Compte tenu de l'application continue de ce modèle à la gestion, nous avons souhaité étudier de manière explicite la relation entre la sélection saisonnière de l'habitat des loups et le modèle HSI des cerfs. Nous nous attendions à ce que le HSI indique l'abondance relative des cerfs pendant l'hiver et l'automne, car les forêts anciennes, les basses altitudes et les versants sud sont importants pour les cerfs pendant ces saisons, mais que le HSI soit moins prédictif de l'habitat des cerfs à la fin du printemps et en été, lorsque les cerfs utilisent des altitudes plus élevées et de jeunes coupes à blanc en plus des forêts anciennes (Schoen et Kirchhoff, 1990 ; Person, 2009 ; Gilbert, 2015). Nous avons inclus l'HSI des cerfs comme covariable continue dans les modèles, ainsi que ses composantes, car nous voulions étudier la réponse des loups aux facteurs individuels ainsi qu'à l'HSI des cerfs, qui était considéré comme une perspective plus intégrée de la réponse des loups aux cerfs. Les tests de multicolinéarité entre l'HSI et ses facteurs composants n'ont révélé aucune corrélation significative. Nous avons également inclus la distance par rapport aux cours d'eau anadromes comme covariable continue de l'habitat des proies. Nous avons rééchantillonné toutes les données SIG à une résolution de 30 m² pour l'analyse spatiale. Nous avons utilisé l'environnement statistique R et ArcMap 10.2.1 (ESRI 2013) pour effectuer toutes les analyses spatiales et statistiques.

2.4. Modélisation de la sélection de l'habitat

Nous avons évalué la sélection de l'habitat des loups au troisième ordre (au sein du domaine vital), en suivant la hiérarchie des échelles de sélection de Johnson (1980) afin de comparer les emplacements utilisés par les loups à ceux disponibles dans leurs domaines vitaux saisonniers. Nous avons estimé la sélection de l'habitat des loups pour chacune des quatre saisons à l'aide de fonctions de sélection des ressources (RSF ; Boyce et McDonald, 1999 ;

Boyce et al., 2002 ; Manly et al., 2002) en utilisant des modèles linéaires mixtes généralisés (Bolker et al., 2009) avec la liaison logit.

Nous avons évalué des modèles qui incluaient une interception aléatoire pour les loups individuels nichés au sein de chaque meute. Ces effets aléatoires ont été inclus afin de tenir compte de la structure hiérarchique des loups (Hebblewhite et Merrill, 2008) et d'atténuer les effets de la taille inégale des échantillons des emplacements des territoires des meutes et de l'autocorrélation possible des emplacements utilisés au sein des meutes (Pinheiro et Bates, 2000 ; Gillies et al., 2006).

Nous avons calculé les territoires saisonniers afin d'estimer la disponibilité de l'habitat pour chaque meute de loups à l'aide de polygones convexes minimaux (MCP) à 95% (Mohr et Stumpf, 1966). Bien que les MCPs ne fournissent pas d'informations sur la variance de l'utilisation de l'espace à l'intérieur des limites du polygone, ils sont adaptés pour définir l'étendue de la zone utilisée et constituent donc une méthode appropriée pour caractériser l'habitat disponible dans le territoire. Nous avons utilisé le package `rhr` (Signer et Balkenhol, 2015) dans R 3.3.2 (R Core Team, 2016) pour estimer les domaines vitaux saisonniers MCP à 95% pour chaque meute de loups et pour calculer le nombre minimum de relocalisations nécessaires pour que les domaines vitaux atteignent une asymptote. Selon Laver et Kelly (2008), l'asymptote était atteinte si l'intervalle de confiance à 95% des tailles des domaines vitaux bootstrappés se situait dans les 5% de la superficie totale du domaine vital (en utilisant toutes les relocalisations) pour au moins 5 estimations. Nous avons limité toutes les aires de répartition saisonnières MCP au littoral de POW, de sorte que l'aire de répartition et la sélection de l'habitat dans cette étude sont spécifiques aux ressources terrestres. Nous avons exclu de l'analyse les relocalisations GPS des loups en dehors des aires de répartition MCP à 95% calculées à partir des emplacements de tous les membres de la meute équipés d'un collier, y compris les incursions extraterritoriales (déplacements temporaires en dehors de l'aire de répartition qui sont nettement séparés de leurs emplacements précédents ; Ballard, 1997 ; Burch et al., 2005), ou les événements de dispersion (déplacement permanent loin du domaine vital de la meute natale, sans rester au même endroit pendant plus de 14 jours ; Person et Russell, 2008). Nous avons également exclu les loups qui ne faisaient pas preuve de fidélité à une aire de répartition (disperseurs), comme l'indique l'absence d'une zone centrale bien définie (Appollonio et al., 2004), car l'estimation de l'aire de répartition n'est pas appropriée pour ces individus. Nous avons **tiré au sort** l'habitat disponible pour chaque loup individuel dans leur MCP 95% respectif, à raison de 20 emplacements pour chaque emplacement utilisé, afin de garantir une représentation précise de l'habitat et une estimation fiable des coefficients, comme recommandé par Northrup et al. (2013). En plus d'exclure les emplacements des loups en dehors des MC saisonniers à 95%, nous n'avons inclus que les emplacements utilisés par les loups résidents adultes ou âgés d'un an au cours d'une saison donnée. Les loups résidents avaient des territoires bien définis qui ne chevauchaient pas ceux des meutes voisines et étaient associés à d'autres loups de leur meute.

Nous avons d'abord examiné les covariables individuelles de l'habitat pour détecter la colinéarité en utilisant un seuil de coupure de $r = 0,6$ (Hosmer et Lemeshow, 2000) ou avec des facteurs d'inflation de la variance (VIF) > 10 (McCullagh et Nedler, 1989) afin d'exclure les covariables colinéaires de l'habitat. Nous avons ensuite évalué le VIF pour le modèle global (toutes les covariables incluses) et les combinaisons de covariables potentiellement

colinéaires (McCullagh et Nedler, 1989). Nous avons normalisé les covariables continues afin de pouvoir comparer leur effet relatif sur la sélection saisonnière de l'habitat des loups. Nous avons déterminé l'échelle la plus prédictive pour la densité des routes et des lisières en effectuant des analyses univariées et en sélectionnant l'échelle présentant le score le plus faible selon le critère d'information d'Akaike, corrigé pour la taille des échantillons (AIC_c). Nous avons examiné les distributions linéaires quadratiques potentielles pour les covariables continues non linéaires.

Tableau 2. Nombre de loups équipés d'un collier émetteur, période de surveillance, nombre de localisations GPS par meute et par saison (saison de mise bas [15 avril-31 juillet], fin de l'été [1^{er} août-14 octobre], automne [15 octobre-31 décembre] et fin de l'hiver [1^{er} janvier-14 avril]), île Prince of Wales, Alaska, États-Unis, 2012-2016

	Pack	Number radiocollared wolves	Monitoring period	Number locations
Denning	Honker	5	2012–2014	1007
	Hydaburg	1	2013	196
	Nossuk	1	2013	186
	Ratz	1	2012	179
	Sandy Beach	2	2015–2016	594
	Staney	2	2012–2015	518
	Trocadero	1	2016	227
	Mean	1.9		415
Summer	Honker	4	2012–2014	119
	Hydaburg	1	2013	190
	Nossuk	1	2013	119
	Ratz	1	2012	217
	Sandy Beach	2	2015	386
	Staney	2	2013–2014	434
	Trocadero	–	–	–
	Mean	1.8		244
Fall	Honker	6	2012–2014	1129
	Hydaburg	1	2013	126
	Nossuk	1	2013	205
	Ratz	1	2012	346
	Sandy Beach	2	2015	563
	Staney	1	2012–2013	689
	Trocadero	–	–	–
	Mean	2		510
Winter	Honker	4	2012–2014	988
	Hydaburg	–	–	–
	Nossuk	1	2012	407
	Ratz	1	2012	337
	Sandy Beach	2	2014–2015	234
	Staney	1	2012–2014	369
	Trocadero	1	2016	317
	Mean	1.7		442

Nous avons ensuite procédé à la sélection des modèles à l'aide de l' AIC_c (Burnham et Anderson, 2002). Nous avons d'abord développé un modèle global et évalué des modèles candidats biologiquement plausibles qui incluaient des sous-ensembles des covariables et des interactions les mieux étayées. Ces mêmes 24 modèles candidats ont été évalués pour chaque saison. Nous avons examiné les interactions supposées biologiquement significatives, notamment les interactions entre les habitats préférés et la densité routière, la densité des lisières et la distance par rapport aux cours d'eau anadromes (qui a été incluse comme polynôme du second ordre). Pour évaluer l'adéquation des modèles RSF saisonniers, nous

avons utilisé la validation croisée k-fold et la corrélation de rang de Spearman (r_s) sur 10 sous-échantillons (Boyce et al., 2002). Les analyses ont été réalisées à l'aide du package Ime4 avec le logiciel R.

3. RESULTATS

3.1. Sélection de l'habitat par les loups

Les colliers GPS ont enregistré en moyenne 809 emplacements (écart-type = 415) par loup, sur une période de 401 jours/collier. Le nombre moyen de déplacements par loup et par saison était de 242 (écart-type = 59) pour la saison d'élevage des petits, 186 (écart-type = 57) pour la fin de l'été, 265 (écart-type = 194) pour l'automne et 276 (écart-type = 129) pour la fin de l'hiver (Tableau 2). Les 95% des aires de répartition MCP ont atteint une asymptote dans le nombre de déplacements disponibles pour chaque meute, et ont donc toutes été conservées pour définir l'habitat disponible dans les modèles de fonction de sélection des ressources.

Tableau 3. Coefficients de sélection standardisés (β), erreurs types (ET) et niveau de signification pour les fonctions de sélection saisonnière des ressources pour les loups de l'île Prince of Wales, en Alaska (États-Unis), 2012-2016. Les valeurs des covariables en gras sont significatives à $\alpha = 0,05$. Altitude (ELV), pente (SLP), exposition (ASP), densité routière à l'échelle de 1 000 m (RDENS), densité des lisières à l'échelle de 1 000 m (EDENS), distance par rapport à l'eau douce (DISTFRESH), indice d'adéquation de l'habitat pour les cerfs (DEER), distance par rapport à un cours d'eau anadrome (DISTSS2), forêt ancienne productive à faible volume (LVPOG), jeune forêt coupée à blanc ≤ 30 ans (CC ≤ 30), vieille forêt coupée à blanc > 30 ans (CC > 30), végétation ouverte (OPEN), autre classification des terres (OTHER), forêt éclaircie (THIN)

Covariate	Den			Late summer			Fall			Winter		
	β	SE	p	β	SE	p	β	SE	p	β	SE	p
ELV	-0.787	0.036	< 0.001	-0.378	0.040	< 0.001	-0.400	0.028	< 0.001	-0.407	0.036	< 0.001
SLP	-0.423	0.035	< 0.001	-1.025	0.049	< 0.001	-0.800	0.035	< 0.001	-0.441	0.039	< 0.001
ASP – South							0.146	0.042	< 0.001	5.254	0.150	< 0.001
ASP – East										-1.284	0.060	< 0.001
ASP – West										-0.902	0.059	< 0.001
RDENS	-0.269	0.025	< 0.001	-0.397	0.036	< 0.001	-0.055	0.022	0.014	0.197	0.030	< 0.001
EDENS	-0.060	0.025	0.007	0.018	0.030	0.549	-0.095	0.022	< 0.001			
DISTFRESH										0.201	0.026	< 0.001
DEER				0.189	0.033	< 0.001	0.111	0.023	< 0.001			
DISTSS ²				0.115	0.034	0.001						
LVPOG	0.411	0.047	< 0.001	0.692	0.064	< 0.001	0.490	0.047	< 0.001	0.470	0.066	< 0.001
CC ≤ 30							0.357	0.074	< 0.001	0.286	0.094	0.002
CC > 30							-0.101	0.092	0.273	-0.421	0.125	0.001
OPEN	0.594	0.104	< 0.001	0.796	0.132	< 0.001	1.428	0.072	< 0.001	1.334	0.097	< 0.001
OTHER				0.676	0.098	< 0.001				0.282	0.136	0.038
THIN										-0.489	0.113	< 0.001
EDENS:OPEN				0.230	0.078	< 0.001						
RDENS:OPEN	-0.284	0.120	0.018	-0.605	0.143	< 0.001						
DISTSS:OPEN				-0.579	0.139	< 0.001						
RDENS:DEER							-0.063	0.019	0.001			
RDENS:OTHER										-0.389	0.143	0.007

La sélection des ressources par les loups était fonction des covariables topographiques et de la couverture terrestre, car les loups ont systématiquement choisi des terrains plats à faible altitude (moyenne = 143 m, écart-type = 142 m) avec une végétation clairsemée ou des forêts anciennes à faible volume, quelle que soit la saison. La sélection des basses altitudes était la plus forte pendant la saison de mise bas, et le terrain plat était le plus important à la fin de l'été et à l'automne, bien que les deux covariables de l'habitat aient été très significatives dans tous les modèles de sélection d'habitat saisonniers les mieux classés (Tableau 3). La végétation ouverte et les forêts anciennes à faible volume ont été sélectionnées davantage que les autres covariables de couverture terrestre par rapport aux forêts anciennes à volume moyen (catégorie de référence). La classe de végétation ouverte (y compris les muskegs, les prairies et les pâturages) était l'une des covariables d'habitat les plus importantes dans tous les modèles saisonniers, en particulier à la fin de l'été ($B = 0,796$, $SE = 0,162$, $P < 0,001$), à l'automne ($\beta = 1,428$, $SE = 0,072$, $P < 0,001$) et en hiver ($\beta = 1,334$, $SE = 0,097$, $P < 0,001$),

bien qu'elle reste significative pendant la saison d'hibernation ($\beta = 0,594$, $SE = 0,104$, $P < 0,001$). Les forêts anciennes à faible volume ont été les plus fortement sélectionnées pendant l'automne et l'hiver par rapport aux forêts anciennes à volume moyen, et les forêts anciennes à volume élevé n'ont contribué aux modèles les plus performants pour aucune saison (Tableau 3).

Pendant la **saison de mise bas** et à la **fin de l'été**, la sélection de l'habitat des loups était négativement corrélée à une forte densité routière à l'échelle de 1 000 m (Tableau 3). Dans les zones à forte densité routière, les loups évitaient les terrains dégagés à la fin de l'été, même si ce type d'habitat était l'un des principaux facteurs prédictifs de la sélection de l'habitat des loups pendant toutes les saisons. Les loups ont utilisé des zones avec une densité routière moyenne de 0,772 km/km² pendant la saison de mise bas, de 0,686 km/km² à la fin de l'été et de 0,406 km/km² dans les habitats ouverts à la fin de l'été (la densité routière dans la zone d'étude variait de 0 à 4,439 km/km² à l'échelle de 1 000 m). Les loups ont faiblement évité les zones à forte densité routière pendant l'automne ($\beta = -0,055$, $SE = 0,022$, $P = 0,014$), mais cette relation s'est inversée pendant l'hiver, lorsque les loups ont fortement privilégié les zones à forte densité routière (Tableau 3). Les zones à forte densité de lisières à l'échelle de 1 000 m ont également été évitées par les loups pendant la saison de mise bas et l'automne, mais sélectionnées à la fin de l'été dans les zones où elles coïncidaient avec des classes de végétation ouverte (Tableau 3).

La densité routière et la densité de lisières à l'échelle de 100 m n'étaient pas significatives dans les modèles de sélection d'habitat saisonnier les mieux classés (Tableau S1, matériel supplémentaire).

Pendant **l'automne et l'hiver**, les loups ont choisi des coupes à blanc de moins de 30 ans et ont fortement évité les coupes à blanc de plus de 30 ans, plus que les forêts anciennes de volume moyen, en particulier pendant l'hiver ($\beta = -0,421$, $SE = 0,125$, $P < 0,001$). Les loups ont également fortement évité pendant l'hiver les peuplements forestiers qui avaient fait l'objet d'éclaircies. Cette catégorie de gestion forestière n'était pas une covariable significative de l'habitat dans aucun des autres modèles RSF saisonniers. Les loups ont sélectionné des zones où la capacité de charge des cerfs était prévue élevée (valeurs HSI élevées dans les forêts anciennes à faible altitude, exposées au sud et à volume élevé) uniquement à la fin de l'été et à l'automne. Dans les zones à forte densité routière à l'automne, la relation s'est inversée et les loups ont plutôt évité les habitats à forte aptitude pour les cerfs dans ces zones (Tableau 3). La distance par rapport aux cours d'eau anadromes n'a été prise en compte que dans les modèles de sélection des ressources à la fin de l'été. Les loups ont utilisé des zones situées à une distance moyenne de 917 m des cours d'eau anadromes à la fin de l'été, et la sélection de zones proches des cours d'eau a augmenté dans les zones de végétation ouverte ($\beta = -0,579$, $SE = 0,139$, $P < 0,001$). Les autres catégories de couverture terrestre non forestière (y compris les lacs d'eau douce, les zones humides, les broussailles et les zones urbaines ; Tableau 1) ont été sélectionnées par les loups à la fin de l'été ($\beta = 0,676$, $SE = 0,098$, $P < 0,001$) et en hiver ($\beta = 0,282$, $SE = 0,136$, $P = 0,038$).

L'examen des emplacements utilisés dans cette catégorie a révélé qu'à la fin de l'été, les loups choisissaient des zones adjacentes aux lacs et aux cours d'eau anadromes. **En hiver**, la

majorité des emplacements utilisés dans cette catégorie de couverture terrestre se trouvaient à proximité immédiate du littoral (< 1,5 km) ou sur les rives des lacs d'eau douce.

L'exposition était une covariable importante de l'habitat uniquement pour les fonctions de sélection des ressources en automne et en hiver, lorsque les loups choisissaient des terrains exposés au sud (par rapport aux expositions nord et aux terrains plats, la catégorie de référence). **En effet**, la topographie sud en hiver était la covariable la plus fortement sélectionnée sur la base des coefficients standardisés de tout type d'habitat pour toute saison (Tableau 3). Les loups évitaient les expositions est et ouest en hiver. Les meilleurs modèles pour chaque saison ont obtenu de bons résultats dans la corrélation de Spearman issue de la validation croisée k-fold ($r_s = 0,951-0,966$).

4. DISCUSSION

Au sein de leurs territoires saisonniers, l'habitat des loups était défini par la topographie (basse altitude, terrain plat) et une couverture végétale essentiellement intacte (végétation clairsemée et forêts anciennes à faible densité) tout au long de l'année. Nos résultats ont confirmé l'hypothèse selon laquelle les loups choisissent des catégories de forêts indiquant un habitat de haute qualité pour les cerfs (forêts anciennes à faible densité et jeunes peuplements en succession) par rapport à la catégorie de référence, mais pas celles présumées être les habitats de la plus haute qualité pour les cerfs (forêts anciennes à forte densité). Les loups évitaient les habitats de mauvaise qualité pour les cerfs (anciennes coupes à blanc), en particulier pendant l'hiver. Le choix par les loups de zones proches des cours d'eau à saumons n'était significatif qu'à la fin de l'été, ce qui **confirme** notre deuxième hypothèse. **Enfin**, nos résultats **confirment** que les loups évitaient les zones à forte densité routière pendant la saison de mise bas, mais choisissaient les zones à forte densité routière pendant l'hiver.

La sélection **saisonnière** des **ressources** par les loups indiquait une forte préférence pour certains habitats de cerfs de haute qualité et démontrait que les loups modifiaient leur utilisation de l'habitat de façon saisonnière, en particulier en ce qui concerne la densité routière. Nous avons constaté que la force de la sélection par les loups augmentait avec la qualité de l'habitat des cerfs dans leurs territoires de fin d'été et d'automne (Tableau 3). Pendant la **saison de mise bas**, malgré une affinité pour les forêts anciennes à faible volume et les basses altitudes, la sélection d'habitats de haute qualité pour les cerfs (mesurée par l'indice HSI des cerfs, Suring et al., 1993) était moins évidente que pendant les autres saisons. Il existe **deux** explications potentielles non mutuellement exclusives à ce phénomène. **Premièrement**, comme l'indice HSI des cerfs était destiné à prédire la capacité de charge des cerfs en tenant compte des limitations physiologiques imposées pendant l'hiver, les résultats pourraient indiquer que cet indice est un mauvais prédicteur de l'utilisation saisonnière de l'habitat des cerfs au début de l'été. Si les cerfs choisissent les forêts anciennes, les basses altitudes et les versants sud tout au long de l'année, à la fin du printemps et en été, ils utilisent également les altitudes plus élevées et les jeunes coupes à blanc (Schoen et Kirchhoff, 1990 ; Person, 2009 ; Gilbert, 2015). Les déplacements des cerfs sont relativement moins restreints pendant cette période que pendant les autres saisons, et certains cerfs commencent à fréquenter les hauteurs dès le mois de mai (Schoen et Kirchhoff, 1985), une stratégie qui présente des avantages avérés en termes de condition physique, notamment une taille corporelle plus importante et des taux de reproduction plus élevés (Klein, 1965). Une autre stratégie avantageuse pour les cerfs consiste à utiliser les jeunes coupes à blanc pour

maximiser leur consommation de fourrage pendant l'été, ce qui leur permet de nourrir leurs petits, une activité très exigeante sur le plan énergétique (Parker et al., 2009), et d'augmenter leurs réserves corporelles afin de mieux résister au stress nutritionnel qu'ils subissent pendant l'hiver (Parker et al., 1999). Les cerfs de POW préfèrent les coupes à blanc âgées de 10 à 25 ans (Yeo et Peek, 1992 ; Person et al., 2009 ; Gilbert, 2015) pendant l'été, car cette classe d'âge de coupes à blanc offre la plus grande abondance de fourrage estival par rapport à d'autres habitats (Alaback, 1982 ; Farmer et al., 2006). Les loups n'ont pas choisi les jeunes coupes à blanc pendant la période de mise bas, ce qui indique un faible chevauchement avec l'habitat préféré des cerfs pendant cette saison.

Deuxièmement, les schémas de sélection de l'habitat des loups pendant la saison de mise bas pourraient indiquer que les activités de reproduction (c'est-à-dire le choix du site de mise bas, l'élevage des petits) ont pris le pas sur la chasse au cerf. Les loups ont des mouvements et des schémas de recherche de nourriture limités pendant la saison de mise bas (Mech et Boitani, 2003). Des études antérieures (Person, 2001) montrent que les territoires des loups dans cette région sont considérablement **restreints** pendant la saison de mise bas par rapport à l'automne (MCP moyen pour l'élevage des petits [15 avril-15 août] = 104,7 km² ; MCP annuel moyen = 259,7 km²), et les résultats de la présente étude indiquent également que les territoires sont plus petits pendant la saison de mise bas qu'en automne et en hiver. Bien que la période de mise bas des cerfs, **très synchronisée**, ait lieu la troisième semaine de mai (Gilbert, 2015), fournissant un afflux de proies vulnérables, la majorité de la mortalité des faons nouveau-nés sur POW était due à la prédation par les ours noirs, et non par les loups (Gilbert, 2015). Afin de rester à proximité de leurs tanières, les loups peuvent cibler d'autres proies plus accessibles, notamment les castors (Person et Russell, 2009). **En effet**, la plupart des tanières étaient adjacentes à des points d'eau douce et présentaient des traces d'activité récente de castors à proximité (Person et Russell, 2009 ; ADF&G, données non publiées). À la mi-juillet, les loups se déplacent vers des sites de rendez-vous (Person et Russell, 2009) et, à mesure que les louveteaux deviennent plus mobiles et nécessitent moins de soins, les loups peuvent intensifier leurs activités de chasse au cerf, ce qui se reflète dans leur sélection d'habitats de cerfs très adaptés pendant l'été et l'automne.

La prédation par les loups est la principale cause de mortalité des cerfs pendant l'hiver, outre la malnutrition et la chasse humaine (Farmer et al., 2006 ; Person, 2009), ce qui indique que les loups peuvent choisir des habitats pendant cette saison afin d'augmenter leurs rencontres avec les cerfs. Nos résultats ont démontré une forte préférence des loups pour les composantes de certains habitats hivernaux critiques des cerfs (versants sud, basse altitude, forêt ancienne), qui étaient de meilleurs prédicteurs de la sélection de l'habitat des loups que l'indice HSI intégré des cerfs. Dans le sud-est de l'Alaska, l'habitat hivernal critique des cerfs est composé de forêts anciennes sur les versants sud en dessous de 250 m (Wallmo et Schoen, 1980 ; Kirchhoff et Schoen, 1987 ; Suring et al., 1993), et le modèle HSI des cerfs intègre ces attributs avec les variations des chutes de neige pour prédire la capacité de charge des cerfs (Suring et al., 1993). Comme la sélection de l'habitat des cerfs est modifiée par la neige profonde, le HSI devient moins prédictif pendant les hivers rigoureux. Les forêts anciennes à fort volume avec des canopées interceptant la neige sont plus importantes pour les cerfs dans les zones à forte enneigement (Schoen et Kirchhoff, 1985) ou pendant les hivers rigoureux (Doerr et al., 2005 ; Gilbert et al., 2017), par rapport aux zones où le climat hivernal est plus doux (Yeo et Peek, 1992). **À l'inverse**, les cerfs utilisent davantage les jeunes coupes

à blanc pendant les hivers moins enneigés (Yeo et Peek, 1992 ; Gilbert, 2017), bien que cette stratégie ait des conséquences sur leur survie, car le choix des jeunes coupes à blanc pendant les périodes peu enneigées par les cerfs était positivement associé au risque de mortalité par prédation par les loups (Farmer et al., 2006).

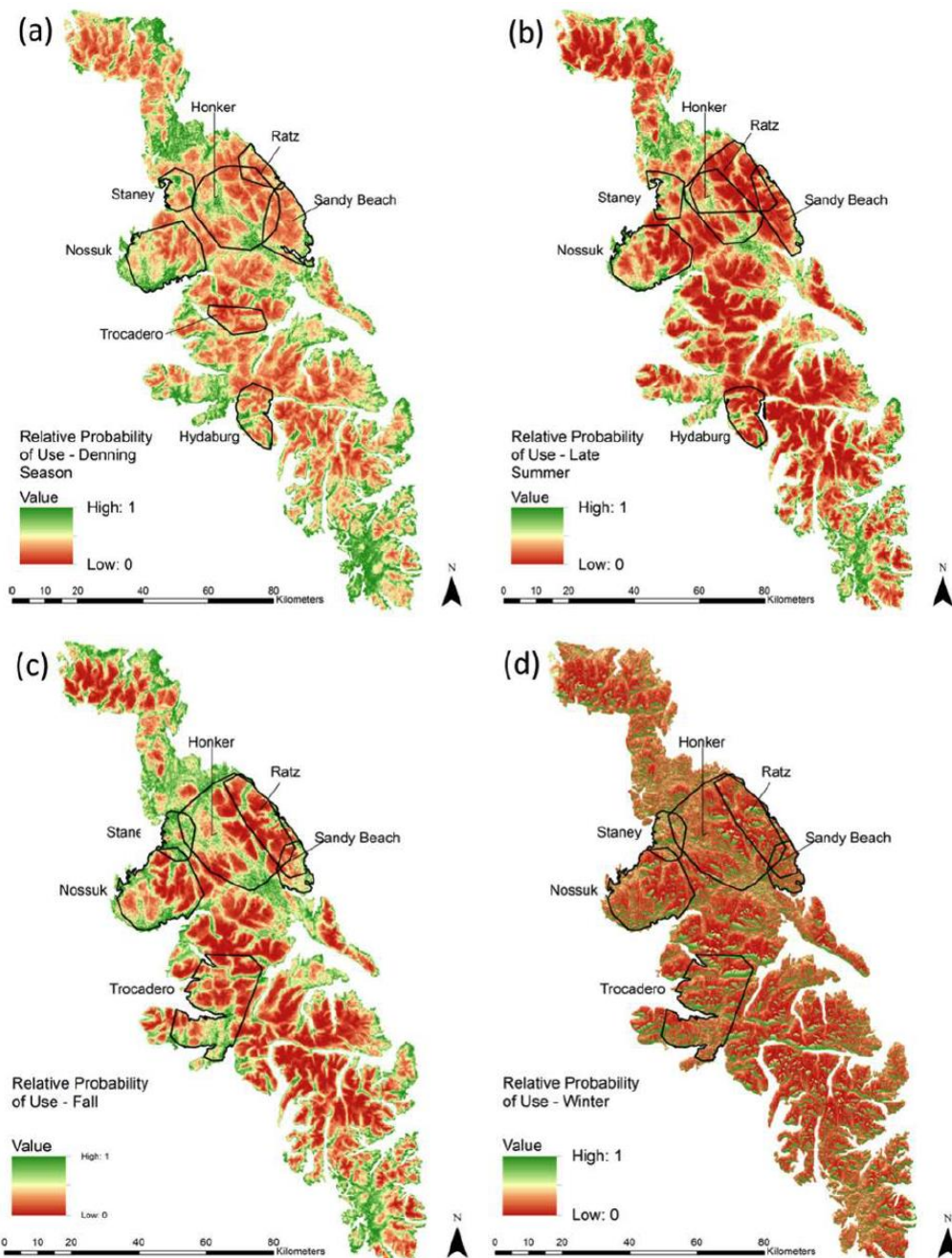


Fig. 2. Probabilité relative d'utilisation prédite par les fonctions de sélection saisonnière des ressources et les territoires des meutes de loups estimés à l'aide de polygones convexes minimaux (MCP) pendant (a) la saison de mise bas, (b) la fin de l'été, (c) l'automne et (d) l'hiver sur l'île Prince of Wales, en Alaska, aux États-Unis, entre 2012 et 2016

Au cours de notre étude, l'île du Prince-de-Galles a connu des hivers relativement doux avec peu de chutes de neige (données météorologiques en ligne de la NOAA), et les loups ont choisi les jeunes coupes à blanc pendant l'automne et l'hiver (bien que moins que pour les forêts anciennes à faible volume). Des recherches antérieures sur les loups ont démontré une variation dans la sélection des forêts anciennes à couvert fermé (interceptant la neige) pendant l'hiver, et ont attribué les schémas spatiaux de sélection par différentes meutes de loups à la variation de l'accumulation de neige à travers l'île Prince of Wales (Person, 2001).

Au cours de son étude, les loups des régions du centre-nord de l'île Prince of Wales (qui chevauchent les territoires actuels des meutes Honker et Ratz ; Fig. 2) ont connu des hivers très enneigés entre 1993 et 1995 (> 60 cm) et ont choisi les forêts anciennes à couvert fermé en fonction de leur disponibilité (Person, 2001). **En comparaison**, l'île Koskiusko et la partie ouest de la POW ont reçu moins de neige (< 20 cm), et les meutes de loups résidentes ont soit faiblement choisi les forêts anciennes à couvert ouvert (végétation abondante dans le sous-bois mais mauvaises qualités d'interception de la neige), soit n'ont pas montré de schémas de sélection distincts (Person, 2001). Les meutes de loups ont évité ($n = 3$) les coupes à blanc et les forêts en succession ou n'ont montré aucun schéma de sélection ($n = 4$) pour ces habitats. **En comparaison**, nos résultats révèlent une forte sélection pour les coupes à blanc et les forêts anciennes à faible volume pendant l'hiver (Tableau 3).

Le modèle hivernal le plus parcimonieux pour les loups était largement déterminé par une forte sélection des versants sud (par rapport aux versants nord et aux terrains plats), qui présentaient le coefficient de sélection standardisé le plus élevé pour toutes les covariables dans tous les modèles saisonniers (Tableau 3). Ces résultats suggèrent que les loups modifient leur sélection de manière saisonnière afin de cibler l'habitat le plus important pour les cerfs. Des recherches antérieures ont montré que les versants sud près du littoral étaient de meilleurs prédicteurs de l'utilisation de l'habitat des cerfs que le type de forêt, en raison d'une exposition accrue aux tempêtes hivernales chaudes du sud-est qui réduisent l'enneigement (Doerr et al., 2005). **De plus**, l'exposition sud est un facteur modificateur important qui détermine la sélection des forêts à couvert ouvert par les cerfs en hiver (Person et al., 2009), illustrant les interactions entre la variation de la profondeur de la neige et l'âge du peuplement forestier (c'est-à-dire forêt ancienne, jeune coupe à blanc, ancienne coupe à blanc).

L'effet anthropique le plus répandu sur les écosystèmes forestiers tempérés du nord est la sylviculture, qui entraîne une fragmentation de l'habitat et des modifications à long terme de la structure forestière. La capacité des loups à persister dans des écosystèmes modifiés dépend en partie de leur capacité à adapter leur comportement pour s'adapter aux changements potentiels dans la répartition des proies.

Dans le cadre de cette recherche, nous avons constaté que les loups privilégiaient les forêts naturelles et la couverture végétale naturelle, l'utilisation mixte des routes et l'utilisation limitée ou l'évitement des forêts de succession causées par l'homme. En ce qui concerne la catégorie de référence de la couverture végétale, les loups ont systématiquement choisi les forêts anciennes à faible volume, la classe forestière contenant la plus faible densité d'arbres de grand diamètre de toutes les classes, mais la plus forte biomasse fourragère (Alaback, 1982). Nos travaux corroborent les recherches antérieures indiquant que les loups ont sélectionné ce type de forêt de manière significativement plus importante que prévu compte tenu de sa disponibilité (Person et Ingle, 1995 ; Person et al., 2001). Bien que les loups aient sélectionné les jeunes coupes à blanc pendant l'automne et l'hiver, cette catégorie de forêts jeunes n'a pas été prise en compte dans les modèles RSF de mise bas et d'été, ce qui démontre une utilisation saisonnière limitée. **Plus important encore**, les loups ont évité les anciennes coupes à blanc pendant l'automne et l'hiver, ce qui indique que les jeunes forêts ont une durée d'utilisation potentielle limitée par les loups, similaire et probablement liée aux prévisions d'utilisation par les cerfs (≤ 30 ans après la coupe à blanc). Les jeunes forêts traitées

par éclaircissage pré-commercial visent à améliorer l'habitat des cerfs en retardant l'exclusion des tiges et en prolongeant la production de fourrage (DellaSala et al., 1996 ; Hanley, 2005 ; Cole et al., 2010).

Cependant, les loups ont évité les forêts éclaircies pendant l'hiver et n'ont pas montré de tendance à sélectionner les peuplements forestiers éclaircis pendant les autres saisons (**Tableau 3**), ce qui confirme les tendances précédemment décrites d'évitement des forêts de seconde génération en phase d'exclusion des tiges, en particulier les peuplements éclaircis de manière pré-commerciale (Person, 2001). Jusqu'à présent, les avantages des traitements d'éclaircissement pour le maintien de la végétation du sous-bois se sont avérés être à court terme (5 à 10 ans), ce qui réduit le potentiel de maintien de la faune sauvage pendant la phase d'exclusion des tiges, qui est longue (Hanley, 2005 ; Farmer et al., 2006 ; Cole, 2010). Dans cette étude, nous démontrons que les traitements d'éclaircissement ne semblent pas, à ce jour, améliorer l'habitat des loups. Les traitements d'éclaircissement recommandés par le Comité technique interagences sur les loups (2017) pour l'île du Prince-de-Galles comprennent l'éclaircissement avant 25 ans après la récolte dans les peuplements à productivité moyenne à élevée, en donnant la priorité aux paysages présentant une faible proportion d'habitats hivernaux de haute qualité pour les cerfs et aux conditions favorables à la régénération du sous-bois.

Ces traitements justifient une évaluation continue des avantages qu'ils apportent à la fois aux cerfs et aux loups. Environ 1 500 km² de forêt (représentant plus d'un tiers de la forêt ancienne disponible avant l'exploitation forestière industrielle) devraient entrer dans la phase d'exclusion des tiges au cours des deux prochaines décennies sur l'île Prince of Wales et les îles environnantes (Smith et al., 2016), ce qui soulève des inquiétudes quant à l'abondance à long terme des populations de prédateurs et de proies dans les forêts tempérées exploitées.

Le recours à des **proies alternatives** peut indiquer la capacité des loups à tolérer des changements au niveau du paysage, tels que le déficit de succession, qui pourraient réduire l'abondance de leurs proies principales. Les loups du sud-est de l'Alaska ont accès aux saumons en période de frai de la fin de l'été au début de l'automne (Kohira et Rexstad, 1997 ; Szepanski et al., 1999 ; Person, 2001), ce qui leur fournit une source **saisonnaire** de proies prévisible dans l'espace et dans le temps, et qui nécessite relativement peu de temps de manipulation (Willson et Halupka, 1995). Le saumon est présent dans environ 2 000 cours d'eau du sud-est de l'Alaska (Sugai et Burrell, 1984), et le nord de POW contient la plus grande quantité d'habitats d'eau douce anadromes de cette région (Schoen et Dovichin, 2007). Les principales remontées de saumon sur POW sont celles du saumon rose (*O. gorbuscha*) et du saumon keta (*O. keta*), qui ont lieu à la fin de l'été. Les autres espèces de saumon présentes sont le saumon rouge (*O. nerka*) et le saumon coho (*O. kisutch*), qui sont moins abondants, mais la migration automnale du saumon coho prolonge la période de disponibilité. **Nos résultats indiquent que les loups choisissent les zones proches des cours d'eau anadromes uniquement à la fin de l'été (août-mi-octobre), ce qui coïncide avec la période de frai du saumon.** Des recherches antérieures ont également démontré que les loups choisissaient des habitats proches de l'embouchure des cours d'eau anadromes en août-septembre (Person, 2001). Le choix de zones proches des cours d'eau à saumons était plus fréquent dans les habitats ouverts, qui, dans notre zone d'étude, comprenaient des prairies et des pâturages, courants dans les zones estuariennes. Les changements dans la sélection de

l'habitat des loups pour accéder aux saumons en période de frai indiquent un changement saisonnier de proies et corroborent les changements précédemment identifiés dans les proportions de proies principales et secondaires consommées pendant l'été. Kohira et Rexstad (1997) ont déterminé que les poissons étaient la deuxième espèce de proie la plus importante après les cerfs pendant la période de septembre à novembre et qu'ils étaient présents dans 21% des excréments de loups POW. **Cependant**, aucun poisson n'a été trouvé dans les excréments pendant le reste de l'année, et la présence annuelle de poissons dans les excréments de loups était donc de 5%, par rapport à d'autres espèces de proies alternatives telles que le castor (31%), l'ours noir (8%), la loutre de rivière (8%) et les petits mustélidés (9%) qui étaient consommés tout au long de l'année. Malgré une période de disponibilité relativement courte, Szepanski et al. (1999) ont déterminé que le saumon représentait 19,1% du régime alimentaire des loups POW au cours de leur vie. **Ainsi**, bien que la saison soit limitée dans le temps, la contribution alimentaire du saumon est importante. **Nos résultats suggèrent que les loups ont la capacité de modifier spatialement leurs habitudes alimentaires saisonnières et de privilégier la sélection de ressources spécifiques en fonction des périodes de disponibilité des proies.**

La **flexibilité** des loups dans leurs **réponses spatiales** aux caractéristiques anthropiques a été démontrée par les schémas saisonniers de sélection et d'évitement des routes. Il a été démontré que les loups évitent les routes lorsqu'elles coïncident avec des zones à forte densité humaine (Dellinger et al., 2013), **et qu'ils sélectionnent les routes afin d'accroître l'efficacité de leurs déplacements pour le comportement territorial et l'acquisition de proies** (Whittington et al., 2011 ; Zimmerman et al., 2014 ; Dickie et al., 2016), font preuve de **flexibilité** dans leurs réponses aux routes qu'ils empruntent davantage la nuit (Hebblewhite et Merrill, 2008 ; Zimmerman et al., 2014 ; Benson et al., 2015), ou manifestent des réponses différentielles aux routes pavées et non pavées (Ciucci et al., 2003). Des différences **saisonnières** dans l'utilisation des routes ont également été documentées, avec une sélection plus importante en automne et en hiver, lorsque les loups sont **nomades** (Houle et al., 2010 ; Lesmerises et al., 2013), et un évitement pendant la période de mise bas et de rendez-vous (Person et Russell, 2009 ; Benson et al., 2015). Nos résultats sont similaires aux schémas détectés dans d'autres zones de perturbation humaine, car les loups sur POW ont évité les zones à forte densité routière pendant la saison de mise bas et à la fin de l'été, mais leur sélection a augmenté avec l'augmentation de la densité routière pendant l'hiver. Les loups de POW ont démontré une aversion pour le contact humain pendant la saison de mise bas (Person et Russell, 2009) et ont réagi aux perturbations causées par l'exploitation forestière (vols d'hélicoptères à basse altitude) en déplaçant leur tanière de 0,36 km (G. H. Roffler, données non publiées). Les tanières actives sur le POW entre 2012 et 2016 se trouvaient en moyenne à 0,91 km de la route la plus proche (fourchette = 0,17-3,83 km, écart-type = 1,07 km). **En revanche**, pendant l'automne et l'hiver, les loups ont souvent été observés sur ou à proximité des routes secondaires à l'aide de caméras de surveillance et dans des stations de piégeage capillaires mises en place pour estimer les densités de population automnales à l'aide de méthodes de capture-recapture non invasives (Roffler et al., 2016).

La densité routière était un terme d'interaction important dans les modèles de sélection saisonnière de l'habitat. Alors que les loups choisissaient des habitats correspondant à des habitats de cerfs de haute qualité pendant l'automne et sélectionnaient faiblement les zones à forte densité routière, lorsqu'ils coïncidaient, ils les évitaient (**Tableau 3**). Une explication

possible de cette modification de comportement est la forte fréquentation des chasseurs de cerfs sur le réseau routier POW pendant l'automne, avec un pic d'utilisation fin octobre, mais qui se poursuit jusqu'à la fin décembre. Au cours des saisons de chasse au cerf 2012-2015, une moyenne annuelle de 1 569 chasseurs (écart-type = 8,22) ont utilisé des véhicules routiers, des véhicules tout-terrain ou des VTT pour se déplacer sur le réseau routier (ADF&G, données non publiées). Comme les chasseurs ciblaient probablement aussi les habitats de cerfs de grande qualité, les loups évitaient peut-être tout contact avec les humains à cette période en raison des perturbations causées par le bruit, ou pour éviter le risque de mortalité par les humains. Bien que la mortalité des loups due aux tirs au sol (19,4% des loups abattus entre 2012 et 2015 dans la région de POW) soit moins fréquente que celle due au piégeage ou au collet, les loups peuvent être abattus de manière **opportuniste** lorsque les chasseurs ciblent des cerfs ou d'autres espèces giboyeuses, car la moitié des loups abattus au cours de notre étude l'ont été pendant la saison de chasse au cerf. L'évitement des routes a également augmenté à la fin de l'été dans les habitats à végétation ouverte, notamment les muskegs et les prairies estuariennes, qui sont utilisés par les loups de POW comme lieux de rendez-vous jusqu'en octobre (Person et Russell, 2009). Le choix de ce type d'habitat était important pendant la période de rendez-vous, car il constitue un habitat important pour les interactions entre les meutes de loups, et nos résultats suggèrent que les loups préfèrent ces sites dans les zones à faible densité routière.

5. Conclusion

Les loups semblent avoir la capacité d'utiliser divers types d'habitats, bien que l'utilisation des forêts en succession précoce causée par l'homme ait été de courte durée, que les forêts sérielles de plus de 30 ans aient été évitées et que la gestion forestière visant à améliorer la valeur de l'habitat dans les forêts sérielles plus anciennes n'ait pas prolongé la période de conditions favorables. Ainsi, la quantité d'habitat disponible pour les loups pourrait diminuer avec l'augmentation de la proportion de la forêt passant à la phase d'exclusion des tiges, ce qui pourrait avoir des conséquences au niveau de la population des loups. Les loups ont montré une réponse variable à la densité routière, confirmant un haut degré d'adaptabilité à certaines caractéristiques modifiées par l'homme. Les loups ont également modifié leurs habitudes de sélection d'habitat en faveur d'un habitat de proies alternatives (saumon) lorsque celui-ci était disponible de manière saisonnière, confirmant ainsi la flexibilité de leurs habitudes de prédation (Peterson et Ciucci, 2003).

Toutefois, afin de mieux prévoir la résilience des loups face au déclin prévu de l'abondance des cerfs résultant de la dette de succession, il est nécessaire d'approfondir les connaissances sur l'utilisation par les loups d'autres proies telles que les castors, les mustélidés, les ours noirs et les mammifères marins tout au long de l'année. Les résultats de ces travaux fournissent des informations utiles pour comprendre les conséquences potentielles des pratiques de gestion au niveau du paysage sur les loups côtiers.

References

- Alaback, P.B., 1982. Dynamics of understory biomass in Sitka spruce-western hemlock forests of southeast Alaska. *Ecology* 63, 1932–1948.
- Alaback, P.B., 1984. Secondary succession following logging in the Sitka spruce-western hemlock forests of southeast Alaska: implications for wildlife management. USDA Forest Service General Technical Report PNW-173, 26pp.
- Albert, D.M., Schoen, J.W., 2013. Use of historical logging patterns to identify disproportionately logged ecosystems within temperate rainforests of southeastern Alaska. *Conserv. Biol.* 27, 774–784.
- Apollonio, M., Mattioli, L., Scandura, M., et al., 2004. Wolves in the Casentinesi Forests: Insights for wolf conservation in Italy from a protected area with a rich wild prey community. *Biol. Conserv.* 120, 253–264.
- Ballard, W.B., Ayres, L.A., Krausman, P.R., et al., 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in Northwest Alaska. *Wildl. Monogr.* 135, 3–47.
- Benson, J.F., Mills, K.J., Patterson, B.R., 2015. Resource selection by wolves at dens and rendezvous sites in Algonquin Park, Canada. *Biol. Conserv.* 182, 223–232.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., et al., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24, 127–135.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K., 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecol. Modell.* 157, 281–300.
- Boyce, M.S., McDonald, L.L., 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends Ecol. Evol.* 14, 268–272.
- Burch, J.W., Adams, L.G., Follmann, E.H., Rexstad, E.A., 2005. Evaluation of wolf density estimation from radiotelemetry data. *Wildl. Soc. Bull.* 33, 1225–1236.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-theoretic Approach, second ed. Springer, New York.
- Caouette, J.P., Degayner, E.J., 2005. Predictive mapping for tree sizes and densities in southeast Alaska. *Landscape Urban Plan.* 72, 49–63.
- Campbell, E.Y., Merritt, R.W., Cummins, K.W., Benbow, M.E., 2012. Spatial and temporal variability of macroinvertebrates in spawning and non-spawning habitats during a salmon run in Southeast Alaska. *PLoS One*. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0039254>.
- Dellinger, J.A., Proctor, C., Steury, T.D., et al., 2013. Habitat selection of a large carnivore, the red wolf, in a human-altered landscape. *Biol. Conserv.* 157, 324–330.
- Dickie, M., Serruya, R., McNay, R.S., Boutin, S., 2016. Faster and farther: Wolf movement on linear features. *J. Appl. Ecol.* <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12732>.
- Doerr, J.G., Degayner, E.J., Ith, G., 2005. Winter habitat selection by Sitka black-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 69, 322–331.
- Ehlers, L.P.W., Johnson, C.J., Seip, D.R., 2014. Movement ecology of wolves across an industrial landscape supporting threatened populations of woodland caribou. *Landscape Ecol.* 29, 451–465.
- Farmer, C.J., Person, D.K., Bowyer, R.T., 2006. Risk factors and mortality of black-tailed deer in a managed forest landscape. *J. Wildl. Manage.* 70, 1403–1415.
- Farmer, C.J., Kirchhoff, M.D., 2007. Ecological classifications of deer habitat in the Tongass National Forest, Alaska. *Northwest. Nat.* 88, 73–84.
- Farr, T., Rosen, P., Caro, E., et al., 2007. The shuttle radar topography mission. *Rev. Geophys.* 45, 1–33.
- Fritts, S.H., 2003. Wolves and humans. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 279–316.
- Fuller, T.K., Mech, L.D., Fitts-Cochran, J., 2003. Wolf population dynamics. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 161–191.
- Goldman, E.A., 1944. Classification of wolves: part II. In: Young, S.P., Goldman, E.A. (Eds.), *The Wolves of North America*. The American Wildlife Institute, Washington D.C., pp. 389–636.
- Gilbert, S.L., 2015. Environmental Drivers of Deer Population Dynamics and Spatial Selection in Southeast Alaska. PhD dissertation, University of Alaska Fairbanks.
- Gilbert, S.L., Haynes, T., Lindberg, M.S., Albert, D., Kissling, M.L., 2015. Future population trends and drivers of change for Alexander Archipelago wolves on and near Prince of Wales Island, Alaska. Draft report submitted to the U.S. Fish and Wildlife Service, Region 7, Anchorage, Alaska, by the University of Alaska Fairbanks, Department of Biology and Wildlife and Institute of Arctic Biology.
- Gilbert, S.L., Hundertmark, K.J., Person, D.K., Lindberg, M.S., Boyce, M.S., 2017. Behavioral plasticity in a variable environment: snow depth and habitat interactions drive deer movement in winter. *J. Mammal.* 98, 246–259.
- Gillies, C.S., Hebblewhite, M., Nielsen, S.E., et al., 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *J. Anim. Ecol.* 75, 887–898.
- Hanley, T.A., 2005. Potential management of young-growth stands for understory vegetation and wildlife habitat in southeastern Alaska. *Landscape Urban Plan.* 72, 95–112.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *J. Appl. Ecol.* 45, 834–844.
- Hosmer, D.W., Lemeshow, S., 2000. *Applied Logistic Regression*, second ed. John Wiley and Sons, New York.
- Houle, M., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.P., 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecol.* 25, 419–433.
- Kirchhoff, M.D., Schoen, J.W., 1987. Forest Cover and Snow: Implications for deer habitat in Southeast Alaska. *J. Wildl. Manage.* 51, 28–33.
- Klein, D.R., 1965. Ecology of deer range in Alaska. *Ecol. Monogr.* 35, 259–284.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Kortello, A., Boyce, M.S., 2010. Cougar kill rate and prey composition in a multiprey system. *J. Wildl. Manage.* 74, 1435–1447.
- Kohira, M., Rexstad, E.A., 1997. Diets of wolves, *Canis lupus*, in logged and unlogged forests of southeastern Alaska. *Can. J. Nat.* 111, 429–435.
- Ciucci, P., Masi, M., Boitani, L., 2003. Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography* 26, 223–235.
- Cole, E.C., Hanley, T.A., Newton, M., 2010. Influence of precommercial thinning on understory vegetation of young-growth Sitka spruce forests in southeastern Alaska. *Can. J. For. Res.* 40, 619–628.
- Cook, J.A., Dawson, N.G., MacDonald, S.O., 2006. Conservation of highly fragmented systems: the north temperate Alexander Archipelago. *Biol. Conserv.* 133, 1–15.
- Cronin, M.A., Canovas, A., Bannasch, D.L., et al., 2014. Single nucleotide polymorphism (SNP) variation of wolves (*Canis lupus*) in Southeast Alaska and comparison with wolves, dogs, and coyotes in North America. *J. Hered.* 106, 26–36.
- Darimont, C.T., Price, M.H.H., Winchester, N.N., et al., 2004. Predators in natural fragments: foraging ecology of wolves in British Columbia's central and north coast archipelago. *J. Biogeogr.* 31, 1867–1877.
- Darimont, C.T., Paquet, P.C., Reimchen, T.E., 2008. Spawning salmon disrupt trophic coupling between wolves and ungulate prey in coastal British Columbia. *BMC Ecol.* 8, 14.
- DellaSala, D.A., Hagar, J.C., Engel, K.A., et al., 1996. Effects of silvicultural modifications of temperate rainforest on breeding and wintering bird communities, Prince of Wales Island, southeast Alaska. *Condor* 98, 706–721.
- NOAA Online Weather Data accessed via the National Weather Service website: < <http://w2.weather.gov/climate/xmacis.php?wfo=pajk> > .
- Northrup, J.M., Hooten, M.B., Anderson, C.R.J., Wittermyer, G., 2013. Practical guidance on characterizing availability in resource selection functions under a use – availability design. *Ecology* 94, 1456–1463.
- Nowak, R.M., 1983. A perspective on the taxonomy of wolves in North America. In: Carbyn, L.N. (Ed.), *Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management*. Canadian Wildlife Service, Edmonton, Alberta, pp. 10–19.
- Nowak, R.M., 1995. Another look at wolf taxonomy. In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H., Seip, D.R. (Eds.), *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta, pp. 375–398.
- Parker, K.L., Gillingham, M.P., Hanley, T.A., Robbins, C.T., 1996. Foraging efficiency: energy expenditure versus energy gain in free ranging black-tailed deer. *Can. J. Zool.* 74, 442–450.
- Parker, K.L., Gillingham, M.P., Hanley, T.A., Robbins, C.T., 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildl. Monogr.* 143, 3–48.
- Parker, K.L., Barboza, P.S., Gillingham, M.P., 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Funct. Ecol.* 23, 57–69.
- Person, D.K., Kirchhoff, M., Van Ballenberghe, V., et al., 1996. The Alexander Archipelago Wolf: A Conservation Assessment. General Technical Report PNW-GTR-384. 52pp.
- Person, D.K., 2001. Alexander Archipelago Wolves: Ecology and Population Viability in a Disturbed, Insular Landscape. PhD dissertation, Department of Biology and Wildlife, University of Alaska, Fairbanks, Alaska.
- Person, D.K., Ingle, M.A., 1995. Ecology of the Alexander Archipelago wolf and responses to habitat change. Progress Report No. 3, Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska. 39 pp.
- Person, D.K., Russell, A.L., 2008. Correlates of mortality in an exploited wolf population. *J. Wildl. Manage.* 72, 1540–1549.
- Person, D.K., Farmer, C.J., O'Connor, P., Doerr, J.G., 2009. Habitat use and survivorship of Sitka black-tailed deer in Southeast Alaska: A regional meta-analysis and synthesis. Federal Aid Annual Research Performance Report 1 July 2008–30 June 2009, Federal Aid in Wildlife Restoration Project 2.13, Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska, 13pp.
- Person, D.K., Russell, A.L., 2009. Reproduction and den site selection by wolves in a disturbed landscape. *Northwest Sci.* 83, 211–224.
- Peterson, R.O., Woolington, J.D., Bailey, T.N., 1984. Wolves of the Kenai Peninsula. *Alaska Wildl. Monogr.* 88, 3–43.
- Peterson, R.O., Ciucci, P., 2003. The wolf as a carnivore. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 104–130.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. *Mixed Effects Models in S and S-plus*. Springer-Verlag, New York.
- R Development Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation of Statistical Computing, Vienna, Austria < <http://www.R-project.org/> > .
- Ruprecht, J.S., Ausband, D.E., Mitchell, M.S., et al., 2012. Homesite attendance based on sex, breeding status, and number of helpers in gray wolf packs. *J. Mammal.* 93, 1001–1005.
- Roffler, G.H., Waite, J.N., Flynn, R.W., Larson, K.R., Logan, B.D., 2016. Wolf population estimation on Prince of Wales Island, Southeast Alaska: a comparison of methods. Alaska Department of Fish and Game, Final Wildlife Research Report ADF&G/DWC/

- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., et al., 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland. *Can. J. Zool.* 79, 1993–2004.
- Johnson, D.H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61, 65–71.
- Latham, A.D.M., Latham, M.C., McCutchen, N.A., Boutin, S., 2011. Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. *J. Wildl. Manage.* 75, 204–212.
- Latham, A.D.M., Latham, M.C., Knopff, K.H., et al., 2013. Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. *Ecography* 36, 1276–1290.
- Laver, P.N., Kelly, M.J., 2008. A critical review of home range studies. *J. Wildl. Manage.* 72, 290–298.
- Lesmerises, F., Dussault, C., St-Laurent, M.H., 2013. Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf. *Landsc. Urban. Plan.* 112, 18–25.
- MacDonald, S.O., Cook, J.A., 2007. The mammals and amphibians of Southeast Alaska. Museum of Southwestern Biology, Special Publication, pp. 81–191.
- Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., et al., 2002. Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies, second ed. Kluwer, Boston.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized Linear Models, second ed. Chapman and Hall, London.
- Mech, L.D., Boitani, L., 2003. Wolf social ecology. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), *Wolves: Behaviour, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1–34.
- Metz, M.C., Smith, D.W., Vucetich, J.A., et al., 2012. Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park. *J. Anim. Ecol.* 81, 553–563.
- Mladenoff, D.J., Sickley, T.A., Haight, R.G., Wydeven, A.P., 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the northern great lakes region. *Conserv. Biol.* 9, 279–294.
- Mohr, C.O., Stumpf, W.A., 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *J. Wildl. Manage.* 30, 293–304.
- Muñoz-Fuentes, V., Darimont, C.T., Wayne, R.K., et al., 2009. Ecological factors drive differentiation in wolves from British Columbia. *J. Biogeogr.* 36, 1516–1531.
- Swanston, D.N., Shaw, C.G. III, Smith, W.P., Julin, K.R., Cellier, G.A., Everest, F.H., 1996. Scientific information and the Tongass land management plan: key findings derived from the scientific literature, species assessments, resource analyses, workshops, and risk assessment panels. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-386. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, Oregon. 30pp.
- Szepanski, M.M., Ben-David, M., Van Ballenberghe, V., 1999. Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis. *Oecologia* 120, 327–335.
- USFS (U.S. Forest Service), 1997. Tongass land management plan revision. United States Department of Agriculture Forest Service R10-MB-338b, URL: < <http://www.fs.usda.gov/detail/tongass/landmanagement/planning/?cid=stelprdb5445359> > (accessed on 1 September 2015).
- USFS (U.S. Forest Service), 2008. Tongass land management plan. United States Department of Agriculture Forest Service R10-MB-603b, Juneau. URL: < https://fs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/stelprdb5367422.pdf > (Accessed on 1 September 2015).
- USFWS (U.S. Fish and Wildlife Service), 2015. Species status assessment for the Alexander Archipelago wolf (*Canis lupus ligoni*). Version 1.0, December 2015. Alaska Region, Anchorage, Alaska. 162pp.
- Wallmo, O.C., Schoen, J.W., 1980. Responses of deer to secondary forest succession in southeast Alaska. *For. Sci.* 26, 448–462.
- Weckworth, B.V., Talbot, S.L., Sage, G.K., et al., 2005. A signal for independent coastal and continental histories among North American wolves. *Mol. Ecol.* 14, 917–931.
- Weckworth, B.V., Talbot, S.L., Cook, J.A., 2010. Phylogeography of wolves (*Canis lupus*) in the Pacific Northwest. *J. Mammal.* 91, 363–375.
- Weckworth, B.V., Dawson, N.G., Talbot, S.L., et al., 2011. Going coastal: shared evolutionary history between coastal British Columbia and Southeast Alaska wolves (*Canis lupus*). *PLoS One* 6, e19582.
- White, K.S., Pendleton, G.W., Hood, E., 2009. Effects of snow on Sitka black-tailed deer browse availability and nutritional carrying capacity in Southeastern Alaska. *J. Wildl. Manage.* 73, 481–487.
- Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N.J., et al., 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *J. Appl. Ecol.* 48, 1535–1542.
- Wolf Technical Committee, 2017. Interagency Wolf Habitat Management Program: Recommendations for Game Management Unit 2. Management Bulletin R10-MB-822. USDA Forest Service, USDI Fish and Wildlife Service, and Alaska Department of Fish and Game.
- Yeo, J.J., Peek, James M., 1992. Habitat selection by female Sitka black-tailed deer in logged forests of Southeastern Alaska. *J. Wildlife Manage.* 56, 253–261.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O., 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behav. Ecol.* 25, 1353–1364.
- WRR-2016-1, Juneau, Alaska, 76pp.
- Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., et al., 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: Can we rely on winter estimates? *Oecologia* 156, 53–64.
- Sazatornil, V., Rodríguez, A., Klaczek, M., et al., 2016. The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biol. Conserv.* 201, 103–110.
- Schoen, J.W., Kirchhoff, M.D., 1985. Seasonal distribution and home-range patterns of Sitka black-tailed deer on Admiralty Island, Southeast Alaska. *J. Wildl. Manage.* 49, 96–103.
- Schoen, J.W., Kirchhoff, M.D., Hughes, J.H., 1988. Wildlife and old-growth forests in Southeast Alaska. *Nat. Areas J.* 8, 138–145.
- Schoen, J.W., Kirchhoff, M.D., 1990. Seasonal habitat use by Sitka black-tailed deer on Admiralty Island. *J. Wildl. Manage.* 54, 371–378.
- Schoen, J.W., Dovichin, E., 2007. The coastal forests and mountains ecoregion of Southeastern Alaska and the Tongass National Forest: A conservation assessment and resource synthesis. Audubon Alaska and The Nature Conservancy, Anchorage, Alaska, USA, 65pp.
- Sikes, R.S., Gannon, W.L., 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mammal.* 92, 235–253.
- Signer, J., Balkenhol, N., 2015. Reproducible home ranges (rhr): a new, user-friendly R package for analyses of wildlife telemetry data. *Wildl. Soc. Bull.* 39, 358–363.
- Smith, D.W., Metz, M.C., Cassidy, K.A., et al., 2015. Infanticide in wolves: Seasonality of mortalities and attacks at dens support evolution of territoriality. *J. Mammal.* 96, 1174–1183.
- Smith, M., Schoen, J., Person, D., Sullender, B., 2016. Alexander Archipelago wolf. In: Smith, M. (Ed.), *Ecological Atlas of Southeast Alaska*. Audubon Alaska Anchorage, Alaska, USA, pp. 155–159.
- Sugai, S.F., Burrell, D.C., 1984. Transport of dissolved organic carbon, nutrients, and trace metals from the Wilson and Blossom rivers to Smeaton Bay, Southeast Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41, 180–190.
- Suring, L.H., DeGayner, E.J., Flynn, R.W., Kirchhoff, M.D., Schoen, J.W., Shea, L.C., 1993. Model habitat capability model for Sitka black-tailed deer in Southeast Alaska: Winter habitat, in: Suring, L.H. (Ed.), *Habitat capability models for wildlife in southeast Alaska*. USDA Forest Service, Alaska Region, Juneau, Alaska, pp. L-1–L-85.