

L'utilisation saisonnière de l'espace par les loups gris coïncide avec celle de leurs proies principales

Oecologia (2026) 208:71
<https://doi.org/10.1007/s00442-026-05907-4>

ORIGINAL RESEARCH

Seasonal space use of gray wolves is concurrent with primary prey

Nathaniel H. Wehr^{1,5} · Seth A. Moore² · Mark C. Romanski³ · Edmund J. Isaac^{2,6} · Kenneth F. Kellner¹ · Todd M. Kautz^{1,7} · Joshua J. Millspaugh^{4,8} · Jerrold L. Belant¹

Résumé

La saisonnalité écologique décrit l'adaptation dynamique des espèces aux changements au sein de la communauté biotique et suggère que les prédateurs devraient modifier leur utilisation de l'espace de manière synchrone avec la disponibilité saisonnière des proies. Nous avons évalué les états d'occupation de l'espace saisonniers (c'est-à-dire les périodes caractérisées par des schémas de déplacement et d'utilisation des ressources similaires) des loups gris (*Canis lupus*), des orignaux (*Alces alces*) et des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) du continent, dans la réserve indienne de Grand Portage, dans le Minnesota (États-Unis), ainsi que ceux des loups et des orignaux de l'île Royale, dans le parc national de l'île Royale, dans le Michigan (États-Unis). Nous avons **prédit** que les loups du continent modifieraient leurs états d'utilisation de l'espace (c'est-à-dire leurs saisons écologiques) en fonction de la **migration** des cerfs avec lesquels ils coexistent, mais que les loups de l'île ne le feraient pas, car leur proie principale, l'orignal, ne migre pas. Nous avons également émis **l'hypothèse** que la mise-bas influencerait les états d'occupation de l'espace saisonniers dans les deux systèmes. Nous avons utilisé les données de localisation par colliers GPS enregistrées entre 2008 et 2021, des analyses par grappes pour définir temporellement les états d'occupation de l'espace, ainsi que des fonctions de sélection des ressources pondérées pour évaluer la sélection de l'habitat au cours des états d'occupation de l'espace saisonniers. Les loups du continent ont présenté **deux** états d'occupation de l'espace saisonniers, avec des transitions entre les saisons coïncidant avec la migration des cerfs, et la sélection de l'habitat variait selon les états d'occupation de l'espace chez les loups du continent et leurs proies. Les loups et les orignaux des îles ne modifiaient pas leurs états d'occupation de l'espace de manière saisonnière, et leur sélection d'habitat différait de celle des populations du continent. La mise-bas n'a pas eu d'influence manifeste sur l'occupation saisonnière de l'espace. Nos résultats suggèrent que la saisonnalité écologique est modérée par la migration et liée aux interactions inter- et intra-guilde via les dynamiques d'occupation saisonnière de l'espace. Ces conclusions approfondissent la compréhension de la saisonnalité écologique au niveau de la communauté et soulignent l'importance des décisions de gestion multi-espèces.

Mots-clés : Saisonnalité écologique, orignal, Prédateur-proie, Sélection des ressources, Cerf de Virginie

INTRODUCTION

La bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur est une nation souveraine du peuple Anishinaabe, reconnue par le gouvernement fédéral, dont le territoire est la réserve indienne de Grand Portage, dans le Minnesota, aux États-Unis (Gichi Onigaming). Les membres de la bande exercent leurs droits d'usufruit en matière de souveraineté alimentaire par le biais de la chasse, de la pêche et de la cueillette de subsistance sur l'ensemble du territoire cédé en 1854 (Thompson 2020). Le parc national de l'Île Royale, dans le Michigan, aux États-Unis (Minong), est un bien culturel traditionnel de la bande de Grand Portage. L'orignal (moos ; *Alces alces*) et le cerf de Virginie (waawaashkeshi ; *Odocoileus virginianus*) constituent les principales espèces de subsistance du peuple Anishinaabe sur le territoire cédé de 1854. Les loups gris (ma'iingan ; *Canis lupus*) sont apparentés au peuple Anishinaabe et jouent un rôle important dans leur approche de la gestion responsable de l'écosystème (Gilbert et al. 2022). La bande de Grand Portage mène des recherches sur les relations prédateurs-proies afin d'améliorer sa compréhension de la santé de l'écosystème, ce qui a constitué le contexte de la présente étude.

La **saisonnalité écologique** repose sur l'écologie animale et est influencée par des facteurs biotiques (par exemple, la disponibilité du fourrage, les cycles de reproduction) et abiotiques (par exemple, les conditions météorologiques), par opposition aux saisons dérivées du calendrier et de durée fixe, telles que les solstices, ou aux saisons déterminées à l'aide d'une seule variable, comme le moment de la migration (Basille et al. 2013). Définis dans le contexte de la saisonnalité écologique, les états d'utilisation de l'espace saisonniers sont des périodes identifiées par l'utilisation de l'espace au niveau de la population (c'est-à-dire les déplacements et la sélection des ressources) résultant de réponses spécifiques à chaque espèce face à l'évolution des conditions biotiques et abiotiques.

Dans le cadre de la théorie prédateur-proie (Lack 1954 ; Werner et Hall 1974 ; Mitchell et Lima 2002), les prédateurs devraient modifier leurs états d'utilisation de l'espace au fil des saisons écologiques, en fonction des changements observés au sein des communautés de proies résultant de la disponibilité saisonnière des ressources alimentaires et des migrations (Furey et al. 2018). Par exemple, les lions (*Panthera leo*) ont montré des changements saisonniers dans leur utilisation de l'espace entre la saison des pluies et la saison sèche, correspondant à la concentration spatiale des proies autour des points d'eau saisonniers (Schooler et al. 2022). Une meilleure compréhension des saisons écologiques peut approfondir la théorie de l'écologie des communautés et affiner la collecte et l'analyse des données dans le contexte du comportement animal (Basille et al. 2013).

La **sélection de l'habitat**, composante importante de l'utilisation de l'espace, est influencée par des compromis coûts-bénéfices visant à maximiser la valeur sélective (Mayor et al. 2009). Pour les proies, la sélection optimale de l'habitat dépend de la maximisation de l'apport nutritionnel et de la minimisation du risque de prédation (Brown et al. 1999), tandis que les prédateurs doivent s'adapter à la sélection de l'habitat de leurs proies dans l'espace et dans le temps (Mitchell et Lima 2002). Les adaptations des prédateurs peuvent donc correspondre à la variabilité saisonnière de la disponibilité des proies (c'est-à-dire l'abondance relative et la vulnérabilité des espèces de proies) (Lack 1954 ; Werner et Hall 1974 ; Tschanz et al. 2007). Les loutres d'Eurasie (*Lutra lutra*), par exemple, sont passées d'une consommation plus

importante d'amphibiens à une consommation plus importante d'anguilles (*Anguilla anguilla*) entre avril et mai, ce qui correspond à la migration printanière des amphibiens loin de leurs sites de reproduction aquatiques et à la migration printanière des anguilles juvéniles vers les estuaires (Moorhouse-Gann et al. 2020).

Bien que l'utilisation optimale de l'espace chez les prédateurs soit principalement déterminée par la consommation de proies, la reproduction influence également cette utilisation. Les baleines à fanons (*parvordre Mysticeti*) migraient pour échapper à la prédation saisonnière des orques (*Orcinus orca*) sur leurs baleineaux (Corkeron et Connor 1999). Les grands dauphins mâles (*Tursiops aduncus*) choisissaient des bancs au large riches en proies, sauf lorsque les femelles entraient en œstrus ; les dauphins mâles se rabattaient alors sur des habitats abrités utilisés par les femelles, renonçant ainsi à une plus grande abondance de proies (O'Brien et al. 2020). Les femelles du lion de mer de Steller (*Eumetopias jubatus*) (Sinclair et Zeppelin 2002) et du puma (*Puma concolor*) (Smereka et al. 2020) ont choisi des habitats réduisant la prédation sur leurs petits dépendants plutôt que des habitats présentant des concentrations de proies plus élevées, renonçant ainsi à des rencontres avec des proies. Ces changements dans l'utilisation de l'espace suggèrent un équilibre nécessaire entre la consommation alimentaire et la reproduction sexuée, qui devrait intrinsèquement influencer la saisonnalité écologique. L'utilisation de l'espace par le loup gris est également influencée par la disponibilité des proies et la reproduction. Lorsque les proies principales des loups sont migratrices, ceux-ci modifient leur utilisation de l'espace pour s'adapter à la répartition de ces proies.

Les loups migraient entre leurs aires d'hivernage et d'été en suivant les migrations des caribous (*Rangifer tarandus*) (Walton et al. 2001) et s'alignaient sur la sélection d'habitat en fonction de l'altitude pratiquée par les orignaux et les caribous, liée à la profondeur de la neige et à la disponibilité du fourrage (Anderson 2014). **En revanche**, les loups chassant le cerf à queue noire non migrateur (*Odocoileus hemionus sitkensis*) ne modifiaient pas leur utilisation de l'espace de manière saisonnière (Roffler et al. 2018). **Les loups alternent également entre leurs proies selon les saisons et leur disponibilité ; ils consomment par exemple davantage de castors (*Castor canadensis*) et de caribous en été, lorsque ces espèces sont plus vulnérables** (Latham et al. 2013). La reproduction influence également l'utilisation de l'espace par les loups ; ceux-ci concentrent leurs déplacements autour des sites de mise bas après la mise-bas (Benson et al. 2015 ; Roffler et Gregovich 2018).

Nous avons examiné les états saisonniers d'utilisation de l'espace par les loups gris dans deux systèmes environnementaux similaires présentant des communautés de proies disparates (Fig. 1) afin d'apporter un éclairage sur le concept de saisonnalité écologique. **Dans notre système d'étude continental, les deux tiers des cerfs effectuent une migration synchrone au printemps (avril) vers leurs aires de répartition estivales situées au nord de la réserve indienne de Grand Portage, puis une migration asynchrone à l'automne (octobre-novembre) pour regagner leurs aires de répartition hivernales** (Wehr et al. 2024b). Le tiers restant des cerfs conserve un seul territoire tout au long de l'année, au sein ou à proximité de la Réserve Indienne de Grand Portage (Wehr et al. 2024b). **Les orignaux du continent adoptent des stratégies de déplacement saisonnier nomades (55%), sédentaires (35%) et migratoires (10%)** (Wehr et al. 2024b). Les loups du continent changent de proie, mais ne modifient pas leur aire de répartition, en réponse à la migration saisonnière des cerfs (Wehr et al. 2024b), les cerfs subissant une mortalité accrue pendant la migration d'automne due

aux loups (Wehr et al. 2024a). Dans notre zone d'étude insulaire, les cerfs sont absents (Wehr et al. 2023) et les orignaux sont considérés comme non migrateurs, bien qu'ils présentent certaines variations saisonnières quant aux parties de l'île où ils sont le plus souvent observés (Stephens et Peterson 1984 ; Tischler et al. 2022). Nous avons **prédit** que les modifications saisonnières de l'utilisation de l'espace par les loups coïncideraient avec la migration saisonnière des cerfs sur le continent en raison de la variation de la disponibilité des proies, mais resteraient globalement inchangées sur l'île où les proies principales sont non migratrices. Nous avons **également prédit** que l'utilisation de l'espace par les loups serait limitée par la fidélité au site de mise-bas pendant l'élevage des louveteaux, en tant que réponse nécessaire à la mise-bas, mais qu'elle refléterait par ailleurs les habitats utilisés pour une recherche optimale de nourriture parmi les proies principales.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Nous avons mené notre étude sur le territoire de la Réserve Indienne de Grand Portage (47,9614° N, 89,7594° O) et aux abords de celle-ci, ainsi que dans le parc national d'Isle Royale (47,9959° N, 88,9093° O) (Fig. 1). La zone d'étude de Grand Portage couvrait environ 1 200 km², comprenant les zones continentales situées à moins de 30 km de la Réserve Indienne de Grand Portage (c'est-à-dire les zones situées dans l'aire de migration de l'espèce étudiée [Wehr et al. 2024b]), y compris des parties de l'Ontario, au Canada, au nord, et des terres fédérales, d'État et privées des États-Unis à l'ouest. Cette zone d'étude continentale se caractérise par des crêtes escarpées et de larges vallées, avec des altitudes comprises entre 183 et 674 m au-dessus du niveau de la mer (USGS 2020). La zone continentale comprend 44% de forêt mixte, 17% de forêt de feuillus, 11% de forêt de conifères, 9% de zones arbustives, 7% de zones humides et 5% d'eaux libres, le reste étant composé d'autres types d'habitats représentant chacun moins de 5% (CCRS et al. 2020). Les températures quotidiennes moyennes entre 2009 et 2019 variaient entre des minimales de -17,8 ± 3,5°C (moyenne ± écart-type) en janvier et des maximales de 23,3 ± 1,7°C en juillet, avec des précipitations annuelles de 83,8 ± 11,7 cm et des chutes de neige annuelles de 150,2 ± 80,8 cm (NOAA 2024). Les loups de la Réserve Indienne de Grand Portage comprenaient trois meutes ainsi que des loups sans affiliation à une meute (Wehr 2023). L'orignal, le cerf de Virginie et le castor constituent les principales proies des loups gris dans cette région (Chenaux-Ibrahim 2015). La chasse au loup était légale en Ontario pendant la durée de notre étude, mais elle ne l'était au Minnesota qu'entre 2012 et 2014. Le cerf de Virginie et l'orignal étaient chassés dans l'ensemble de l'Ontario et du Minnesota, mais après 2012, seuls les membres des communautés autochtones étaient autorisés à chasser l'orignal au Minnesota.

Archipel d'environ 534 km² comptant plus de 450 îles, le parc national de l'Île Royale est une réserve mondiale de biosphère de l'Organisation des Nations unies pour l'éducation, la science et la culture (UNESCO), située au nord-ouest du lac Supérieur, à environ 22 km des côtes du Minnesota et de l'Ontario. Cette zone d'étude insulaire présente des altitudes comprises entre 183 et 429 m au-dessus du niveau de la mer, avec un relief rocheux, des crêtes parallèles escarpées et des zones de basse altitude abritant des lacs intérieurs (USGS 2020). La couverture végétale du parc national de l'Isle Royale se compose à 49% de forêts mixtes, à 23% de zones humides, à 9% de forêts de feuillus, à 8% de forêts de conifères et à 8% d'eaux libres, le reste étant constitué d'autres types d'habitats représentant chacun moins

de 5% (CCRS et al. 2020). Entre 2009 et 2019, le parc national de l'Isle Royale a enregistré des températures minimales quotidiennes moyennes de $-13,4 \pm 3,1^{\circ}\text{C}$ en janvier et des températures maximales quotidiennes moyennes de $24,2 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ en juillet (NOAA 2024). La population de loups du parc national de l'Isle Royale comptait 1 à 2 meutes, et jusqu'à la moitié de l'ensemble des loups n'étaient affiliés à aucune meute (Hoy et al. 2019 ; Romanski et al. 2020). L'orignal est le seul ongulé présent sur l'île et constitue la principale proie des loups gris, avec le castor (Sovie et al. 2023 ; Wehr et al. 2023). Aucun orignal ni loup n'a été chassé dans le parc national de l'Île Royale.

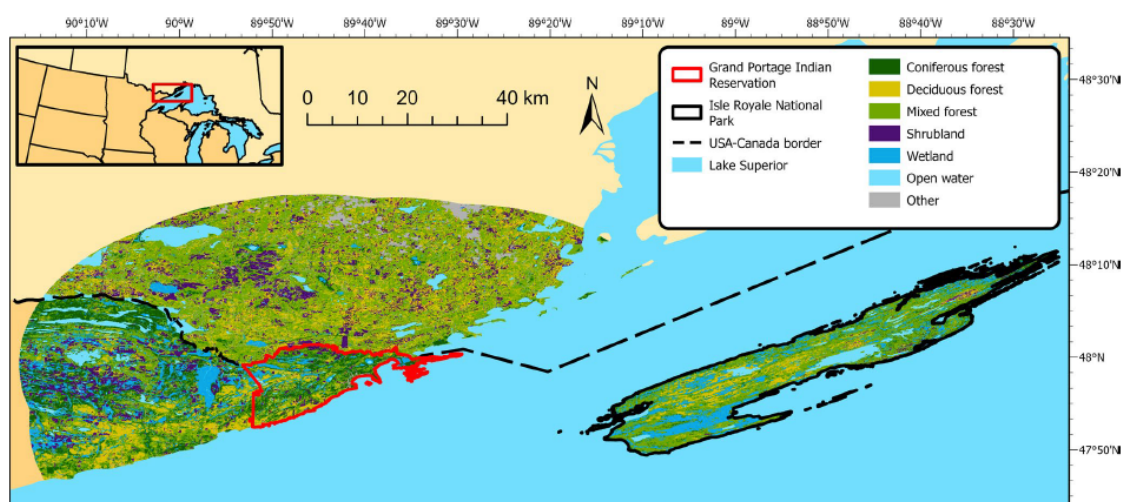


Fig. 1. Zone d'étude comprenant l'écosystème continental situé sur et à proximité de la Réserve Indienne de Grand Portage, dans le Minnesota (États-Unis), ainsi que l'écosystème insulaire du parc national de l'Isle Royale, dans le Michigan (États-Unis). Les données relatives à la couverture terrestre proviennent de la carte de la couverture terrestre de l'Amérique du Nord à l'échelle de 30 m établie par la Commission de coopération environnementale (CCRS et al. 2020)

Collecte des données

Les données relatives au continent ont été fournies par le département de biologie et d'environnement de la bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur. Chaque année, des loups gris du continent (depuis 2008), des orignaux (depuis 2010) et des cerfs de Virginie (depuis 2016) ont été capturés dans la Réserve Indienne de Grand Portage. Tous les protocoles de capture et de manipulation ont été approuvés par le Conseil tribal de la bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur, ainsi que par le comité institutionnel de protection et d'utilisation des animaux (IACUC) de l'université d'État du Michigan (PROTO202200266) et par l'IACUC du Collège des sciences environnementales et forestières de l'université d'État de New York (210702). Les loups ont été capturés à l'aide de pièges à mâchoires (vérifiés quotidiennement), mis sous sédation à l'aide de kétamine (7,5 mg/kg) et de xylazine (1,5 mg/kg), puis équipés de colliers GPS (Oliveira-Santos et al. 2021). Les loups capturés ont généralement été sous sédation pendant moins de 30 minutes. Pendant la sédation, ils ont été examinés afin de détecter d'éventuelles blessures, mais seules des lésions mineures ont été observées (par exemple, un gonflement des pattes capturées).

Des ours noirs juvéniles (*Ursus americanus*) ont été capturés à de rares occasions dans des pièges à mâchoires destinés aux loups. Les protocoles de manipulation des ours suivaient les recherches en cours menées par la bande Grand Pottage des Chippewas du lac Supérieur (par exemple, Moore et al. 2024) et étaient intégrés dans les protocoles appropriés de l'IACUC.

Les orignaux ont été capturés par tir de fléchettes depuis des hélicoptères, avec sédation par fléchettes intramusculaires contenant du thiafentanil (10 mg) et de la xylazine (30 mg) (Ienello et al. 2025). Les orignaux capturés ont été équipés de colliers GPS et ont fait l'objet d'une évaluation physique de leur état corporel ainsi que de prélèvements d'échantillons, qui ont montré des effets négatifs minimes liés au processus de capture (Ienello et al. 2025). Les cerfs de Virginie ont été capturés à l'aide de pièges à trèfle appâtés au maïs (vérifiés quotidiennement) et équipés de colliers GPS (Oliveira-Santos et al. 2021). Les cerfs n'étaient pas mis sous sédation tant que les protocoles de manipulation pouvaient être menés à bien en toute sécurité et étaient généralement manipulés pendant moins de 5 minutes. Si nécessaire, les cerfs étaient mis sous sédation à l'aide de chlorhydrate de kétamine (3,5 à 7,5 mg/kg) et de xylazine (1 à 3 mg/kg) (Oliveira-Santos et al. 2021).

Notre accès aux données collectées sur l'île Royale a été approuvé par le Service des parcs nationaux (autorisation : ISRO-2018-SCI-0026). Toutes les opérations de capture et de manipulation des animaux effectuées sur l'île Royale ont été menées conformément aux protocoles et réglementations applicables du Service des parcs nationaux et de la bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur. De septembre 2018 à septembre 2019, 19 loups ont été capturés dans les habitats côtiers et insulaires du bassin versant du lac Supérieur (Romanski et al. 2020). Les loups capturés ont été examinés par un vétérinaire spécialisé dans la faune sauvage, équipés de colliers GPS, puis transférés vers le parc national de l'île Royale où deux loups étaient déjà présents (Orning et al. 2020 ; Romanski et al. 2020). Cinq autres loups nés sur l'île ont été capturés à l'aide de pièges à mâchoires en mai 2021, selon les mêmes protocoles que ceux appliqués à Grand Portage. Des orignaux de l'île Royale ont été capturés en février 2019 et mars 2020 par tir de fléchettes depuis les airs, selon les mêmes protocoles que ceux appliqués à Grand Portage.

Nous avons utilisé les données de suivi GPS recueillies sur les individus capturés, depuis les premières captures en 2008 jusqu'au 31 décembre 2021. Les colliers GPS comprenaient des modèles adaptés à chaque espèce, fabriqués par Vectronic Aerospace (Berlin, Allemagne). La plupart des données des colliers ont été obtenues par satellite lorsque les colliers étaient actifs ; les données restantes ont été téléchargées à partir des colliers lors de leur récupération. Les intervalles minimaux de relocalisation des colliers des loups gris et des cerfs de Virginie étaient de 3,25 à 4,5h (en fonction de la durée de vie prévue des colliers), et ceux des colliers des orignaux étaient de 0,25 à 4h (en fonction de la période de l'année). Nous avons exclu les données de localisation recueillies dans les sept jours suivant la capture (y compris le transfert) ou la mortalité, afin de tenir compte des déplacements liés à la capture et, dans certains cas, de notre incapacité à déterminer les dates exactes de mortalité (Northrup et al. 2014).

Nous avons inclus toutes les données de colliers disponibles provenant de l'île Royale après les événements de translocation, car l'instabilité résultant des conflits intraspécifiques était de courte durée et des comportements territoriaux étaient observés entre les individus au sein de cette petite population (Hoy et al. 2019 ; Romanski et al. 2020).

Nous avons généré des rasters représentant la couverture végétale, l'exposition, la pente et la distance par rapport au lac Supérieur, aux routes (continent uniquement) et aux sentiers (île uniquement) à l'aide d'ArcGIS Pro (v3.0.3, Esri, Redlands, Californie, États-Unis). Nous

avons utilisé la carte de couverture végétale de l'Amérique du Nord à une résolution de 30 m de la Commission de coopération environnementale (CCRS et al. 2020). Pour nos analyses, nous avons regroupé l'agriculture et les prairies dans la catégorie des zones arbustives, car ces trois catégories étaient souvent confondues entre elles et représentaient moins de 2% de la couverture du sol. Nous avons déduit l'exposition et la pente à partir des modèles numériques d'élévation de l'United States Geological Survey (USGS) à une seconde d'arc (résolution d'environ 30 m) (USGS 2020). Nous avons utilisé l'outil de distance euclidienne pour calculer la distance la plus proche entre chaque cellule de 30 m et le lac Supérieur, telle que définie par le littoral numérique de l'Administration nationale océanique et atmosphérique (NOAA) (NOAA 2000), jusqu'aux routes délimitées par le Bureau du recensement des États-Unis ou le réseau routier de l'Ontario (USCB 2021 ; OMNRF 2022), ainsi qu'aux sentiers à l'aide d'une base de données du Service des parcs nationaux. La distance par rapport au lac Supérieur a été utilisée comme covariable dans nos modèles afin de prendre en compte l'utilisation des habitats riverains comme refuge face à la prédation dans les deux systèmes étudiés (Stephens et Peterson 1984 ; Wehr et al. 2024b), et les distances par rapport aux routes et aux sentiers ont été utilisées de manière similaire pour tenir compte d'un refuge ou d'un piège potentiel pour les prédateurs dans le contexte des effets de « bouclier humain » et des déplacements des loups (Berger 2007 ; Darlington et al. 2022).

Nous avons obtenu les données météorologiques à partir de l'outil « Climate Data Online » de la NOAA sous forme de moyenne quotidienne des données enregistrées par les stations météorologiques du comté de Cook, dans le Minnesota (États-Unis), entre 2008 et 2021 (NOAA 2024). Nous avons calculé la variation quotidienne moyenne des degrés-jours de croissance (AGDD) à partir des températures quotidiennes moyennes en appliquant une correction latitudinale (van Wijk et al. 2012). Dans notre zone d'étude, cela a donné lieu à un seuil de croissance des plantes d'environ 1°C.

Saisonnalité écologique

Nous avons déterminé la présence et le calendrier des états d'utilisation saisonnière de l'espace pour chaque population à l'aide d'analyses de regroupement dans R (v4.2.1) en utilisant les packages clusterSim et fpc (Basille et al. 2013 ; Hennig 2020 ; Walesiak et Dudek 2021 ; R Core Team 2025). Les analyses par grappes regroupent des points de données présentant des caractéristiques similaires et peuvent être appliquées à n'importe quel vecteur décrivant un objet d'étude (Frades et Matthiesen 2010). Nous avons mené ces analyses à partir de données couvrant l'ensemble de l'année et n'avons pas limité les grappes à des périodes spécifiques. Nous avons rééchantillonné les positions des colliers à des intervalles de relocalisation de 12 ± 2 h afin de réduire les biais résultant de la variation des intervalles de relocalisation entre les individus et selon les saisons, à l'aide du package amt (Signer et al. 2019).

Nous avons calculé la longueur de pas et l'angle de virage pour chaque position du collier GPS. La longueur de pas correspondait à la distance entre la position précédente et la position actuelle, et l'angle de virage était l'angle formé par les positions précédente, actuelle et suivante.

Nous avons extrait les valeurs des covariables du paysage pour chaque position, puis calculé la moyenne quotidienne de la population pour chaque covariable à partir de toutes les positions disponibles pour chaque jour ordinal, afin de générer des groupes au niveau de la population plutôt qu'au niveau individuel. Nous avons évalué la normalité des moyennes quotidiennes à l'aide de graphiques quantile-quantile et effectué des transformations par racine carrée ou par centrage et mise à l'échelle si nécessaire (Fox 2015 ; Kassambra 2023). Nous avons vérifié la multicolinéarité des moyennes quotidiennes des covariables du paysage à l'aide du coefficient de corrélation produit-moment de Pearson (r), considéré comme significatif lorsque $|r| \geq 0,70$ (Dormann et al. 2013). Ces étapes ont permis d'obtenir une matrice des moyennes quotidiennes d'utilisation de l'espace pour chaque population, composée des déplacements individuels et de l'utilisation de l'habitat (ci-après, « matrice d'utilisation quotidienne de l'espace »).

Nous avons utilisé les matrices d'utilisation quotidienne de l'espace pour mener nos analyses de regroupement. Nous avons d'abord généré des modèles d'identification heuristique des variables bruitées (HINoV) à l'aide du package clusterSim afin de déterminer les indicateurs d'utilisation de l'espace à inclure ou à exclure (Carmone et al. Jr 1999 ; Walesiak et Dudek 2021). Le processus HINoV évalue quelles variables contiennent peu d'informations sur le regroupement, afin de pouvoir les supprimer et réduire ainsi le risque d'obtenir des résultats trompeurs (Carmone Jr et al. 1999).

Nous avons utilisé une analyse de variance à un facteur pour identifier les variables dont les distributions différaient ($\alpha < 0,05$) et avons supprimé ces variables (Carmone Jr et al. 1999). Nous avons déterminé le nombre de grappes (k) à prendre en compte à l'aide de la méthode du « coude » (elbow) du package factoextra (Kassambra et Mundt 2020) et de la méthode de la silhouette via une programmation manuelle (de Amorim et Hennig 2015). Les méthodes « elbow » et « silhouette » permettent de déterminer visuellement la valeur de k (de Amorim et Hennig 2015 ; Kassambra et Mundt 2020).

Nous avons utilisé des analyses de regroupement par la méthode des k-moyennes pour déterminer l'affectation des jours à des grappes dans nos matrices d'utilisation quotidienne de l'espace. Notre processus par la méthode des k-moyennes a affecté chaque jour à une grappe en minimisant la distance quadratique moyenne entre le vecteur d'utilisation de l'espace de chaque jour et le centre des k grappes. Nous avons réalisé notre analyse de regroupement à l'aide du package *fpc* avec 5 000 réplifications bootstrap pour chacune des dix graines de nombres aléatoires pour la plage de valeurs de k (Hennig 2020). Afin d'améliorer la robustesse de l'inférence, si les clusters issus de l'une des dix graines s'avéraient instables selon l'indice de similarité de Jaccard ($\gamma < 0,75$), nous considérions que la formation de clusters n'était pas possible (Hennig 2007). Si les dix grappes étaient toutes stables, nous avons attribué les valeurs de grappe de la première graine à chaque jour et transposé les affectations quotidiennes aux grappes sous forme de mode d'une fenêtre glissante de 5 jours centrée sur chaque jour ordinal (Basille et al. 2013). Nous avons calculé les dates de transition entre les états d'utilisation saisonnière de l'espace (c'est-à-dire les grappes) comme étant la date moyenne entre huit jours consécutifs d'affectations de grappes se produisant dans une nouvelle catégorie, chronologiquement et en ordre chronologique inverse, arrondie au jour le plus proche. Nous avons utilisé cette approche pour pallier les biais de sélection résultant

des fenêtres glissantes et pour prendre en compte les attributions quotidiennes de clusters se produisant en dehors des états finaux d'utilisation de l'espace saisonniers attribués (Basille et al. 2013). À l'aide des dates attribuées et des matrices d'utilisation quotidienne de l'espace, nous avons appliqué des analyses en composantes principales afin d'identifier les différences entre les clusters (Frades et Matthiesen 2010).

Sélection des ressources

Afin d'évaluer de manière plus robuste l'occupation de l'espace au cours des états d'occupation saisonniers, nous avons utilisé l'estimation de densité par noyau autocorréléé pondérée (wAKDE) pour les fonctions de sélection des ressources pondérées (wRSF) afin de caractériser l'utilisation de l'habitat pour chaque population au sein de chaque état d'occupation saisonnier délimité par les analyses de regroupement (Alston et al. 2022). L'utilisation de la méthode wAKDE permet de prendre en compte l'autocorrélation spatiale et temporelle lors de l'estimation des domaines de vie, tandis que l'utilisation des wRSF permet de tenir compte de l'ajustement du modèle entre les individus pour générer des estimations au niveau de la population (Alston et al. 2022). Cette approche hiérarchique tient compte de la pseudo-réplication entre les individus et génère généralement des intervalles de confiance plus larges que d'autres RSF, ce qui produit des résultats plus robustes (Alston et al. 2022). À ce titre, nous nous sommes appuyés sur nos wRSF pour évaluer la sélection de l'habitat au sein des états d'occupation de l'espace plutôt que sur les chargements des analyses en composantes principales estimés dans le cadre des analyses par grappes.

Nous avons normalisé les intervalles de relocalisation entre les populations et les saisons en rééchantillonnant les données des colliers des originaux à des intervalles de 4 heures à l'aide du package *padr* (Theon 2022). Nous avons utilisé des intervalles de relocalisation plus courts que pour nos analyses de grappes, car l'approche hiérarchique permettait d'obtenir une résolution accrue sans induire de biais (Alston et al. 2022). Nous avons segmenté les données de localisation par population, individu, état d'utilisation de l'espace saisonnier et année, ce qui a donné lieu à des états d'utilisation de l'espace individuels comme unités d'échantillonnage. Si un individu était suivi dans le même état d'utilisation de l'espace saisonnier sur plusieurs années, nous avons considéré ces états d'utilisation de l'espace individuels séparément afin de maximiser la taille de notre échantillon et de tenir compte de la variabilité interannuelle. Nous avons exclu les données de localisation collectées moins de deux semaines avant ou après une date de transition afin de tenir compte des affectations quotidiennes à des grappes se produisant en dehors des états d'utilisation de l'espace saisonniers attribués (Basille et al. 2013). Nous avons exclu les états d'utilisation de l'espace individuels comportant moins de 50 localisations, ce qui correspond approximativement au temps de surveillance nécessaire aux loups gris pour traverser plusieurs fois leur domaine vital, déterminé visuellement à l'aide de variogrammes du package *ctmm* (Fleming et Calabrese 2023).

Pour chaque état d'occupation de l'espace par individu, nous avons généré deux distributions d'utilisation WAKDE (UD ; 50% et 95%) à l'aide du package *ctmm* (Alston et al. 2022 ; Fleming et Calabrese 2023). Nous avons ajusté des modèles RSF intégrés avec des poids corrigés de l'autocorrélation (c'est-à-dire des WRSF) afin d'estimer la vraisemblance logarithmique de l'utilisation sous la forme d'un processus de points de Poisson continu pour

chaque état d'utilisation de l'espace par individu aux niveaux du cœur de l'aire de vie (UD à 50%) et de l'aire de vie complète (UD à 95%) (Alston et al. 2022 ; Fleming et Calabrese 2023).

Nous avons utilisé des variables paysagères (à savoir la couverture du sol [avec les eaux libres comme catégorie de référence], l'exposition [transformée par cosinus pour représenter l'orientation nord], la pente, la distance au lac Supérieur, les routes [sur le continent uniquement] et les sentiers [sur les îles uniquement]) comme prédicteurs, sans interactions. Les eaux libres ont été utilisées comme catégorie de référence car leur utilisation limitée par toutes les espèces, toutes saisons confondues, assurait une stabilité entre les états d'occupation de l'espace par les individus. Pour estimer les modèles au niveau de la population, nous avons pondéré les paramètres de sélection des ressources de chaque état d'occupation de l'espace par individu en fonction de leur critère d'information d'Akaike pour les petits échantillons, puis nous avons calculé la moyenne arithmétique des paramètres issus de tous les modèles d'état d'occupation de l'espace pour une population donnée (Alston et al. 2022 ; Fleming et Calabrese 2023). Cette approche est similaire à celles utilisées dans les méta-analyses et tient compte de l'importance des pentes spécifiques à chaque individu (Viechtbauer 2010 ; Muff et al. 2020 ; Gill et al. 2023). Nous avons considéré les variables continues comme statistiquement significatives si les intervalles de confiance à 95 % ne chevauchaient pas zéro.

RESULTATS

Nous avons analysé cinq populations : les loups gris du continent (35 670 positions GPS au total), les loups des îles (32 044 positions), les orignaux du continent (2 179 502 positions), les orignaux des îles (959 498 positions) et les cerfs à queue blanche du continent (139 634 positions). Parmi les 45 loups du continent (26 femelles [58%] ; médiane = 623 localisations par individu, intervalle = 7 à 2 721 localisations par individu), six se sont dispersés hors de la zone d'étude et ont été exclus des analyses. Parmi les 24 loups des îles (10 femelles [42%] ; médiane = 1 415, intervalle = 29 à 3 137), un loup s'est dispersé vers le continent en dehors de la zone d'étude et n'a pas été pris en compte dans l'analyse. Les 135 orignaux du continent (99 femelles [73%] : médiane = 2 541, intervalle = 6 à 16 042) et les 44 orignaux des îles (38 femelles [86%] : médiane = 15 545, intervalle = 516 à 50 058) sont tous restés dans la zone d'étude. Deux des 74 cerfs (52 femelles [70%] ; médiane = 1 363 ; intervalle = 6-8 497) se sont éloignés de la zone d'étude et ont été exclus des analyses.

Les trois populations continentales ont formé des groupes d'états d'occupation de l'espace saisonniers stables (Fig. 2), **contrairement** aux loups gris et aux orignaux des îles. Les loups continentaux ont présenté des groupes d'états d'occupation de l'espace saisonniers pendant l'été (du 10 avril au 7 novembre) et l'hiver (du 8 novembre au 9 avril) ; les deux premières composantes principales ont expliqué 30,6% de la variation entre les saisons (Fig. 3 ; Tableau 1). Les orignaux du continent ont formé deux groupes d'utilisation de l'espace, donnant lieu à quatre états d'utilisation saisonnière de l'espace : l'été (du 7 mai au 17 octobre), l'hiver (du 18 octobre au 10 mars), la transition printanière (du 11 mars au 13 avril) et la transition pré-parturition (du 14 avril au 6 mai) ; les deux premières composantes principales représentaient 36,4% de la variation. Les cerfs de Virginie du continent présentaient des états d'occupation de l'espace saisonniers d'été (24 avril-18 novembre) et d'hiver (19 novembre-23 avril) ; les deux premières composantes principales expliquaient 41,2% de la variation entre les groupes.

Les transitions de l'hiver au printemps ou à l'été pour les populations continentales coïncidaient avec la migration et la mise bas des cerfs à queue blanche (Fig. 2), ainsi qu'avec le verdissement et la fonte des neiges — l' Δ GDD et la profondeur de neige présentaient une corrélation négative ($t = -33,33$, $p < 0,01$). La transition du loup gris de l'été à l'hiver s'est produite 20 jours après celle de l'orignal et 12 jours avant celle du cerf. La transition du loup de l'hiver vers l'été s'est produite 14 jours avant celle du cerf. En raison des deux saisons de transition supplémentaires au printemps, les transitions de l'orignal de l'hiver vers l'été étaient décalées par rapport à celles des loups et des cerfs, mais englobaient les transitions saisonnières de ces derniers. Les transitions des cerfs entre les saisons se produisaient vers la fin de leurs migrations saisonnières.

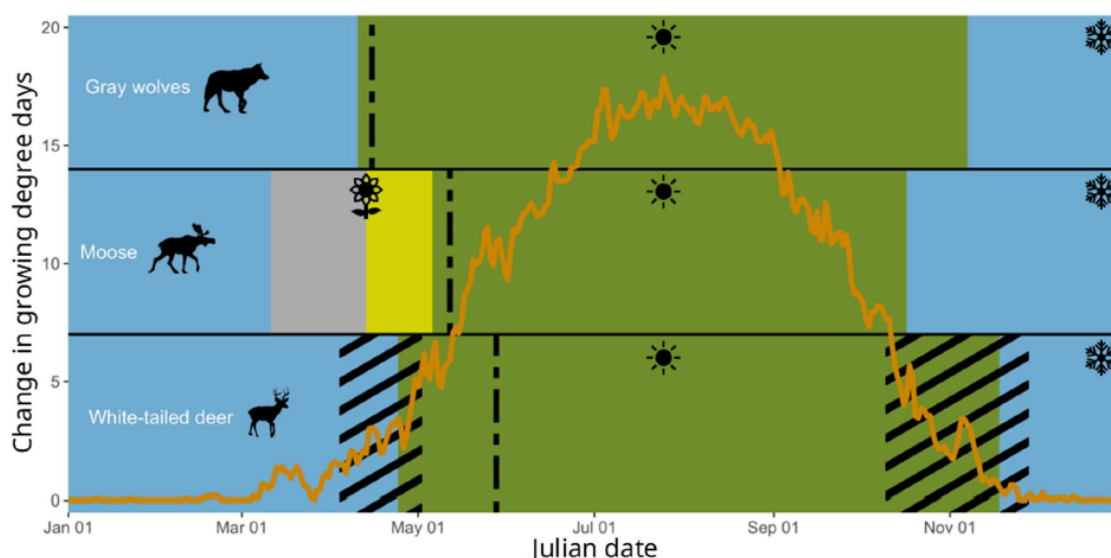


Fig. 2. Évolution saisonnière des états d'occupation de l'espace chez les loups gris (*Canis lupus*), les orignaux (*Alces alces*) et les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis), 2010-2021. La ligne orange représente le débourrement, exprimé en variation quotidienne moyenne des degrés-jours de croissance (AGDD). Les états d'occupation saisonnière de l'espace sont l'hiver (bleu, flocon de neige), l'été (vert, soleil), la transition printanière (gris, fleur) et la transition pré-parturition (jaune, fleur). Les lignes pointillées noires représentent les dates médianes annuelles de mise bas pour chaque espèce ; les lignes diagonales noires représentent les périodes de migration printanière et automnale des cerfs. Les états d'occupation de l'espace saisonniers ne sont pas indiqués pour les loups et les orignaux de l'île Royale, dans le parc national de l'île Royale, dans le Michigan, aux États-Unis, entre 2018 et 2021, car ces états ne variaient pas au fil des saisons.

Les états d'occupation de l'espace sur le continent se caractérisaient par une sélection des ressources spécifique à chaque espèce et à chaque saison. Les loups gris du continent (40 « étés-loups », 35 « hivers-loups ») privilégiaient les zones humides, les zones arbustives et les forêts de feuillus en été, et les versants exposés au sud en hiver, au niveau de leur domaine vital (Fig. 4). Les variables du paysage ne permettaient pas de prédire la sélection des ressources dans les aires de répartition centrales, et les longueurs de pas ne variaient pas entre les différents états d'occupation de l'espace. Les orignaux du continent (263 « orignaux-étés », 228 « orignaux-hivers ») ; les changements observés au printemps et avant la mise-bas n'ont pas été analysés en raison du nombre insuffisant de localisations disponibles pour l'analyse) privilégiaient les pentes plus douces dans leurs aires de répartition centrales tout au long de l'année ainsi que dans leurs aires de répartition estivales. Au sein de leurs aires de répartition hivernales principales, les orignaux du continent privilégiaient les zones arbustives, les emplacements plus proches des routes, plus éloignés du lac Supérieur et les pentes exposées

au sud, et présentaient des longueurs de pas plus courtes. Les cerfs de Virginie du continent (90 cerfs-étés, 100 cerfs-hivers) privilégiaient les zones arbustives dans leurs aires de répartition principales estivales et les forêts de feuillus dans leurs aires de répartition hivernales ; les cerfs privilégiaient les pentes plus raides dans leurs aires de répartition hivernales et présentaient des longueurs de pas plus courtes. Les variables du paysage ne permettaient pas de prédire la sélection des ressources par les cerfs dans leurs aires de répartition hivernales principales.

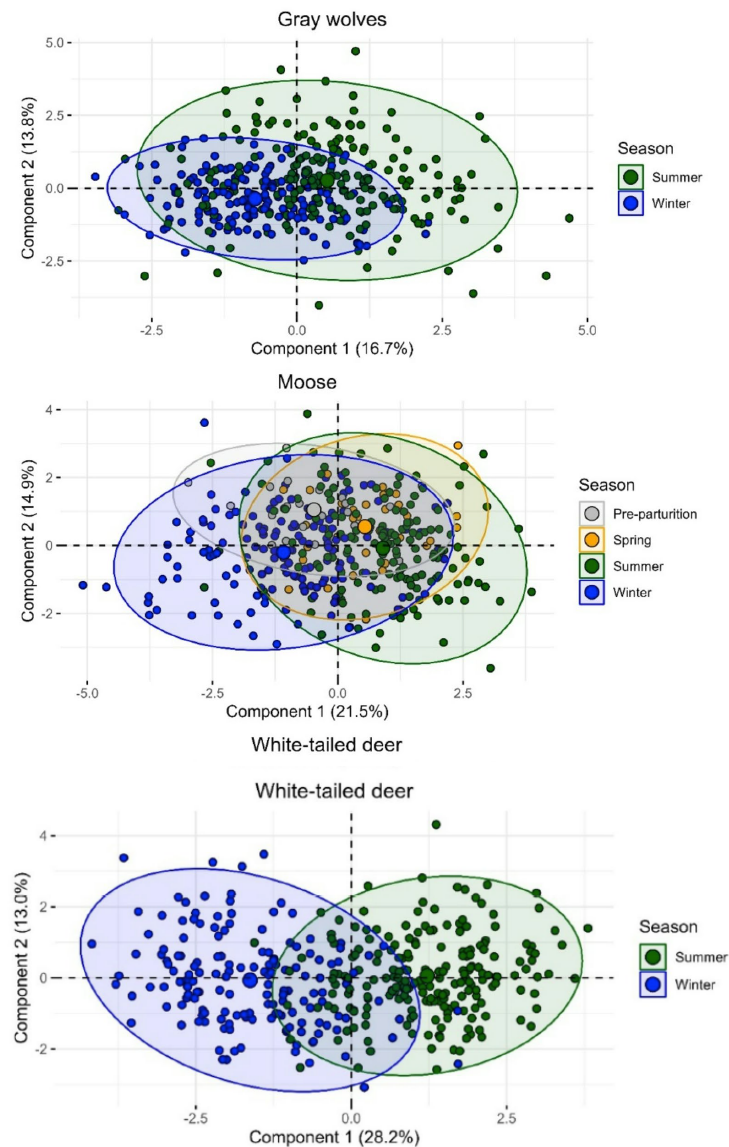


Fig. 3. Représentation bidimensionnelle de la variation quotidienne de l'occupation de l'espace selon les états saisonniers d'occupation de l'espace chez les loups gris (*Canis lupus*), les orignaux (*Alces alces*) et les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) vivant sur la Réserve Indienne de Grand Portage, dans le Minnesota, et à proximité de celle-ci, aux États-Unis. 2010-2021. Les points représentent l'utilisation de l'espace au niveau de la population pour chaque date ordonnée, et les polygones ombrés représentent l'utilisation de l'espace au niveau de la population pour toutes les dates ordonnées composant un état d'utilisation de l'espace. Les pourcentages de variation des composantes décrits sont indiqués entre parenthèses. Les charges des composantes sont présentées dans le Tableau 1. Les variations saisonnières de l'utilisation de l'espace ne sont pas fournies pour les loups et les orignaux de l'île Royale, dans le parc national de l'île Royale, dans le Michigan (États-Unis), pour la période 2018-2021, car les états d'utilisation de l'espace ne variaient pas selon les saisons

Les loups gris et les orignaux **des îles** ne formaient pas de groupes stables d'états d'occupation de l'espace selon les saisons, ce qui indique que l'occupation de l'espace ne variait pas de manière saisonnière au sein de ces populations. Les loups des îles (27 années-loup) ne privilégiaient aucune ressource spécifique au niveau de leur aire de répartition, mais privilégiaient les pentes exposées au sud et les forêts de conifères, tout en évitant les forêts de feuillus au sein de leurs aires de répartition principales (Fig. 4). Les orignaux de l'île (86 années-orignal) privilégiaient les pentes exposées au sud, les zones arbustives et les forêts de conifères, tout en évitant les zones humides et les forêts mixtes au niveau de leur domaine vital. Au sein de leurs aires de répartition principales, les orignaux de l'île privilégiaient les pentes exposées au sud et évitaient les forêts de feuillus.

Tableau 1 : Coefficients de charge issus de l'analyse en composantes principales décrivant la variation de l'utilisation quotidienne de l'espace selon les états d'utilisation saisonniers chez les loups gris (*Canis lupus*), les orignaux (*Alces alces*) et les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) vivant sur la réserve indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis), entre 2010 et 2021. Les coefficients de charge représentent la direction et l'intensité de l'influence d'une covariable sur les états d'occupation de l'espace dans deux dimensions (composante 1, composante 2). Les différences entre les états d'occupation saisonniers de l'espace ont été le mieux décrites par les composantes 1 et 2 combinées pour les loups, et par la composante 1 seule pour les orignaux ou les cerfs (Fig. 3)

Covariate	Gray wolves		Moose		White-tailed deer	
	Component 1 (16.7%)	Component 2 (13.8%)	Component 1 (21.5%)	Component 2 (14.9%)	Component 1 (28.2%)	Component 2 (13.0%)
Step-length	0.143	0.160	0.304	0.348	0.452	-
Turning angle	-	-	-0.287	-0.131	-	-0.254
Aspect	0.400	0.317	0.276	-0.136	0.298	-
Slope	-0.508	-	-0.361	0.432	-0.116	-0.410
Distance to Lake Superior	0.226	0.462	-0.140	-0.516	0.493	-
Distance to roads	-	-	0.304	-0.275	0.251	-0.425
Coniferous forest	-0.366	-0.248	0.236	0.385	-0.468	0.125
Deciduous forest	0.231	-0.424	-	0.211	0.321	0.224
Mixed forest	-0.326	0.587	-0.243	-	-	-0.571
Shrubland	0.108	-	-0.428	-0.192	0.226	-
Wetland	0.441	-0.212	0.457	0.285	-	0.414

DISCUSSION

Conformément au concept de **saisonnalité écologique** et à notre prédiction correspondante, les loups gris ont modifié leur utilisation de l'espace de manière saisonnière sur le continent, où leurs proies principales étaient migratrices (à savoir le cerf de Virginie), mais pas sur l'île, où leurs proies principales étaient non migratrices (c'est-à-dire l'orignal).

Des études antérieures avaient mis en évidence des réactions similaires chez les loups gris face à des proies migratrices ou non migratrices, mais n'avaient pas établi de comparaison avec des zones voisines où les proies adoptaient d'autres stratégies de déplacement (Walton et al. 2001 ; Anderson 2014 ; Roffler et al. 2018). **L'adaptation des prédateurs à la migration de leurs proies s'observe chez de nombreux taxons.** Les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) ont montré des changements dans leur utilisation de l'espace lors de la poursuite de plusieurs espèces de proies migratrices (Trinkel et al. 2004), et les déplacements de l'ours grizzli (*Ursus arctos*) coïncidaient avec les migrations du saumon (*Oncorhynchus* spp.) (Glenn et Miller 1980). **Cependant**, les réactions de ces deux espèces n'ont pas été testées dans des systèmes comportant des proies non migratrices.

À l'instar de la réaction du loup gris à l'utilisation de l'espace par ses proies, nous avons constaté que les loups du continent et des îles choisissaient des habitats également privilégiés

par leurs proies. En été, les loups du continent privilégiaient les zones humides, les zones arbustives et les forêts de feuillus — habitats également choisis par l'orignal et le cerf de Virginie pour leur recherche de nourriture (Tremblay et al. 2005 ; Street et al., 2016) — et les versants exposés au sud en hiver — qui offrent un meilleur fourrage hivernal et sont généralement plus chauds avec des niveaux de neige réduits (Pearson et al., 1995 ; Zweifel-Schielly et al., 2009).

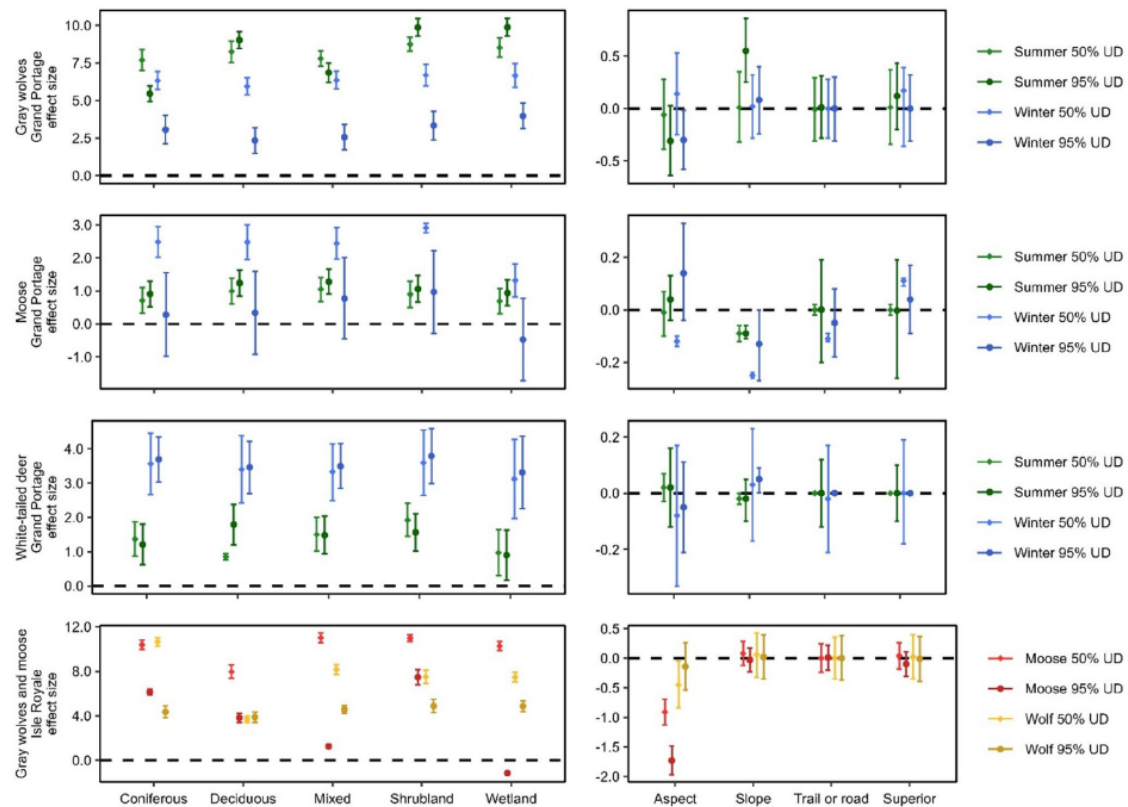


Fig. 4. Moyenne de l'effet avec intervalles de confiance à 95% pour les variables prédictives utilisées dans les fonctions de sélection des ressources pondérées pour les loups gris (*Canis lupus*), les orignaux (*Alces alces*) et les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) du continent, sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota, aux États-Unis, de 2010 à 2021, ainsi que pour les loups et les orignaux de l'île Royale, dans le parc national de l'Île Royale, dans le Michigan, aux États-Unis, de 2018 à 2021. La colonne du panneau de gauche représente la couverture du sol en tant que variable catégorielle, les eaux libres constituant la catégorie de référence. La colonne du panneau de droite représente les variables prédictives continues suivantes : l'exposition (les valeurs négatives correspondent au sud), la pente, la distance par rapport à la route la plus proche (continent uniquement) ou au sentier le plus proche (île uniquement), et la distance par rapport au lac Supérieur. Les variables prédictives continues ont été considérées comme significatives si leurs intervalles de confiance ne chevauchaient pas zéro. Les trois premières lignes du panneau illustrent la sélection saisonnière, tandis que la dernière ligne du panneau illustre la sélection annuelle

Les loups de l'île ne montraient pas de préférence en matière de ressources au sein de leurs domaines vitaux, ce qui reflète une utilisation similaire de l'espace disponible ; ils privilégiaient toutefois les versants exposés au sud et les forêts de conifères au sein de leurs domaines vitaux centraux, habitats offrant un meilleur fourrage pour les orignaux tout au long de l'année (Stephens et Peterson 1984 ; Zweifel-Schielly et al. 2009). Notre analyse ne porte toutefois pas sur la qualité des habitats en termes de succès ou de risque de prédation (Sih 1998 ; Hebblewhite et al. 2005).

Nous avons constaté des **résultats mitigés** concernant notre hypothèse selon laquelle la mise bas influencerait l'utilisation de l'espace chez les loups gris. **Les loups du continent ont modifié leur mode d'utilisation de l'espace immédiatement avant la mise-bas, contrairement aux loups des îles.** Les loups du continent ont conservé des schémas d'utilisation de l'espace similaires pendant plus de 6 mois après la mise-bas et n'ont pas présenté de contraintes de déplacement pendant la période de mise-bas. Ailleurs, les loups ont modifié leur utilisation de l'espace et des ressources à plusieurs reprises pendant les périodes de mise-bas et de rassemblement, en réduisant leurs déplacements et en choisissant des pentes plus douces (Ciucci et Mech 1992 ; Basille et al. 2013 ; Benson et al. 2015). **Contrairement** à ces études, nous avons utilisé des saisons définies par les animaux avec des seuils plus longs (c'est-à-dire des seuils de transition saisonnière de 8 jours, supérieurs aux fenêtres de déplacement de 5 jours).

Confirmant nos prédictions, les orignaux du continent, mais pas ceux de l'île, ont présenté une variation saisonnière dans l'utilisation de l'espace, ce qui suggère que l'utilisation de l'espace modifiée par la migration s'étend à d'autres espèces du même niveau trophique. À l'appui de notre interprétation, les cerfs, les orignaux et les castors constituent les proies principales des loups dans nos systèmes d'étude (Chenaux-Ibrahim 2015 ; Sovie et al. 2023), et bien que la disponibilité des castors diminue en hiver en raison du gel saisonnier (Latham et al. 2013), nous n'avons pas observé de changements saisonniers dans l'utilisation de l'espace chez les populations insulaires en l'absence de cerfs. **De plus, les loups présentaient un chevauchement spatial plus important avec les orignaux en été, après la migration printanière des cerfs (Wehr et al. 2024b), et la prédation des loups sur les orignaux et les cerfs correspondait à leur disponibilité** (Barber-Meyer et Mech 2016).

L'utilisation de l'espace par les orignaux et les cerfs de Virginie semblait refléter les besoins saisonniers spécifiques à chaque espèce en matière de nourriture et de couvert. Les **orignaux du continent** privilégiaient **en été** les pentes plus douces proches de l'eau, nécessaires pour le refuge thermique, les zones de fuite et le ravitaillement (Stephens et Peterson 1984 ; McCann et al. 2016 ; Street et al. 2016), et **en hiver**, les zones arbustives et les abords des routes, comme cela a été observé ailleurs (Ball et Dahlgren 2002 ; Street et al. 2016). Les **cerfs** privilégient les zones arbustives et les forêts de feuillus **en été**, ainsi que les pentes plus raides **en hiver**, propices à l'alimentation et à la mobilité (Pearson et al. 1995 ; Tremblay et al. 2005 ; Zweifel-Schielly et al. 2009). Bien qu'inchangée d'une saison à l'autre, la sélection des ressources par les orignaux insulaires peut également s'expliquer par les besoins en fourrage et en abri. L'abrutissement des orignaux insulaires diffère de celui des orignaux continentaux en raison d'un surpâturage historique (Krefting 1974 ; Petz Giguere et al. 2024). Contrairement aux orignaux continentaux, les orignaux insulaires privilégient les forêts de conifères et évitent les zones humides et les forêts de feuillus, ce qui pourrait pourtant sembler logique (Stephens et Peterson 1984 ; Petz Giguere et al. 2024). Une disponibilité réduite en fourrage pourrait inciter les orignaux à privilégier les conifères, car ceux-ci leur offrent un abri, une plus grande mobilité et un fourrage moins apprécié pendant l'hiver (Balsom et al. 1996).

Au-delà de nos prévisions, nos résultats pourraient apporter un éclairage supplémentaire sur la saisonnalité écologique et la compétition apparente entre les orignaux et les cerfs de Virginie. **À l'instar des loups gris, les orignaux du continent ont modifié leurs schémas**

d'occupation de l'espace parallèlement à la migration des cerfs de Virginie. Ce changement pourrait s'expliquer par le fait que l'occupation de l'espace par les proies est influencée par la dynamique des communautés prédateurs-proies via la compétition apparente, comme cela a déjà été observé dans les systèmes orignal-cerf (Holt 1977 ; Forbes et Theberge 1996 ; Barber-Meyer et Mech 2016). **À l'appui de cette conclusion, les loups du continent ont accru leur chevauchement spatial avec les orignaux pendant l'été, lorsque les cerfs étaient moins abondants après la migration printanière** (Wehr et al. 2024b), ce qui pourrait entraîner une réponse spatiale de la part des orignaux, comme cela a été suggéré pour les orignaux coexistant avec des caribous migrateurs (Anderson 2014).

Cette hypothèse mérite d'être approfondie, car nous n'avons pas pu trouver d'exemples documentés de concurrence apparente induite par la migration modifiant l'utilisation de l'espace. Satterfield et al. (2020) ont émis l'hypothèse que l'arrivée saisonnière d'insectes migrants pourrait modifier le comportement des insectes sédentaires lorsque les prédateurs se tournent vers la consommation des espèces migratrices abondantes, mais n'ont fourni aucun exemple. D'autres scénarios viennent étayer cette possibilité ; par exemple, le risque de prédation des orignaux était plus élevé en hiver, lorsque les caribous migraient vers des altitudes plus élevées (Seip 1992), mais aucune réaction au niveau de l'utilisation de l'espace n'a été signalée. L'absence de changements dans l'utilisation de l'espace par les orignaux dans notre système insulaire corrobore également l'hypothèse d'une concurrence apparente induite par la migration. **Cependant**, l'absence de changements dans l'utilisation de l'espace par les orignaux pourrait résulter d'une dynamique prédateur-proie plus simple, car les orignaux insulaires ne subissent pas la pression de prédation sur les nouveau-nés exercée par les ours noirs, les coyotes (*Canis latrans*) ou les lynx roux (*Lynx rufus*) (Sih 1998 ; Kautz et al. 2019 ; Wehr et al. 2023) ou du fait que la forte densité des orignaux insulaires accroît la concurrence intraspécifique pour les ressources par rapport aux orignaux du continent (Messier 1994 ; Romanski et al. 2020).

En résumé, nous avons observé des différences dans les modes d'occupation saisonnière de l'espace entre les populations de prédateurs et de proies vivant dans des écosystèmes présentant des communautés de mammifères différentes mais des caractéristiques par ailleurs similaires. **Les loups gris et les orignaux du continent ont montré des modifications saisonnières de leur occupation de l'espace concomitantes à la migration du cerf de Virginie, tandis que les loups et les orignaux insulaires, allopatriques par rapport aux cerfs, n'en ont pas présenté.** Nos résultats suggèrent une **adaptation plastique** aux dynamiques communautaires spécifiques à chaque site à tous les niveaux trophiques (Roffler et al. 2021), ce qui vient étayer le concept de **saisonnalité écologique** (Basilie et al. 2013). Nos analyses de la saisonnalité écologique se sont limitées à l'utilisation de l'espace ; de futures études pourraient prendre en compte des comportements, tels que la recherche d'un partenaire ou le régime alimentaire, afin d'affiner les estimations temporelles des saisons écologiques. Nos résultats corroborent également plusieurs aspects de la théorie prédateur-proie, notamment **l'hypothèse des proies alternatives** (Lack 1954). **De plus**, nous avons observé une réponse intragilde de l'orignal à la migration des cerfs, ce qui pourrait suggérer une concurrence apparente entre ces espèces (Holt 1977 ; Barber-Meyer et Mech 2016) et justifie des études auprès d'autres taxons.

References

- Alston JM, Fleming CH, Kays R, Streicher JP, Downs CT, Ramesh T, Calabrese JM (2022) Mitigating pseudoreplication and bias in resource selection functions with autocorrelation-informed weighting. *Methods Ecol Evol* 14:643–654
- Anderson MS (2014) The role of human altered landscapes and predators in the spatial overlap between moose, wolves, and endangered caribou. Thesis, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada
- Ball JP, Dahlgren J (2002) Browsing damage on pine (*Pinus sylvestris* and *P. contorta*) by a migrating moose (*Alces alces*) population in winter: relation to habitat composition and road barriers. *Scand J For Res* 17:427–435
- Balsom S, Ballard WB, Whitlaw HA (1996) Mature coniferous forest as critical moose habitat. *Alces* 32:131–140
- Barber-Meyer SM, Mech LD (2016) White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) subsidize gray wolves (*Canis lupus*) during a moose (*Alces americanus*) decline: a case of apparent competition? *Can Field Naturalist* 130:308–314
- Basille M, Fortin D, Dussault C, Ouellet JP, Courtois R (2013) Ecologically based definition of seasons clarifies predator–prey interactions. *Ecography* 36:220–229
- Benson JF, Mills KJ, Patterson BR (2015) Resource selection by wolves at dens and rendezvous sites in Algonquin park, Canada. *Biol Conserv* 182:223–232
- Berger J (2007) Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biol Lett* 3:620–623
- Brown JS, Laundré JW, Gurung M (1999) The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J Mammal* 80:385–399
- Carmone FJ Jr, Kara A, Maxwell S (1999) HINoV: a new model to improve market segment definition by identifying noisy variables. *J Mark Res* 36:501–509
- CCRS CCMEQ, NRCan CONABIO, INEGI CONAFOR, USGS (2020) 2015 land cover of North America at 30 meters. Canada Centre for Remote Sensing, Ottawa, Ontario, Canada
- Chenaux-Ibrahim Y (2015) Seasonal diet composition of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota determined by scat analysis. Thesis, University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota, USA
- Ciucci P, Mech LD (1992) Selection of wolf dens in relation to winter territories in northeastern Minnesota. *J Mammal* 73:899–905
- Corkeron PJ, Connor RC (1999) Why do baleen whales migrate? *Mar Mamm Sci* 15:1228–1245
- Darlington S, Ladle A, Burton AC, Volpe JP, Fisher JY (2022) Cumulative effects of human footprint, natural features and predation risk best predict seasonal resource selection by white-tailed deer. *Sci Rep* 12:1072
- de Amorim RC, Hennig C (2015) Recovering the number of clusters in data sets with noise features using feature rescaling factors. *Inf Sci* 324:126–145
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitao PJ (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:27–46
- Fleming CH, Calabrese JM (2023) ctmm: continuous-time movement modeling. R package version 1.2.0

- Forbes G, Theberge J (1996) Response by wolves to prey variation in central Ontario. *Can J Zool* 74:1511–1520
- Fox J (2015) Applied regression analysis and generalized linear models. Sage, Thousand Oaks, California, USA
- Frades I, Matthiesen R (2010) Overview on techniques in cluster analysis. In: Matthiesen R (ed) Bioinformatics methods in clinical research. Humana, New York, New York, USA, pp 81–107
- Furey NB, Armstrong JB, Beauchamp DA, Hinch SG (2018) Migratory coupling between predators and prey. *Nat Ecol Evol* 2:1846–1853
- Gilbert JH, David P, Price MW, Oren J (2022) Ojibwe perspectives toward proper wolf stewardship and Wisconsin's February 2021 wolf hunting season. *Front Ecol Evol* 10:782840
- Gill R, Serrouya R, Calvert AM, Ford A, Steenweg R, Noonan MJ (2023) Movement ecology of endangered caribou during a COVID-19 mediated pause in winter recreation. *Anim Conserv* 27:350–363
- Glenn LP, Miller LH (1980) Seasonal movements of an Alaska Peninsula brown bear population. *International Conference on Bear Research and Management* 4:307–312
- Hebblewhite M, Merrill EH, McDonald TL (2005) Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf–elk predator–prey system. *Oikos* 111:101–111
- Hennig C (2007) Cluster-wise assessment of cluster stability. *Comput Stat Data Anal* 52:258–271
- Hennig C (2020) fpc: flexible procedures for clustering. R package version 2.2-9
- Holt RD (1977) Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor Popul Biol* 12:197–229
- Hoy SR, Peterson RO, Vucetich JA (2019) Ecological studies of wolves on Isle Royale, 2018–2019. Technical Report, Michigan Technological University, Houghton, Michigan, USA
- Ienello L, Moore S, Isaac EJ, Thompson R, Guedes AGP, Wolf TM (2025) Physiologic outcomes after thiafentanil and xylazine immobilization in free-ranging moose (*Alces alces*). *J Wildl Dis* 61:247–252
- Kassambara A (2023) ggpubr: 'ggplot2' based publication ready plots. R package version 0.6.0
- Kassambara A, Mundt F (2020) factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kautz TM, Belant JL, Beyer DE Jr, Strickland BK, Petroelje TR, Sollmann R (2019) Predator densities and white-tailed deer fawn survival. *J Wildl Manage* 83:1261–1270
- Krefting LW (1974) The ecology of the Isle Royale moose with special reference to the habitat. University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota, USA
- Lack D (1954) Cyclic mortality. *J Wildl Manage* 18:25–37
- Latham ADM, Latham MC, Knopff KH, Hebblewhite M, Boutin S (2013) Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. *Ecography* 36:1276–1290
- Mayor SJ, Schneider DC, Schaefer JA, Mahoney SP (2009) Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* 16:238–247
- McCann NP, Moen RA, Windels SK, Harris TR (2016) Bed sites as thermal refuges for a cold-adapted ungulate in summer. *Wildl Biology* 22:228–237
- Messier F (1994) Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75:478–488
- Mitchell WA, Lima SL (2002) Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos* 99:249–259
- Moore SA, Wolf TM, Severud WJ, Isaac EJ, Chenaux-Ibrahim YM (2024) Spring black bear harvest and predation pressure on moose calves in a multi-predator system. *J Wildl Manage* 88:e22618
- Moorhouse-Gann RJ, Kean EF, Parry G, Valladares S, Chadwick EA (2020) Dietary complexity and hidden costs of prey switching in a generalist top predator. *Ecol Evol* 10:6395–6408
- Muff S, Signer J, Fieberg J (2020) Accounting for individual-specific variation in habitat-selection studies: efficient estimation of mixed-effects models using Bayesian or frequentist computation. *J Anim Ecol* 89:80–92
- NOAA (2024) Climate Data Online (CDO). National Oceanic and Atmospheric Administration, Asheville, North Carolina, USA
- NOAA (2000) NOAA medium resolution shoreline. National Oceanic and Atmospheric Administration, Washington, D.C., United States
- Northrup JM, Anderson CR Jr, Wittemyer G (2014) Effects of helicopter capture and handling on movement behavior of mule deer. *J Wildl Manage* 78:731–738
- O'Brien O, Allen S, Krützen M, Connor R (2020) Alliance-specific habitat selection by male Indo-Pacific bottlenose dolphins in Shark Bay, Western Australia. *Anim Behav* 164:39–49
- Oliveira-Santos LGR, Moore SA, Severud WJ, Forester JD, Isaac EJ, Chenaux-Ibrahim Y, Garwood T, Escobar LE, Wolf TM (2021) Spatial compartmentalization: a nonlethal predator mechanism to reduce parasite transmission between prey species. *Sci Adv* 7:eabj5944
- OMNRF (2022) Ontario Road Network (ORN) segment with address. Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Peterborough, Ontario, Canada
- Orning EK, Romanski MC, Moore SA, Chenaux-Ibrahim Y, Hart J, Belant JL (2020) Emigration and first-year movements of initial wolf translocations to Isle Royale. *Northeastern Naturalist* 27:701–708
- Pearson SM, Turner MG, Wallace LL, Romme WH (1995) Winter habitat use by large ungulates following fire in northern Yellowstone National Park. *Ecol Appl* 5:744–755
- Petz Giguere MT, Severud WJ, Teager K, Wolf TM, Moore SA (2024) Twig production patterns among moose forage species and implications for forest management. *Alces* 60:75–108
- R Core Team (2025) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Roffler GH, Gregovich DP (2018) Wolf space use during denning season on Prince of Wales Island, Alaska. *Wildlife Biology* 2018:wlb.00468
- Roffler GH, Gregovich DP, Larson KR (2018) Resource selection by coastal wolves reveals the seasonal importance of seral forest and suitable prey habitat. *For Ecol Manag* 409:190–201
- Roffler GH, Allen JM, Massey A, Levi T (2021) Metabarcoding of fecal DNA shows dietary diversification in wolves substitutes for ungulates in an island archipelago. *Ecosphere* 12:e03297
- Romanski MC, Orning EK, Kellner KF, Beyer DE Jr, Brzeski KE, Hart J, Lonsway DH Jr, McLaren AAD, Moore SA, Patterson BR et al (2020) Wolves and the Isle Royale environment: restoring an island ecosystem, 2018–2020. Technical Report, National Park Service, Isle Royale National Park, Michigan, USA
- Satterfield DA, Sillett TS, Chapman JW, Altizer S, Marra PP (2020) Seasonal insect migrations: massive, influential, and overlooked. *Front Ecol Environ* 18:335–344
- Schooler SL, Finnegan SP, Fowler NL, Kellner KF, Lutto AL, Parchizadeh J, van den Bosch M, Zubiria Perez A, Masinde LM, Mwampeta SB et al (2022) Factors influencing lion movements and habitat use in the western Serengeti ecosystem. *Tanzan Sci Rep* 12:18890
- Seip DR (1992) Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can J Zool* 70:1494–1503

- Signer J, Fieberg J, Avgar T (2019) Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecol Evol* 9:880–890
- Sih A (1998) Game theory and predator–prey response races. In: Dugatkin L, Reeve H (eds) *Game theory and animal behavior*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, pp 221–238
- Sinclair EH, Zeppelin TK (2002) Seasonal and spatial differences in diet in the western stock of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *J Mammal* 83:973–990
- Smereka CA, Frame PF, Edwards MA, Frame DD, Slater OM, Derocker AE (2020) Seasonal habitat selection of cougars *Puma concolor* by sex and reproductive state in west-central Alberta, Canada. *Wildlife Biology* 2020:wlb.00735
- Sovie AR, Romanski MC, Orning EK, Marneweck DG, Nichols R, Moore SA, Belant JL (2023) Temporal variation in translocated Isle Royale wolf diet. *Ecol Evol* 13:e9873
- Stephens PW, Peterson RO (1984) Wolf-avoidance strategies of moose. *Ecography* 7:239–244
- Street GM, Fieberg J, Rodgers AR, Carstensen M, Moen R, Moore SA, Windels SK, Forester JD (2016) Habitat functional response mitigates reduced foraging opportunity: implications for animal fitness and space use. *Landscape Ecol* 31:1939–1953
- Theon E (2022) padr: quickly get datetime data ready for analysis. R package version 0.6.2
- Thompson DP (2020) The right to hunt and fish therein: understanding Chippewa treaty rights in Minnesota's 1854 Ceded Territory. 1854 Treaty Authority, Duluth, Minnesota, USA
- Tischler KB, Severud WJ, Peterson RO, Vucetich JA, Bump JK (2022) Aquatic areas provide high nitrogen forage for moose (*Alces alces*) in Isle Royale National Park, Michigan, USA. *Alces* 58:75–90
- Tremblay JP, Thibault I, Dussault C, Huot J, Côté SD (2005) Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependent feedbacks. *Can J Zool* 83:1087–1096
- Trinkel M, Fleischmann PH, Steindorfer AF, Kastberger G (2004) Spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) follow migratory prey. Seasonal expansion of a clan territory in Etosha, Namibia. *J Zool* 264:125–133
- Tschanz B, Bersier LF, Bacher S (2007) Functional responses: a question of alternative prey and predator density. *Ecology* 88:1300–1308
- USCB (2021) TIGER data products. U.S. Department of Commerce, Suitland, Maryland, USA
- USGS (2020) 1 arc-second digital elevation models (DEMs) - USGS National Map 3DEP downloadable data collection. United States Geological Survey, Reston, Virginia, USA
- van Wijk RE, Kölzsch A, Kruckenberg H, Ebbinge BS, Müskens GJDM, Nolet BA (2012) Individually tracked geese follow peaks of temperature acceleration during spring migration. *Oikos* 121:655–664
- Viechtbauer W (2010) Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *J Stat Softw* 36:1–48
- Walesiak M, Dudek A (2021) Searching for optimal clustering procedure for a data set. R package version 0.49-2
- Walton LR, Cluff HD, Paquet PC, Ramsay MA (2001) Movement patterns of barren-ground wolves in the central Canadian Arctic. *J Mammal* 82:867–876
- Wehr NH (2023) Seasonal movement, space use, and mortality of gray wolves, moose, and white-tailed deer in northeastern Minnesota. Dissertation, Michigan State University, East Lansing, Michigan, USA
- Wehr NH, Boone HM, Wehr SR, Belant JL (2023) Island characteristics and species traits predict mammal diversity across islands of the great lakes of North America. *Biodivers Conserv* 32:3465–3480
- Wehr NH, Moore SA, Isaac EJ, Kellner KF, Millsbaugh JJ, Belant JL (2024a) Moose and white-tailed deer mortality peaks in fall and late winter. *J Wildl Manage* 88:e22580
- Wehr NH, Moore SA, Isaac EJ, Kellner KF, Millsbaugh JJ, Belant JL (2024b) Spatial overlap of gray wolves and ungulate prey changes seasonally corresponding to prey migration. *Mov Ecol* 12:33
- Werner EE, Hall DJ (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55:1042–1052
- Zweifel-Schielly B, Kreuzer M, Ewald KC, Suter W (2009) Habitat selection by an Alpine ungulate: the significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography* 32:103–113

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.