Les loups gris (*Canis lupus*) modifient leur sélection des caractéristiques anthropiques du paysage à la suite de la lutte contre les prédateurs dans la forêt boréale néarctique

Biological Conservation 296 (2024) 110677

Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

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

Grey wolves (*Canis lupus*) shift selection of anthropogenic landscape features following predator control in the Nearctic boreal forest

Katherine Baillie-David [a], John P. Volpe [a], A. Cole Burton [b], Jason T. Fisher [a,*]

[a] University of Victoria, School of Environmental Studies, 3800 Finnerty Road, Victoria, BC V8W 2L7, Canada
[b] Department of Forest Resources Management and Biodiversity Research Centre, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver V6T 1Z4, BC, Canada

Résumé

La conservation des espèces menacées implique parfois de tuer leurs prédateurs. Dans le cas des loups néarctiques (*Canis lupus*), les mesures de contrôle létales sont rarement examinées pour leurs effets secondaires sur le comportement des prédateurs ou les réactions de la communauté dans le cadre d'une **étude avant-après**. Nous avons examiné l'abondance relative et la répartition spatiale des loups dans une forêt boréale du nord-ouest pendant trois ans avant et après le début de l'abattage des loups destiné à préserver le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), une espèce menacée. Nous avons émis l'hypothèse que la présence des loups augmenterait avec la densité des éléments anthropiques créés par le développement du paysage avant l'abattage, mais que les loups éviteraient les éléments anthropiques après l'abattage en raison du risque de mortalité associé. Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés dans un cadre théorique informationnel pour évaluer les preuves à l'appui de nos hypothèses. Après le contrôle, les détections indépendantes de loups ont diminué pour atteindre 24% des chiffres d'avant l'abattage, mais les loups ont **conservé** 75% de leur répartition. Avant l'abattage, les loups étaient positivement associés aux caractéristiques linéaires, vraisemblablement pour des raisons d'efficacité de chasse, mais **après** l'abattage, ils étaient négativement associés à ces caractéristiques. **Ainsi**, l'abattage des loups a non seulement entraîné une réduction numérique de leur population, mais aussi un changement **fonctionnel** dans leur comportement qui pourrait réduire davantage la pression de prédation sur les caribous. **Cependant**, après l'abattage, la présence des loups était plus fortement associée aux caractéristiques anthropiques des blocs qui fournissent de la nourriture à d'autres proies, ce qui pourrait favoriser leur rétablissement rapide. Les mesures de conservation impliquant la mortalité des prédateurs modifient la répartition et le comportement des prédateurs survivants à l'échelle du paysage, avec des effets indirects potentiels sur la communauté des mammifères.

Mots-clés : Mesures de conservation, Espèces menacées, Contrôle des prédateurs, Piégeage photographique, Modèles de répartition des espèces, Gestion de la faune, Changement du paysage, Forêt boréale

1. INTRODUCTION

Le **contrôle** des prédateurs est un outil couramment utilisé pour gérer les populations de proies et préserver les espèces menacées (Boertje et al., 1996 ; Hayes et al., 2003 ; Hervieux et al., 2014). Elle a été critiquée pour son manque de recherches rigoureuses, notamment sur les réactions des espèces sympatriques non ciblées (Johnson et al., 2022 ; Lennox et al., 2018 ; Treves et al., 2016). Les prédateurs apex régulent la structure des écosystèmes par leurs effets **consomptifs** (par exemple, la prédation) et non **consomptifs** (par exemple, la peur, la compétition) sur les proies et les mésoprédateurs (Terborgh et Estes, 2010), influençant ainsi l'abondance et la distribution des espèces hétérospécifiques (Hairston et al., 1960 ; Soulé et al., 1988). Malgré leur importance, les prédateurs sont souvent perçus comme ayant un impact négatif sur les humains (Lennox et al., 2018) ; ils ont été, et sont encore aujourd'hui, contrôlés de manière létale à des fins de chasse, d'élevage ou de conservation (Clark et Hebblewhite, 2021 ; Packer et al., 2009 ; Reynolds et Tapper, 1996). Les recherches existantes se sont concentrées sur les changements numériques des espèces cibles (Brown et Conover, 2011 ; Hayes et al., 2003 ; Hervieux et al., 2014) et, plus récemment, sur la « libération des mésoprédateurs » (Berger et al., 2008 ; Crooks et Soule, 1999). On dispose de moins d'informations sur la question de savoir si le contrôle des prédateurs induit des changements comportementaux au sein des populations de prédateurs survivantes (Treves et al., 2016). Par exemple, le comportement de sélection de l'habitat peut être modifié après une réduction létale de la population, ce qui induit un nouveau risque qui modifie le rapport risque/récompense (Sih, 1984 ; Sih et Del Giudice, 2012).

La **sélection de l'habitat** est déterminée par des traits endogènes tels que la capacité de déplacement (Avgar et al., 2011), la personnalité animale (Leclerc et al., 2016 ; Stamps et Groothuis, 2010), et par des facteurs exogènes tels que la disponibilité des ressources (Langvatn et Hanley, 1993), la compétition intra- et interspécifique (Morris, 2003 ; Rosenzweig, 1981) et le risque de prédation (Brown, 1999 ; Gilliam et Fraser, 1987 ; Lima et Dill, 1990). L'utilisation de l'habitat par les prédateurs est largement déterminée par la disponibilité des proies, dans la mesure où les prédateurs choisissent un habitat qui maximise leurs chances de rencontrer des proies (Lima et Dill, 1990), c'est-à-dire des zones où la densité de proies est élevée (Carbone et Gittleman, 2002) et/ou où se trouvent les ressources préférées de leurs proies (Mitchell et Lima, 2002). **En outre**, les prédateurs choisiront des habitats présentant des caractéristiques linéaires qui facilitent leurs déplacements dans le paysage (Avgar et al., 2011) afin de réduire le temps de recherche et d'augmenter les taux de rencontre avec leurs proies (McKenzie et al., 2012).

Cependant, avec l'intensification du risque de mortalité induit par l'homme (et rendu aérien par des tactiques de contrôle des prédateurs telles que le tir aérien), les critères de sélection de l'habitat des prédateurs pourraient passer de la seule disponibilité des proies à un **compromis** entre l'acquisition de proies et la prévention des **risques perçus** (Lima et Dill, 1990 ; Rosenzweig, 1991 ; Ruprecht et al., 2021). **De plus**, les caractéristiques anthropiques du paysage ont le potentiel d'amplifier ce compromis entre risque et récompense simplement en raison de la présence humaine (Khan et al., 2023 ; Lesmerises et al., 2012). Si les

caractéristiques anthropiques peuvent être bénéfiques pour les prédateurs en augmentant leurs déplacements, leurs rencontres avec des proies et leurs taux de prédation (McKenzie et al., 2012), elles peuvent également être associées à un risque d'exposition accru en raison de la réduction des abris permettant de s'échapper, augmentant ainsi le risque perçu de mortalité induite par l'homme (Cristescu et al., 2013 ; Llaneza et al., 2016 ; Mysterud et Ostbye, 1999 ; Ordiz et al., 2011).

1.1. Réduction de la population de loups gris pour favoriser le rétablissement du caribou des bois boréal

Le caribou des bois est l'une des espèces proies les plus menacées de la région circumpolaire nordique. Le déclin de la population de caribous dans la forêt boréale Canadienne est finalement attribué à la perte d'habitat ancien due à l'augmentation de l'activité industrielle et, de manière plus immédiate, à la prédation par les loups (Boutin et al., 2012 ; Hebblewhite, 2017 ; Nagy-Reis et al., 2021) : les loups utilisent les éléments linéaires anthropiques pour augmenter leur vitesse de déplacement, leur fréquence de rencontre et, par conséquent, leur taux de prédation (Latham et al., 2011*a* ; McKenzie et al., 2012). Les ongulés, notamment le caribou (Dickie et al., 2020 ; Tattersall et al., 2020*b*), le cerf de Virginie envahissant *Odocoileus virginianus* (Darlington et al., 2022 ; Fuller et al., 2023) et l'orignal indigène (*Alces alces*) (Barnas et al., 2024 ; Fisher et Ladle, 2022) utilisent également beaucoup ces éléments linéaires, qui constituent donc des sources de proies pour les loups. **En outre**, les éléments anthropiques polygonaux tels que les parcelles de coupe, les sites de puits de pétrole et les sites industriels ouverts fournissent également des proies supplémentaires à ces ongulés (mais sans les avantages liés au déplacement offerts par les éléments linéaires) (Darlington et al., 2022 ; Fisher et al., 2020). **Par conséquent**, les loups sont également associés de manière positive à ces caractéristiques de bloc (Fisher et Burton, 2018 ; Fisher et al., 2021 ; Fisher et Ladle, 2022).

Les populations de loups gris artificiellement élevées augmentent le risque de prédation pour les caribous en raison d'une concurrence apparente (Holt, 1977) avec les cerfs et les orignaux (James et al., 2004 ; Latham et al., 2011*a* ; Serrouya et al., 2021). L'abattage des loups a donc été identifié comme l'approche la plus opportune pour enrayer le déclin des caribous (Serrouya et al., 2019), mais il fait l'objet de critiques constantes (Darimont et Paquet, 2024). Nous avons eu l'occasion de mener la première étude **avant-après** sur la réponse spatiale des loups à l'abattage. Dans une partie hautement industrialisée de la forêt boréale Canadienne, nous avons utilisé un ensemble de données pluriannuelles provenant de pièges photographiques collectées avant et après le début du contrôle de la population de loups imposé par le gouvernement (Alberta Environment and Parks, 2017), indépendamment de ce contrôle. Nous avons émis **l'hypothèse** que le contrôle des loups - qui se fait principalement par des tirs aériens dans des zones ouvertes, en particulier le long de lignes linéaires (Bridger, 2019) - entraînerait un compromis dans le choix de l'habitat des loups entre l'acquisition de proies et le risque d'exposition.

Nous avons **prédit** que les loups adapteraient leur utilisation des paysages (ce qui se traduirait par un changement dans leur abondance relative ou leur taux d'occurrence dans les pièges photographiques) en fonction du niveau de risque perçu lié à la persécution humaine. Avant la réduction de la population de loups, nous nous attendions à ce que leur occurrence augmente dans les zones linéaires qui facilitent leurs déplacements et la disponibilité des

proies, ainsi que dans les zones anthropiques et les habitats naturels associés à leurs proies principales. Après le début de la réduction de la population de loups, nous nous attendions à ce que la présence des loups diminue avec les caractéristiques anthropiques du paysage sans couverture permettant de s'échapper, augmentant ainsi leur risque d'exposition aux tirs aériens, au détriment de l'accès à leurs proies principales dans ces caractéristiques du paysage. Comme le risque de prédation des caribous dépend à la fois du nombre de loups et de leur comportement, il est essentiel d'étudier l'utilisation des paysages par les survivants après le contrôle pour comprendre comment les mécanismes de déclin des caribous des bois sont réduits - ou peuvent persister - à la suite de cette décision de gestion controversée.

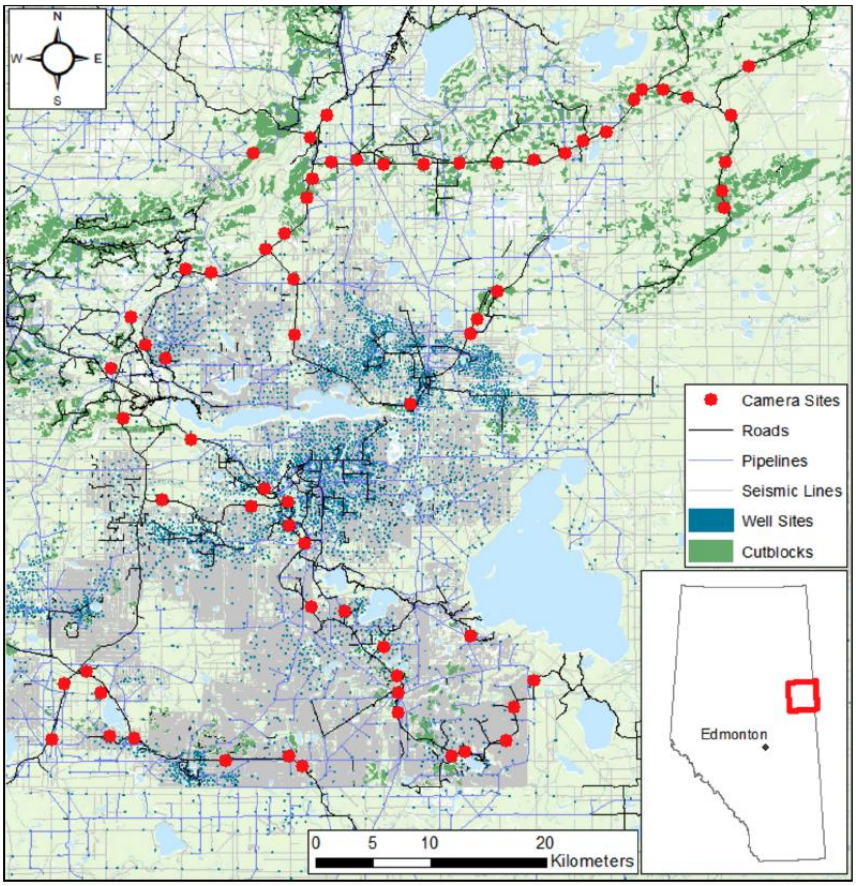

Fig. 1. Carte des emplacements des pièges photographiques dans la zone d'étude. La zone d'étude, d'une superficie d'environ 3 500 km², est située à environ 350 km au nord-est d'Edmonton, en Alberta. Le paysage a subi d'importantes perturbations dues aux pratiques industrielles, avec une forte densité d'éléments anthropiques liés à l'exploration et à l'extraction pétrolière et gazière ainsi qu'à l'exploitation forestière

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

Nous avons examiné **l'abondance relative** et la répartition des loups dans la forêt boréale néarctique de l'ouest du Canada (Figure 1), où le développement énergétique, l'exploitation forestière et les infrastructures de transport ont créé un nouveau paysage anthropique (Barnas et al., 2024 ; Pickell et al., 2013 ; Pickell et al., 2015). Parmi les nouvelles caractéristiques, on trouve des éléments linéaires, tels que les lignes « sismiques » d'exploration pétrolière (Dabros et al., 2018), les pipelines et les routes, ainsi que des éléments polygonaux (blocs), tels que les sites de forage et les parcelles de coupe (Fig. 2). La zone d'étude de 3 500 km² de forêt boréale mixte située à environ 350 km au nord-est d'Edmonton, en Alberta, est une mosaïque de forêts mixtes, de conifères et de feuillus, ainsi que de tourbières, de marais, de lacs et de rivières. Cette zone chevauche les aires de

répartition des caribous de Cold Lake et de l'East Side Athabasca River (ESAR) (Annexe A.1), dont les populations sont en déclin constant depuis le début de la surveillance en 1999 (Alberta Sustainable Resource Development et Alberta Conservation Association, 2010 ; Hervieux et al., 2013). Conformément aux mesures de rétablissement décrites dans la stratégie de rétablissement du caribou des bois boréal prévue dans la Loi sur les espèces en péril (Environnement et Changement climatique Canada, 2020), des programmes de contrôle des loups mandatés par le gouvernement ont été lancés dans l'ouest du Canada afin d'inverser le déclin de la population de caribous des bois boréal et d'atteindre des populations autosuffisantes (Alberta Environment and Parks, 2017 ; Serrouya et al., 2021 ; Serrouya et al., 2019).

Fig. 2. Les caractéristiques anthropiques comprennent des caractéristiques linéaires telles que les routes, les pipelines, les lignes sismiques et les lignes sismiques 3D (motif « hashtag »), ainsi que des caractéristiques en blocs (polygonales) telles que les parcelles de coupe (formes irrégulières) et les sites de forage (petites formes carrées)

2.2. Abondance relative et répartition des loups

Trois ans avant le début de la réduction de la population de loups, nous avons déployé un réseau de caméras dans la zone d'étude afin d'examiner la réponse des mammifères aux changements du paysage (Fisher et Burton, 2018, 2021 ; Wittische et al., 2021). Nous avons utilisé un plan aléatoire stratifié pour capturer l'hétérogénéité naturelle (Fig. 1a). Les cellules d'échantillonnage ont été déterminées en superposant une grille de cellules de 1 km × 1 km sur la zone d'étude dans ArcGIS 10.2 Spatial Analyst (ESRI Inc., Redlands, CA) et divisées en strates définies par la couverture forestière, les espèces d'arbres et la topographie. Nous avons sélectionné au hasard (en tenant compte de l'accessibilité et d'une distance minimale de 2 km entre les sites) un nombre égal de cellules dans chaque strate ; à l'intérieur de ces cellules, nous avons déployé une caméra numérique infrarouge à distance Reconyx PC900 Hyperfire **sans** appât, orientée vers un sentier de gibier actif afin de maximiser la probabilité de détection des mammifères de taille moyenne à grande (Fisher et Burton, 2018). Les caméras ont été réglées sur une sensibilité élevée et sans délai entre les déclenchements. Les caméras étaient principalement accessibles par des routes et des sentiers, de sorte que ces

caractéristiques du paysage ont été échantillonnées de manière disproportionnée dans un rayon de 250 m autour de chaque site. Au-delà de 250 m, ces caractéristiques sont échantillonnées telles qu'elles apparaissent dans le paysage (voir l'analyse multi-échelle dans Fisher et Burton (2018)). Le « site » est défini comme la zone de détection d'un piège photographique individuel (rayon d'environ 30 à 50 m dans un hémisphère d'environ 60°), et la « zone d'étude » est définie comme le polygone de 3 500 km^2 entourant tous les sites.

Les pièges photographiques ont fonctionné sur 61 sites entre octobre 2011 et octobre 2014. Après le début de la réduction de la population de loups, nous avons redéployé 60 caméras aux emplacements d'origine (ou dans un rayon de 250 m) entre octobre 2017 et octobre 2020. Les sites ont été visités chaque année pour collecter les données des caméras et remplacer les piles. Le contrôle des loups a commencé à l'hiver 2016/2017 ; nous avons donc classé les données des caméras en fonction de leur date de collecte : avant le contrôle (2011-2014) ou après le contrôle (2017-2020). Nous avons traité les images des pièges photographiques et extrait les métadonnées à l'aide de Timelapse 2 version 2.2.2.4 (Greenberg et al., 2019 ; http://saul.cpsc.ucalgary.ca/timela pse/).

Dans le progiciel statistique R (R Core Team, 2017), nous avons additionné les événements de détection de loups par mois afin de créer une variable de réponse **binomiale** proportionnelle appelée « fréquence d'occurrence », selon laquelle un loup était détecté (1) ou non (0) chaque mois sur chaque site (Chow Fraser et al., 2022 ; Fisher et Burton, 2021 ; Fisher et al., 2021). Cette variable est suffisamment sensible pour détecter les variations dans l'utilisation des sites imposées par l'émigration temporaire, tout en réduisant l'inflation zéro induite par les absences causées par les déplacements. **Ainsi**, l'absence d'un loup pendant un mois entier est considérée comme un zéro réel et non comme une fausse absence (MacKenzie et al., 2017 ; Neilson et al., 2018 ; Stewart et al., 2018). La fréquence d'occurrence a été générée sur 35 mois avant le contrôle (novembre 2011 - septembre 2014) et 35 mois après le contrôle (novembre 2017 - septembre 2020).

2.3. Caractéristiques naturelles et anthropiques du paysage

Nous avons quantifié la proportion des caractéristiques naturelles et anthropiques de la couverture terrestre dans des zones tampons de taille variable autour des pièges photographiques. La couverture terrestre naturelle a été quantifiée à l'aide de l'inventaire de la végétation de l'Alberta (Alberta Agriculture Forestry and Rural Economic Development, 2005). La couverture terrestre anthropique a été dérivée de l'inventaire de l'empreinte humaine de l'Alberta Biodiversity Monitoring Institute (ABMI) (Alberta Biodiversity Monitoring Institute, 2017*a*, 2017*b*, 2019). Ces deux sources de données sont disparates, de sorte que la somme des proportions peut dépasser 100%. Compte tenu de l'empreinte industrielle croissante dans toute la zone d'étude, nous avons tenu compte des changements temporels dans la couverture anthropique en calculant la quantité de classes d'habitats anthropiques à partir des données spatiales collectées avant (2010) et après (2016) le début de la réduction de la population de loups (Annexe A2). Conformément à un paysage en rapide évolution, la proportion de routes, de pipelines, de parcelles forestières exploitées et de lignes sismiques a augmenté, tandis que les lignes sismiques 3D d'exploration ont diminué et que la couverture forestière a diminué.

Nous avons dérivé des variables paysagères (Tableau 1) regroupées selon trois mécanismes écologiques supposés influencer la présence des loups : l'habitat des proies, la capacité de

déplacement et le risque d'exposition (Tableau 2). Nous avons supposé que toutes les caractéristiques anthropiques et naturelles avec une fermeture de la canopée inférieure à 6% seraient davantage exposées au risque de persécution humaine par tir aérien en raison de la hauteur de la végétation et de la couverture de la canopée plus faibles par rapport à d'autres caractéristiques naturelles (LIaneza et al., 2016). La **disponibilité** des proies a été estimée comme la présence mensuelle de chaque grande espèce de proie : caribou, orignal et cerf de Virginie.

Tableau 1. Types de couverture terrestre quantifiés dans la zone d'étude. Les sources des données sur la couverture terrestre sont les suivantes : AVI = Alberta Vegetation Inventory, 1987-2014 ; UALF = University of Alberta Linear Features Map Updated 2012 ; 1ABMI = Alberta Biodiversity Monitoring Unit Human Footprint Layer, mise à jour en 2010 ; 2ABMI = Alberta Biodiversity Monitoring Unit Human Footprint Layer, mise à jour en 2016 ; 3ABMI = Alberta Biodiversity Monitoring Unit Human Footprint Layer, mise à jour en 2017 ; Aw = peuplier faux-tremble ; Pb = peuplier ; Bw = bouleau blanc ; Sb = épinette noire ; Sw = épinette blanche ; Fb = sapin baumier ; Lt = mélèze/tamarack ; d = sec ; m = mésique ; w = humide ; a = aquatique. 4 Classes de couverture terrestre fonctionnellement similaires combinées afin de réduire le biais dans les distributions. 5 Omises de l'analyse pré-contrôle et post-contrôle afin d'éviter la colinéarité avec d'autres variables

Predictor variable	Pre-control source	Post-control source	Description
Upland Deciduous[4]	AVI	AVI	(Aw, Pb, Bw ≥ 70 % canopy cover),
Upland Mixedwood[4]	AVI	AVI	40–60 % canopy cover, moisture = d or m
Lowland Deciduous[4]	AVI	AVI	(Aw, Pb, Bw ≥ 70 % canopy cover),
Lowland Mixedwood[4]	AVI	AVI	40–60 % canopy cover, moisture = w or a
Upland Spruce	AVI	AVI	(Sb, Sw, Fb ≥ 70 % canopy cover), moisture = d or m
Lowland Spruce	AVI	AVI	(Sb, Sw, Fb ≥ 70 % canopy cover), moisture = w or a
Tamarack	AVI	AVI	Lt ≥ 70 %
Pine[5]	AVI	AVI	Pj ≥ 70 %
Upland Shrubs[5]	AVI	AVI	> 25 % shrub cover; < 6 % tree cover; moisture = d or m
Nonforest[5]	AVI	AVI	Areas with <6 % canopy
Open Wetland	AVI	AVI	< 6 % crown closure; moisture = w or a
Water	AVI	AVI	Standing or flowing water
Cutblock	ABMI[1]	ABMI[3]	Forest harvest areas
Seismic Line	UALF	ABMI[3]	Traditional, single petroleum exploration line
3-D Seismic Line	UALF	ABMI[3]	3-D seismic petroleum exploration line, deployed in a high-density hashtag pattern
Pipeline	ABMI[1]	ABMI[2]	Petroleum pipelines, typically wide and grass-covered
Road	ABMI[1]	ABMI[3]	Combination of road and rail (hard surface or vegetated verge)
Trail	ABMI[1]	ABMI[3]	Combination of trails and truck trails
Well Site	ABMI[1]	ABMI[3]	Petroleum extraction sites, including well and surrounding area
Block Feature[5]	ABMI[1]	ABMI[3]	Combination variable including borrow pits, dugouts, sumps, industrial sites, other disturbed vegetation

Nous avons évalué la colinéarité entre les variables prédictives en calculant le facteur d'inflation de la variance (VIF) et avons conservé les ensembles de variables pour lesquels le VIF était inférieur à 3, indiquant une absence de colinéarité entre les variables prédictives (Zuur et al., 2010). Nous avons mis à l'échelle (moyenne = 0, écart-type = 1) les variables

prédictives avant et après le contrôle afin de pouvoir comparer les estimations des coefficients avant et après la réduction de la population de loups.

2.4. Analyse statistique

Nous avons modélisé la présence des loups avant et après le contrôle afin de vérifier si les associations avec l'habitat différaient avant et après le début de la réduction de la population de loups, et quels facteurs écologiques associés influençaient le plus les schémas observés (Tableau 2). Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM) (McCullagh et Nelder, 1989) avec une distribution binomiale (fonction de liaison logit). Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel statistique R (R Core Team, 2017).

Tableau 2. Modèles candidats pour expliquer la présence des loups. Modèles candidats pour tester l'effet relatif de l'habitat préféré des proies, de l'abondance relative des proies, de la capacité de déplacement et de la couverture terrestre associée au risque d'exposition sur la présence mensuelle des loups après le début de la réduction de la population de loups. La direction prévue de la réponse est indiquée comme positive (+), négative (-) ou inconnue (u)

Hypothesis – wolf occurrence best explained by:	Predictor variables
Prey habitat	Upland Deciduous/Mixedwood (+) Lowland Deciduous/Mixedwood (+) Upland Spruce (–) Lowland Spruce (–) Tamarack (u) Open Wetland (+) Water (u)
Prey occurrence	Cutblock (+) Well Site (+) Caribou (+) Moose (+) White-tailed deer (+)
Movement ability	Trail (+) Road (–) Pipeline (+) Seismic Line (+) 3-D Seismic Line (–)
Exposure risk	Open Wetland (–) Water (–) Cutblock (–) Well Site (–) Road (–) Pipeline (–) Seismic Line (–) 3-D Seismic Line (–)

La sélection de l'habitat par les espèces peut varier en fonction de **l'échelle spatiale** à laquelle on quantifie l'habitat disponible (Fisher et al., 2011 ; Levin, 1992). Nous avons donc modélisé la présence des loups à plusieurs échelles spatiales. Les modèles linéaires généralisés globaux comprenaient des variables quantifiant les proportions de toutes les couvertures terrestres naturelles et anthropiques dans un rayon de 250 à 2 000 mètres autour des sites, par intervalles de 250 mètres. Le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (pondérations AICc et AICc (Burnham et Anderson, 2002) a été considéré comme une preuve de la force de la sélection de l'habitat à cette échelle spatiale particulière, une approche courante (Fisher et al., 2011 ; Holland et al., 2004 ; Holland et al., 2005) (Annexe A.3).

À l'échelle spatiale la mieux étayée, nous avons construit des modèles concurrents pour les périodes antérieure et postérieure au contrôle sur la base de nos hypothèses (Tableau 2). Le soutien empirique de chaque hypothèse a été évalué à l'aide des scores AICc (Burnham et Anderson, 2002), des graphiques de diagnostic des modèles, de la déviance expliquée et de

la validation croisée k-fold du package *boot* (Canty et Ripley, 2021) dans R pour évaluer l'erreur de prédiction (Annexe A.4).

3. RESULTATS

3.1. Effets de la réduction de la population sur l'abondance relative et la répartition des loups

Bien que la répartition spatiale des loups n'ait diminué que de 25% après le contrôle (avant le contrôle : 92% des sites ; après le contrôle : 67% des sites) (Fig. 3b), le nombre de détections indépendantes de loups (tronquées à des intervalles de 30 minutes) a diminué de 76% au cours de la période d'échantillonnage post-contrôle (avant le contrôle : 509 détections ; après le contrôle : 122 détections) (Fig. 3a).

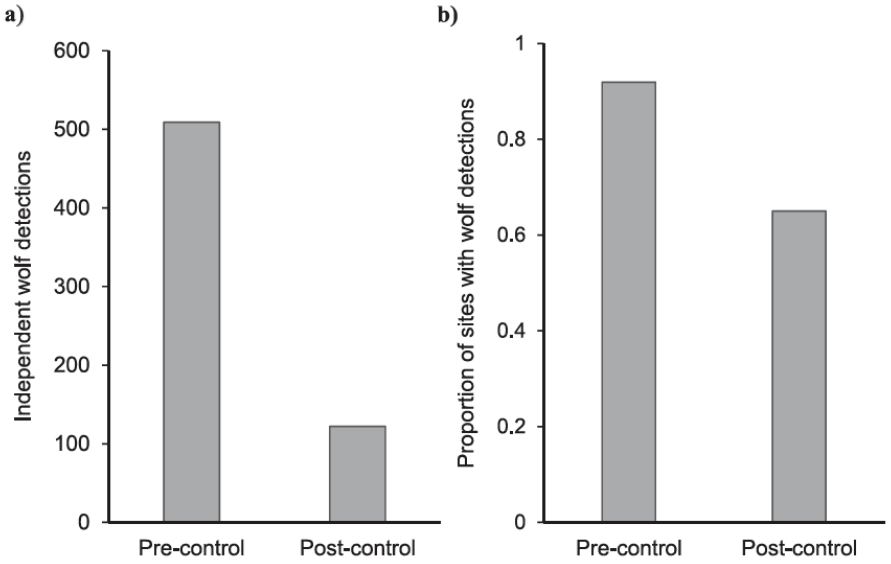

Fig. 3. Abondance relative et répartition du loup gris pendant les périodes d'échantillonnage avant et après le contrôle dans la zone d'étude du lac Christina. Nombre total de détections indépendantes de loups pendant les périodes d'échantillonnage avant le contrôle (novembre 2011 - septembre 2014) et après le contrôle (novembre 2017 - septembre 2020), et (**b**) proportion de sites où des loups ont été détectés de manière indépendante pendant les périodes d'échantillonnage avant et après le contrôle

3.2. Effets de la réduction de la population sur les facteurs déterminants de la présence des loups

Avant la réduction de la population, la présence des loups s'expliquait principalement par des caractéristiques linéaires anthropiques associées à des aides au déplacement à l'échelle de 250 m : (AIC_{cw} = 0,915, déviance expliquée (DE) = 0,11) (Tableau 3, « modèle de capacité de déplacement »). Les modèles d'habitat des proies, de risque d'exposition et de présence des proies, qui incluaient d'autres caractéristiques du paysage (forêts et zones humides, parcelles déboisées, sites de puits et espèces hétérospécifiques), expliquaient relativement peu la variabilité de la présence des loups. L'AIC_w combiné de ces modèles était de 0,085, ce qui revient à dire qu'il y avait 8,5% de chances que ces modèles et les variables associées expliquent le mieux la présence des loups.

Après le début de la réduction de la population, la présence des loups était principalement associée à des caractéristiques naturelles et anthropiques du paysage liées au risque d'exposition à une échelle de 500 m (AIC_{cw} = 0,986, DE = 0,41) (Tableau 3). Les zones humides ouvertes, l'eau, les parcelles déboisées, les sites de puits, les routes, les pipelines, les

lignes sismiques et les lignes sismiques 3D expliquaient le mieux la présence des loups (Tableau 3, ligne 6, modèle de risque d'exposition).

Tableau 3. Tableau AICc des modèles candidats pré-contrôle et post-contrôle de la présence du loup. Scores AICc pour les modèles candidats pré-contrôle et post-contrôle de la présence mensuelle du loup. Le tableau comprend l'AICc, l'interception du modèle, la log-vraisemblance, le delta (Δ) AICc et le poids AICc pour chaque modèle. Les modèles sont classés par ordre décroissant de soutien pour chaque période d'échantillonnage

Sampling period	Hypothesis	Intercept	df	log-lik	AICc	ΔAICc	AICcw
Pre-control	Movement ability	−1.839	6	−183.795	381.1	0.00	0.915
	Exposure risk	−1.857	9	−182.755	387.0	5.85	0.049
	Prey habitat	−1.947	10	−181.694	387.7	6.58	0.034
	Null	−1.773	1	−195.508	393.1	11.96	0.002
	Prey occurrence	−1.787	4	−194.605	397.9	16.79	0.000
Post-control	Exposure risk	−2.698	9	−85.818	193.2	0.00	0.986
	Movement ability	−2.662	6	−94.113	201.8	8.58	0.014
	Prey occurrence	−3.940	4	−106.836	222.4	29.16	0.000
	Null	−3.178	1	−114.224	230.5	37.28	0.000
	Prey habitat	−3.514	10	−103.896	232.3	39.05	0.000

Il est important de noter que l'ampleur et/ou la direction des relations entre les loups et les caractéristiques anthropiques différaient avant et après l'abattage (Figure 4). Avant l'abattage, la présence des loups augmentait avec la densité routière (β = 0,370 [0,119, 0,621]) ; **après** l'abattage, la présence des loups **diminuait** avec la densité routière (β = - 0,546 [-0,939, -0,153]). Avant l'abattage, la présence des loups était neutre par rapport aux lignes sismiques (β = -0,106 [-0,244, 0,032]) et aux pipelines (β = -0,004 [-0,123, 0,115]) (Fig. 4a), mais après l'abattage, la présence des loups a **fortement diminué** avec l'augmentation de la densité de ces éléments linéaires (séismique β =-0,568 (-0,909, -0,227] ; pipelines β = -0,844 [-1,261, -0,4271) (Fig. 4b).

À l'inverse, avant l'abattage, les loups étaient neutres à l'égard des caractéristiques anthropiques telles que les parcelles de coupe (β = 0,044, SE = 0,048, p = 0,366) et les sites de puits (β = -0,048, SE = 0,050, p = 0,339), comme l'estiment respectivement les modèles non validés « risque d'exposition » et « habitat des proies ». **Cependant**, après le début de l'abattage, la présence des loups a augmenté (Fig. 4b) avec l'augmentation de la proportion de parcelles déboisées (β = 0,369 [0,150, 0,588], p < 0,001) et de sites de forage (B = 0,519 [0,268, 0,771], p < 0,001). Sur la base des rapports de cotes, chaque augmentation de 1% des parcelles déboisées dans le paysage multipliait par 1,44 la probabilité d'apparition des loups ; l'augmentation de la proportion de sites de forage multipliait par 1,68 la probabilité d'apparition des loups.

En résumé, l'effet des lignes sismiques sur la présence des loups était 5,4 fois plus important après l'abattage ; pour les pipelines, 211 fois plus important après l'abattage ; pour les parcelles déboisées, 8,4 fois plus important après l'abattage ; et pour les sites de forage, 10,8 fois plus important après l'abattage. Les loups étaient neutres ou montraient une faible réaction aux autres caractéristiques avant et après l'abattage (Fig. 4a, b).

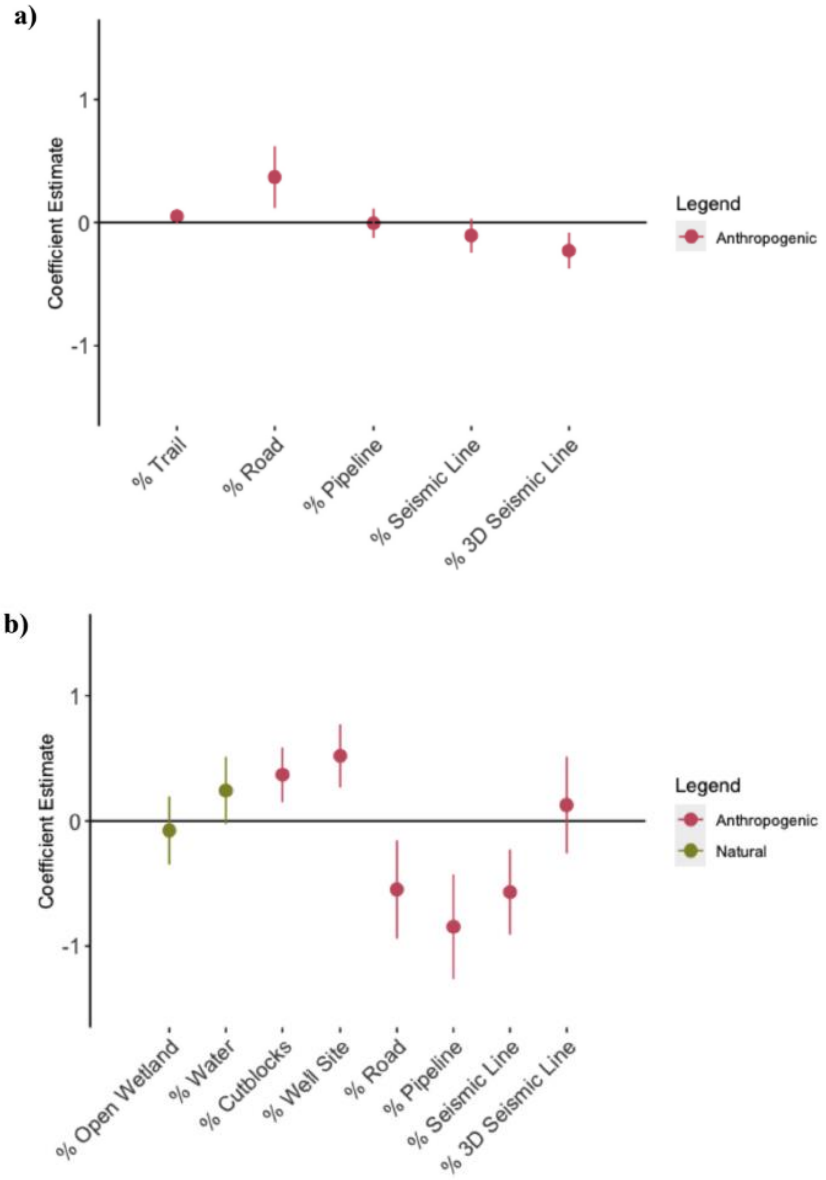

Fig. 4. Graphiques des coefficients des modèles de présence des loups les mieux classés avant et après contrôle. Graphiques des coefficients des modèles de présence des loups les mieux classés (**a**) avant contrôle et (**b**) après contrôle selon les scores AICc. Le modèle pré-contrôle le mieux classé était le modèle de capacité de déplacement, qui incluait la proportion de sentiers, de routes, de pipelines, de lignes sismiques et de lignes sismiques 3D comme variables prédictives. Le modèle post-contrôle le mieux classé était le modèle de risque d'exposition, qui incluait la proportion de zones humides ouvertes, d'eau, de parcelles déboisées, de sites de forage, de routes, de pipelines, de lignes sismiques et de lignes sismiques 3D comme variables prédictives

4. DISCUSSION

4.1. Les associations d'habitats des loups ont changé à la suite de la réduction de la population

Le contrôle de la population de loups dans la forêt boréale néarctique occidentale a **entraîné** des **changements** de comportement chez les individus restants. Le tir aérien a permis d'éliminer 92 loups en trois ans, réduisant leur abondance relative de 76%, comme l'ont montré les détections par caméra-piège. Des changements de comportement ont été observés chez les survivants : avant l'abattage, la présence des loups était positivement associée à des caractéristiques anthropiques facilitant leurs déplacements et l'acquisition de proies (sensu (Dickie et al., 2017 ; McKenzie et al., 2012)). **Après l'abattage**, les loups ont évité ces caractéristiques linéaires, désormais associées à un risque de mortalité plus élevé. Les loups se sont tournés vers des caractéristiques anthropiques en blocs, c'est-à-dire des

parcelles de végétation en début de succession intégrées dans la matrice forestière. Les caractéristiques linéaires et en blocs favorisent toutes deux les ongulés (Dickie et al., 2020 ; Fisher et Burton, 2021 ; Tattersall et al., 2020*b*). Rien n'indique que les ongulés cessent d'utiliser les éléments linéaires après l'abattage des loups. Nous attribuons donc la réaction des loups à une volonté d'éviter les risques liés aux éléments linéaires, remplacés par une association beaucoup plus forte avec les éléments polygonaux pour accéder à leurs proies. Des recherches antérieures ont montré que les loups modifient leur comportement diurne en réponse aux abattages, avec des effets qui se répercutent sur leurs concurrents et les ongulés (Ethier et al., 2024 ; Frey et al., 2022). Nous montrons ici que le contrôle des prédateurs déclenche différentes associations spatiales parmi la population de loups **survivants**. **Conformément** à nos hypothèses, nous soutenons que ces changements signalent une modification de la valeur risque-récompense pour les parcelles anthropiques répandues dans la matrice boréale.

4.2. Les loups ont évité les éléments linéaires anthropiques après la réduction de la population

Avant le début de la réduction de la population, la fréquence d'apparition des loups était positivement associée à la proportion de routes et de lignes sismiques. L'utilisation de ces caractéristiques par les loups est largement connue dans les systèmes montagneux boréaux et nordiques (Boucher et al., 2022 ; Dickie et al., 2020 ; Dickie et al., 2017 ; Whittington et al., 2011 ; Whittington et al., 2005). Après le début de la réduction de la population, la présence des loups était fortement et négativement associée à ces éléments.

Le **tir aérien** utilise une combinaison de « loups Judas » (animaux équipés d'un collier radio ou GPS qui guident les tireurs vers la meute) et de pistage dans la neige pour acquérir des cibles. Les éléments linéaires longs et ouverts se prêtent au pistage aérien et à la localisation des loups à abattre (D. Hervieux, comm. pers.). Nos données suggèrent que ce nouveau risque de mortalité modifie la valeur perçue des caractéristiques linéaires anthropiques pour les loups survivants. Les prédateurs choisissent généralement un habitat qui réduit le risque d'exposition aux humains et, à l'inverse, évitent les habitats qui augmentent ce risque dans les paysages anthropiques (Cristescu et al., 2013 ; Llaneza et al., 2016). **Cependant**, les associations des prédateurs avec le paysage ne sont pas statiques et peuvent varier en fonction de leur niveau de risque perçu par rapport aux ressources disponibles (Cristescu et al., 2013 ; Llaneza et al., 2016 ; Llaneza et al., 2012).

Il s'agit de la première étude sur la répartition spatiale des loups avant et après un abattage, et les analogies ailleurs dans le monde sont donc rares. Dans la péninsule Ibérique, le refuge loin des humains était le meilleur indicateur de la présence des loups (Grilo et al., 2019). Il existe des similitudes pour d'autres espèces ; par exemple, les ours bruns Scandinaves (*Ursus arctos*) ont déplacé leur lieu de repos vers des sites plus dissimulés et plus éloignés des établissements humains pendant la saison de chasse, lorsque le risque d'être détectés par les humains était le plus élevé (Ordiz et al., 2011) ; même la chasse à l'élan a provoqué une réaction d'évitement chez les ours (Brown et al., 2023).

4.3. La présence des loups est associée à des caractéristiques de blocs anthropiques après la réduction de la population

Nous avions prédit que les loups éviteraient toutes les caractéristiques anthropiques associées au risque d'exposition après la réduction de la population, mais les loups survivants n'étaient associés négativement **qu'aux** caractéristiques linéaires. **Contrairement** à nos prédictions, les loups étaient beaucoup plus fortement associés aux caractéristiques anthropiques de blocs (parcelles de coupe et sites de forage) après l'abattage qu'avant. Rétrospectivement, cette réaction est logique, car la chasse aérienne suit des lignes de vol linéaires le long des pistes des meutes de loups, qui suivent des caractéristiques linéaires. En revanche, les caractéristiques des blocs sont généralement petites (environ 1 ha) et intégrées dans la matrice forestière ; les orignaux et les cerfs de Virginie choisissent les sites de forage et les coupes à blanc en raison de la disponibilité de fourrage précoce (Fisher et al., 2020 ; Francis et al., 2021 ; Latham et al., 2011*b*). Fisher et Ladle (2022) ont constaté que la fréquence d'apparition des loups dans les caractéristiques de blocs anthropiques était facilitée par la fréquence d'apparition des cerfs de Virginie. En choisissant des zones à forte densité de caractéristiques de blocs anthropiques et en évitant les zones à forte densité de caractéristiques linéaires anthropiques, les loups continuent probablement à privilégier l'acquisition de proies dans ces zones perturbées après la réduction de la population. **De plus**, les connaissances autochtones locales de la région boréale indiquent que les loups chassent (et que les orignaux sont tués) principalement à la lisière des forêts et des parcelles de coupe ou des sites de forage (Fisher et al., 2021). Le fait que ces réservoirs de proies subsistent et soient fortement exploités après l'abattage soulève des questions quant au rebond des loups après l'arrêt de l'abattage.

4.4. Implications pour la conservation des mammifères boréaux

Les mammifères boréaux occidentaux doivent faire face à des changements rapides du paysage qui dépassent de loin les analogies historiques ou mondiales (Pickell et al., 2013 ; Pickell et al., 2015) et les espèces de mammifères dont la taille varie de l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*) à l'orignal sont touchées (Fisher et Burton, 2018). Les plus touchés sont les caribous des bois (Hebblewhite, 2017), et freiner leur déclin par l'élimination des loups est une mesure de conservation essentielle. **Cependant**, les abattages s'attaquent au symptôme, pas à la cause : la restauration de l'habitat est finalement nécessaire, et plusieurs études ont montré que les mesures de restauration ont réduit l'utilisation des éléments linéaires par les loups et autres prédateurs boréaux (Beirne et al., 2021 ; Keim et al., 2021 ; Tattersall et al., 2020*b*), ce qui, espérons-le, réduira les rencontres avec les caribous. La restauration a été effectuée sur une petite superficie dans cette zone d'étude, avec un certain succès (Dickie et al., 2021 ; Dickie et al., 2022). Nous **soutenons** qu'au-delà de cette zone restaurée, le fait que les loups évitent les éléments linéaires après la réduction de leur population pourrait entraîner une diminution supplémentaire du taux de rencontres entre les loups et les caribous grâce à une réduction potentielle de la vitesse de déplacement des loups dans le paysage. **Cependant**, les interactions spatio-temporelles entre prédateurs et proies sont complexes et varient en fonction des caractéristiques des éléments linéaires (Beirne et al., 2021 ; Sun et al., 2021 ; Tattersall et al., 2020*a*) ; les **réponses** dépendantes de la densité des loups (Dickie et al., 2020) compliquent encore davantage la situation. Une conservation efficace nécessite une surveillance à long terme de l'utilisation de l'espace par les loups dans le cadre d'un programme dédié et robuste.

L'association des loups avec des caractéristiques anthropiques des blocs - elles-mêmes associées à des densités plus élevées de concurrents apparents (c'est-à-dire l'orignal et le cerf de Virginie) et que les caribous évitent (James et al., 2004) - pourrait faciliter le rebond des

loups. **Cependant**, là encore, la cooccurrence des espèces et donc les interactions potentielles varient en fonction de l'intensité des perturbations (Barnas et al., 2024 ; Fisher et Ladle, 2022). Nous recommandons donc vivement que les études futures testent explicitement si le contrôle des prédateurs facilite les changements dans (**1**) les taux de déplacement des loups et (**2**) la cooccurrence spatio-temporelle entre les loups, les caribous et les concurrents apparents. **Enfin**, la question clé demeure : combien de temps les comportements persisteront-ils après la fin des abattages ? Les **réponses numériques** et **fonctionnelles** au fil du temps nécessiteront une surveillance à long terme de la communauté de mammifères après l'abattage, ce qui n'existe pas actuellement.

4.5. Mises en garde

Bien que nous ayons attribué aux types d'habitats anthropiques et naturels présentant une couverture forestière et une hauteur de végétation plus faibles un risque d'exposition plus élevé à la persécution humaine (Llaneza et al., 2016), nous n'avons pas mesuré explicitement le risque d'exposition entre les types d'habitats et ne pouvons donc pas attribuer avec certitude la variation dans la sélection entre ces caractéristiques à l'évitement du risque. La quantification du risque d'exposition entre les types d'habitats à l'aide des coordonnées GPS des loups individuels tués par tir aérien serait nécessaire pour attribuer spatialement le risque réel. **Cependant**, ces données n'étaient pas disponibles.

Bien que nous testions un mécanisme d'évitement des risques anthropiques pour expliquer la sélection de l'habitat des loups en réponse au contrôle des prédateurs, il existe d'autres mécanismes que nous n'avons pas pu tester directement. **Tout d'abord**, la dépendance à la densité est un facteur connu de la sélection des ressources par les loups (Fuller et al., 2003 ; Kauffman et al., 2007), en particulier dans les zones à forte densité de proies (Cubaynes et al., 2014). Les estimations de la densité de la population de loups avant et après le contrôle des prédateurs n'étaient pas disponibles et dépassaient le cadre de cette étude. **Cependant**, on peut s'attendre à ce que la dépendance à la densité augmente la sélection des caractéristiques linéaires préférées, en raison de la réduction de la compétition intraspécifique pour les ressources spatiales (Cubaynes et al., 2014).

Le potentiel de changement dans la stabilité sociale peut également être important. Les loups forment des groupes sociaux (meutes), et la réduction de la population perturbe la **stabilité** sociale des loups, ce qui a des implications sur la démographie (par exemple, la taille des meutes, la structure d'âge, les taux de survie, la diversité génétique, etc.) et le comportement (par exemple, les techniques de chasse, la taille du territoire, le comportement social, etc.) (Haber, 1996 ; Wallach et al., 2009). Nous recommandons que les études futures tentent d'identifier les individus au sein de la population de loups afin de générer une mesure de la **stabilité sociale**, ce qui permettra en fin de compte de différencier l'influence du risque de persécution et de la dynamique sociale sur le choix de l'habitat en réponse au contrôle des prédateurs.

Enfin, bien qu'il soit possible que les changements dans les associations spatiales des loups puissent être attribués à des changements dans la disponibilité de certaines caractéristiques du paysage en raison du développement industriel croissant dans la zone d'étude entre 2011 et 2020, nous n'avons pas pu tester les impacts relatifs du contrôle des prédateurs et des changements du paysage dans cette étude ; nous disposions de données avant-après, mais pas de données sur le contrôle et l'impact. Nous ne pensons pas que les changements du

paysage au cours de la période d'étude l'emportent sur les effets d'une réduction importante de la population. Lorsque les taux de réduction de la population sont élevés, les facteurs environnementaux (Rich et al., 2013) et la disponibilité des proies (Boitani, 2003 ; Fuller, 1989 ; Fuller et al., 2003) sont des déterminants moins importants de l'abondance et de la répartition des loups que la réduction de la population (Bassing et al., 2019). Ce n'est que lorsque les populations de loups sont soumises à des taux de réduction plus faibles (-35%) qu'elles réagissent plus fortement aux changements du paysage qu'à la réduction de la population (Bassing et al., 2019). **Cependant**, les programmes ciblés de contrôle des loups imposés par le gouvernement dans l'ouest du Canada visent généralement des taux de réduction de la population beaucoup plus élevés (~95%) (Bridger, 2019).

Nous recommandons aux gestionnaires de la faune qui mènent des programmes de contrôle des prédateurs d'investir dans des recherches qui mettent en œuvre un modèle d'étude avant-après (BACI) afin de permettre de tester empiriquement les effets relatifs du contrôle des prédateurs et d'autres facteurs environnementaux sur la population de loups, ainsi que sur la communauté mammifère dans son ensemble.

Le **contrôle létal** des loups entraîne des changements dans le comportement diurne des survivants (Frey et al., 2022) et dans leur comportement spatial, qui se manifeste dans le choix et la répartition de leur habitat. Le contrôle des prédateurs reste une stratégie principale dans la panoplie d'outils de conservation de la faune sauvage, bien qu'il soit critiqué comme étant un « coup dans le noir » en raison de l'absence de tests rigoureux des réponses au niveau communautaire (Lennox et al., 2018 ; Treves et al., 2016). Nous suggérons que chaque abattage soit une expérience adaptative avec une conception spécialement conçue pour quantifier les réponses démographiques, spatiales et comportementales du prédateur, de l'espèce cible à conserver et des espèces en interaction. Nous présentons ici des preuves initiales montrant que pendant les trois premières années d'un abattage de loups, la répartition des loups a changé d'une manière qui pourrait favoriser le rétablissement du caribou, mais qui pourrait également faciliter le rebond des loups. D'autres changements dans la communauté des mammifères sont toutefois probables, et nous recommandons vivement que toutes les mesures de conservation de la faune sauvage mettant en œuvre le contrôle des prédateurs investissent dans des recherches rigoureuses afin de quantifier les effets attendus - et inattendus.

References

Alberta Agriculture Forestry and Rural Economic Development, 2005. Alberta Vegetation Inventory Interpretation Standards. Edmonton, AB.

Alberta Biodiversity Monitoring Institute, 2017a. Wall-to-wall Human Footprint Inventory 2010. Edmonton, AB.

Alberta Biodiversity Monitoring Institute, 2017b. Wall-to-wall Human Footprint Inventory 2016. Edmonton, AB.

Alberta Biodiversity Monitoring Institute, 2019. Wall-to-Wall Human Footprint Inventory 2017. Edmonton, AB.

Alberta Environment and Parks, 2017. In: Parks, A.E.A. (Ed.), Draft Provincial Woodland Caribou Range Plan. Alberta Environment and Parks, Edmonton, AB, p. 135.

Alberta Sustainable Resource Development, Alberta Conservation Association, 2010. Status of the woodland caribou (rangifer tarandus caribou) in alberta: Update 2010 ed. A.S.R. Development, p. 88 pp., Edmonton, AB.

Avgar, T., Kuefler, D., Fryxell, J.M., 2011. Linking rates of diffusion and consumption in relation to resources. Am. Nat. 178, 182–190.

Barnas, A.F., Ladle, A., Burgar, J.M., Burton, A.C., Boyce, M.S., Eliuk, L., Grey, F., Heim, N., Paczkowski, J., Stewart, F.E.C., Tattersall, E., Fisher, J.T., 2024. How landscape traits affect boreal mammal responses to anthropogenic disturbance. Sci. Total Environ. 915, 169285.

Bassing, S.B., Ausband, D.E., Mitchell, M.S., Lukacs, P., Keever, A., Hale, G., Waits, L., 2019. Stable pack abundance and distribution in a harvested wolf population. J. Wildl. Manag. 83, 577–590.

Beirne, C., Sun, C., Tattersall, E.R., Burgar, J.M., Fisher, J.T., Burton, A.C., 2021. Multispecies modelling reveals potential for habitat restoration to re-establish boreal vertebrate community dynamics. J. Appl. Ecol. 58, 2821–2832.

Berger, K.M., Gese, E.M., Berger, J., 2008. Indirect effects and traditional trophic cascades: a test involving wolves, coyotes, and pronghorn. Ecology (Durham) 89, 818–828.

Boertje, R.D., Valkenburg, P., McNay, M.E., 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. J. Wildl. Manag. 60, 474–489.

Boitani, L., 2003. Wolf conservation and recovery. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), Wolves: Behavior, Ecology, and Concervation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, pp. 317–340.

Boucher, N.P., Anderson, M., Ladle, A., Procter, C., Marshall, S., Kuzyk, G., Starzomski, B.M., Fisher, J.T., 2022. Cumulative effects of widespread landscape change alter predator–prey dynamics. Sci. Rep. 12, 11692.

Boutin, S., Boyce, M.S., Hebblewhite, M., Hervieux, D., Knopff, K., Latham, M.C., Latham, A.D.M., Nagy, J., Seip, D., Serrouya, R., 2012. Why are caribou declining in the oil sands? Front. Ecol. Environ. 10, 65–67.

Bridger, M., 2019. South Peace Caribou Recovery Following Five Years of Experimental Wolf Reduction. BC Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development, p. 28.

Brown, D.E., Conover, M.R., 2011. Effects of large-scale removal of coyotes on pronghorn and mule deer productivity and abundance. J. Wildl. Manag. 75, 876–882.

Brown, J.S., 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. Evol. Ecol. Res. 1, 49–71.

Brown, L., Zedrosser, A., Arnemo, J.M., Fuchs, B., Kindberg, J., Pelletier, F., 2023. Landscape of fear or landscape of food? Moose hunting triggers an antipredator response in brown bears. Ecol. Appl. 33, e2840.

Burgar, J.M., Burton, A.C., Fisher, J.T., 2019. The importance of considering multiple interacting species for conservation of species at risk. Conserv. Biol. 33, 709–715.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach : With 31 Illustrations, 2nd edn. Springer, New York.

Canty, A., Ripley, B.D., 2021. Boot: Bootstrap r (S-plus) Functions.

Carbone, C., Gittleman, J.L., 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. Science (American Association for the Advancement of Science) 295, 2273–2276.

Chow-Fraser, G., Heim, N., Paczkowski, J., Volpe, J.P., Fisher, J.T., 2022. Landscape change shifts competitive dynamics between declining, at-risk wolverines and range-expanding coyotes, compelling a new conservation focus. Biol. Conserv. 266.

Clark, T., Hebblewhite, M., 2021. Predator control may not increase ungulate populations in the future: a formal meta-analysis. J. Appl. Ecol. 58, 812–824.

Cristescu, B., Stenhouse, G.B., Boyce, M.S., 2013. Perception of human-derived risk influences choice at top of the food chain. PLoS One 8, e82738.

Crooks, K.R., Soulé, M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. Nature 400, 563–566.

Cubaynes, S., MacNulty, D.R., Stahler, D.R., Quimby, K.A., Smith, D.W., Coulson, T., Boutin, S., 2014. Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern yellowstone wolves (canis lupus). J. Anim. Ecol. 83, 1344–1356.

Dabros, A., Pyper, M., Castilla, G., 2018. Seismic lines in the boreal and arctic ecosystems of north america: environmental impacts, challenges, and opportunities. Environ. Rev. 26, 214–229.

Darimont, C.T., Paquet, P.C., 2024. Canada wolf cull subsidy damages caribou habitat. Science 383, 489.

Darlington, S., Ladle, A., Burton, A.C., Volpe, J.P., Fisher, J.T., 2022. Cumulative effects of human footprint, natural features and predation risk best predict seasonal resource selection by white-tailed deer. Sci. Rep. 12, 1–12.

Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R.S., Boutin, S., 2017. Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. J. Appl. Ecol. 54, 253–263.

Dickie, M., McNay, S.R., Sutherland, G.D., Cody, M., Avgar, T., 2020. Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. J. Anim. Ecol. 89, 623–634.

Dickie, M., McNay, R., Sutherland, G., Sherman, G., Cody, M., 2021. Multiple lines of evidence for predator and prey responses to caribou habitat restoration. Biol. Conserv. 256, 109032.

Dickie, M., Sherman, G.G., Sutherland, G.D., McNay, R.S., Cody, M., 2022. Evaluating the impact of caribou habitat restoration on predator and prey movement. Conserv. Biol. 37, e14004.

Environment and Climate Change Canada, 2020. Amended recovery strategy for the woodland caribou (*rangifer tarandus caribou*), Boreal Population, in Canada, p. xiii + 143pp. Environment and Climate Change Canada, Ottawa.

Ethier, C., Barnas, A.F., Boucher, N.P., Baillie-David, K., Fisher, J.T., 2024. Lethal wolf control elicits change in moose habitat selection in unexpected ways. J. Wildl. Manag. In press.

Fisher, J.T., Burton, A.C., 2018. Wildlife winners and losers in an oil sands landscape. Front. Ecol. Environ. 16, 323–328.

Fisher, J.T., Burton, A.C., 2021. Spatial structure of reproductive success infers mechanisms of ungulate invasion in nearctic boreal landscapes. Ecol. Evol. 11, 900–911.

Fisher, J.T., Ladle, A., 2022. Syntopic species interact with large boreal mammals' response to anthropogenic landscape change. Sci. Total Environ. 153432.

Fisher, J.T., Anholt, B., Volpe, J.P., 2011. Body mass explains characteristic scales of habitat selection in terrestrial mammals. Ecol. Evol. 1, 517–528.

Fisher, J.T., Burton, A.C., Nolan, L., Roy, L., 2020. Influences of landscape change and winter severity on invasive ungulate persistence in the nearctic boreal forest. Sci. Rep. 10, 8742.

Fisher, J.T., Grey, F., Anderson, N., Sawan, J., Anderson, N., Chai, S.-L., Nolan, L., Underwood, A., Maddison, J.A., Fuller, H.W., Frey, S., Mallory, M., 2021. Indigenous-led camera-trap research on traditional territories informs conservation decisions for resource extraction. FACETS 6, 1266–1284.

Francis, A.L., Procter, C., Kuzyk, G., Fisher, J.T., 2021. Female moose prioritize forage over mortality risk in harvested landscapes. J. Wildl. Manag. 85, 156–168.

Frey, S., Tejero, D., Baillie-David, K., Burton, A.C., Fisher, J.T., 2022. Predator control alters wolf interactions with prey and competitor species over the diel cycle. Oikos e08821.

Fuller, H.W., Frey, S., Fisher, J.T., 2023. Integration of aerial surveys and resource selection analysis indicates human land use supports boreal deer expansion. Ecol. Appl. 33, e2722.

Fuller, T.K., 1989. Population dynamics of wolves in north-Central Minnesota. Wildl. Monogr. 3–41.

Fuller, T.K., Mech, L.D., Cochrane, J.F., 2003. Wolf population dynamics. In: Boitani, L. D.M.L. (Ed.), Wolves: Behavior, Ecology and Conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, pp. 161–190.

Gilliam, J.F., Fraser, D.F., 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. Ecology (Durham) 68, 1856–1862.

Greenberg, S., Godin, T., Whittington, J., 2019. Design patterns for wildlife-related camera-trap image analysis. Ecol. Evol. 9, 13706–13730.

Grilo, C., Lucas, P.M., Fernández-Gil, A., Seara, M., Costa, G., Roque, S., Rio-Maior, H., Nakamura, M., Álvares, F., Petrucci-Fonseca, F., Revilla, E., 2019. Refuge as major habitat driver for wolf presence in human-modified landscapes. Anim. Conserv. 22, 59–71.

Haber, G.C., 1996. Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. Conserv. Biol. 10, 1068–1081.

Hairston, N.G., Smith, F.E., Slobodkin, L.B., 1960. Community structure, population control, and competition. Am. Nat. 94, 421–425.

Hayes, R.D., Farnell, R., Richard, M.P.W., Carey, J., Dehn, M., Kuzyk, G.W., Baer, A.M., Gardner, C.L., O'Donoghue, M., 2003. Experimental reduction of wolves in the Yukon: ungulate responses and management implications. Wildl. Monogr. 1–35.

Hebblewhite, M., 2017. Billion dollar boreal woodland caribou and the biodiversity impacts of the global oil and gas industry. Biol. Conserv. 206, 102–111.

Hervieux, D., Hebblewhite, M., DeCesare, N.J., Russell, M., Smith, K., Robertson, S., Boutin, S., 2013. Widespread declines in woodland caribou (rangifer tarandus caribou) continue in Alberta. Can. J. Zool. 91, 872–882.

Hervieux, D., Hebblewhite, M., Stepnisky, D., Bacon, M., Boutin, S., 2014. Managing wolves (canis lupus) to recover threatened woodland caribou (rangifer tarandus caribou) in Alberta. Can. J. Zool. 92, 1029–1037.
Holland, J.D., Bert, D.G., Fahrig, L., 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. BioScience 54, 227–233.
Holland, J.D., Fahrig, L., Cappuccino, N., 2005. Body size affects the spatial scale of habitat–beetle interactions. Oikos 110, 101–108.
Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. Theor. Popul. Biol. 12, 197–229.
James, A.R.C., Boutin, S., Hebert, D.M., Rippin, A.B., 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. J. Wildl. Manag. 68, 799–809.
Johnson, C.J., Ray, J.C., St-Laurent, M.H., 2022. Efficacy and ethics of intensive predator management to save endangered caribou. Conserv. Sci. Pract. 4, e12729.
Kauffman, M.J., Varley, N., Smith, D.W., Stahler, D.R., MacNulty, D.R., Boyce, M.S., 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. Ecol. Lett. 10, 690–700.
Keim, J.L., DeWitt, P.D., Wilson, S.F., Fitzpatrick, J.J., Jenni, N.S., Lele, S.R., 2021. Managing animal movement conserves predator–prey dynamics. Front. Ecol. Environ. 19, 379–385.
Khan, P., Eliuk, L., Frey, S., Bone, C., Fisher, J.T., 2023. Shifts in diel activity of rocky mountain mammal communities in response to anthropogenic disturbance and sympatric invasive white-tailed deer. Global Ecol. Conserv. 41, e02355.
Langvatn, R., Hanley, T.A., 1993. Feeding-patch choice by red deer in relation to foraging efficiency. An experiment. Oecologia 95, 164–170.
Latham, A.D.M., Latham, M.C., Boyce, M.S., Boutin, S., 2011a. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. Ecol. Appl. 21, 2854–2865.
Latham, A.D.M., Latham, M.C., McCutchen, N.A., Boutin, S., 2011b. Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. J. Wildl. Manag. 75, 204–212.
Leclerc, M., Vander Wal, E., Zedrosser, A., Swenson, J.E., Kindberg, J., Pelletier, F., 2016. Quantifying consistent individual differences in habitat selection. Oecologia 180, 697–705.
Lennox, R.J., Gallagher, A.J., Ritchie, E.G., Cooke, S.J., 2018. Evaluating the efficacy of predator removal in a conflict-prone world. Biol. Conserv. 224, 277–289.
Lesmerises, F., Dussault, C., St-Laurent, M.-H., 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. For. Ecol. Manag. 276, 125–131.
Levin, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology (Durham) 73, 1943–1967.
Lima, S.L., Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Can. J. Zool. 68, 619–640.
Llaneza, L., López-Bao, J.V., Sazatornil, V., 2012. Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. Divers. Distrib. 18, 459–469.
Llaneza, L., García, E.J., Palacios, V., Sazatornil, V., López-Bao, J.V., 2016. Resting in risky environments: the importance of cover for wolves to cope with exposure risk in human-dominated landscapes. Biodivers. Conserv. 25, 1515–1528.
MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L., Hines, J.E., 2017. Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence. Elsevier.
McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized Linear Models, 2nd;2; Edn. Chapman and Hall, London, New York.
McKenzie, H.W., Merrill, E.H., Spiteri, R.J., Lewis, M.A., 2012. How linear features alter predator movement and the functional response. Interface Focus 2, 205–216.
Mitchell, W.A., Lima, S.L., 2002. Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. Oikos 99, 249–259.
Morris, D.W., 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. Oecologia 136, 1–13.
Mysterud, A., Ostbye, E., 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. Wildl. Soc. Bull. 27, 385–394.
Nagy-Reis, M., Dickie, M., Calvert, A.M., Hebblewhite, M., Hervieux, D., Seip, D.R., Gilbert, S.L., Venter, O., DeMars, C., Boutin, S., Serrouya, R., 2021. Habitat loss accelerates for the endangered woodland caribou in western Canada. Conserv. Sci. Pract. 3.
Neilson, E.W., Avgar, T., Burton, A.C., Broadley, K., Boutin, S., 2018. Animal movement affects interpretation of occupancy models from camera-trap surveys of unmarked animals. Ecosphere (Washington, D.C) 9.
Ordiz, A., StØEn, O.-G., Delibes, M., Swenson, J.E., Sveriges, L., 2011. Predators or prey? Spatio-temporal discrimination of human-derived risk by brown bears. Oecologia
Packer, C., Kosmala, M., Cooley, H.S., Brink, H., Pintea, L., Garshelis, D., Purchase, G., Strauss, M., Swanson, A., Balme, G., Hunter, L., Nowell, K., 2009. Sport hunting, predator control and conservation of large carnivores. PLoS One 4, e5941.
Pickell, P.D., Andison, D.W., Coops, N.C., 2013. Characterizations of anthropogenic disturbance patterns in the mixedwood boreal forest of Alberta, Canada. For. Ecol. Manag. 304, 243–253.
Pickell, P.D., Andison, D.W., Coops, N.C., Gergel, S.E., Marshall, P.L., 2015. The spatial patterns of anthropogenic disturbance in the western Canadian boreal forest following oil and gas development. Can. J. For. Res. 45, 732–743.
R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. In R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
Reynolds, J.C., Tapper, S.C., 1996. Control of mammalian predators in game management and conservation. Mammal Rev. 26, 127–155.
Rich, L.N., Russell, R.E., Glenn, E.M., Mitchell, M.S., Gude, J.A., Podruzny, K.M., Sime, C. A., Laudon, K., Ausband, D.E., Nichols, J.D., 2013. Estimating occupancy and predicting numbers of gray wolf packs in Montana using hunter surveys: estimating occupancy of wolf packs. J. Wildl. Manag. 77, 1280–1289.
Rosenzweig, M.L., 1981. A theory of habitat selection. Ecology 62, 327–335.
Rosenzweig, M.L., 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. Am. Nat. 137, S5–S28.
Ruprecht, J., Eriksson, C.E., Forrester, T.D., Spitz, D.B., Clark, D.A., Wisdom, M.J., Bianco, M., Rowland, M.M., Smith, J.B., Johnson, B.K., 2021. Variable strategies to solve risk–reward tradeoffs in carnivore communities. Proc. Natl. Acad. Sci. 118, e2101614118.
Serrouya, R., Seip, D.R., Hervieux, D., McLellan, B.N., McNay, R.S., Steenweg, R., Heard, D.C., Hebblewhite, M., Gillingham, M., Boutin, S., 2019. Saving endangered species using adaptive management. Proc. Natl. Acad. Sci. 116, 6181–6186.
Serrouya, R., Dickie, M., Lamb, C., van Oort, H., Kelly, A.P., DeMars, C., McLoughlin, P. D., Larter, N.C., Hervieux, D., Ford, A.T., Boutin, S., 2021. Trophic consequences of terrestrial eutrophication for a threatened ungulate. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 288, 20202811.
Sih, A., 1984. The behavioral response race between predator and prey. Am. Nat. 123, 143–150.
Sih, A., Del Giudice, M., 2012. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. Philos. Trans. R. Soc. B 367, 2762–2772.
Soulé, M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Wright, J., Sorice, M., Hill, S., 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. Conserv. Biol. 2, 75–92.
Stamps, J., Groothuis, T.G.G., 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 85, 301–325.
Stewart, F.E.C., Fisher, J.T., Burton, A.C., Volpe, J.P., 2018. Species occurrence data reflect the magnitude of animal movements better than the proximity of animal space use. Ecosphere 9, e02112.
Sun, C., Beirne, C., Burgar, J.M., Howey, T., Fisher, J.T., Burton, A.C., 2021. Simultaneous monitoring of vegetation dynamics and wildlife activity with camera traps to assess habitat change. Remote Sens. Ecol. Conserv. 7, 666–684.
Tattersall, E.R., Burgar, J.M., Fisher, J.T., Burton, A.C., 2020a. Boreal predator co-occurrences reveal shared use of seismic lines in a working landscape. Ecol. Evol. 10, 1678–1691.
Tattersall, E.R., Burgar, J.M., Fisher, J.T., Burton, A.C., 2020b. Mammal seismic line use varies with restoration: applying habitat restoration to species at risk conservation in a working landscape. Biol. Conserv. 241, 108295.
Terborgh, J., Estes, J.A., 2010. Trophic Cascades : Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature. Island Press, Washington, UNITED STATES.
Treves, A., Krofel, M., McManus, J., 2016. Predator control should not be a shot in the dark. Front. Ecol. Environ. 14, 380–388.
Wallach, A.D., Ritchie, E.G., Read, J., O'Neill, A.J., 2009. More than mere numbers: the impact of lethal control on the social stability of a top-order predator. PLoS One 4, e6861.
Whittington, J., St. Clair, C.C., Mercer, G., 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. Ecol. Appl. 15, 543–553.
Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N.J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, J., Musiani, M., 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. J. Appl. Ecol. 48, 1535–1542.
Wittische, J., Heckbert, S., James, P.M.A., Burton, A.C., Fisher, J.T., 2021. Community-level modelling of boreal forest mammal distribution in an oil sands landscape. Sci. Total Environ. 755, 142500.
Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. Methods Ecol. Evol. 1, 3–14.