Sélection de l'habitat des loups par rapport aux structures récréatives dans un parc national

Journal of Mammalogy, 101(6):1638–1649, 2020
DOI:10.1093/jmammal/gyaa115
Published online October 13, 2020

Wolf habitat selection in relation to recreational structures in a national park

Kimberly Malcolm, Marianne Cheveau, and Martin-Hugues St-Laurent*

Département de Biologie, Chimie et Géographie, Center for Forest Research, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Québec G5L 3A1, Canada (KM)
Direction de l'expertise sur la faune terrestre, l'herpétofaune et l'avifaune, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 880 chemin Sainte-Foy, 2e étage, Québec City, Québec G1S 4X4, Canada (MC)
Département de Biologie, Chimie et Géographie, Centre for Northern Studies and Center for Forest Research, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Québec G5L 3A1, Canada (M-HS-L)

** Correspondent: martin-hugues_st-laurent@uqar.ca*

Résumé

Bien que la plupart des prédateurs **évitent** généralement l'activité humaine, certains individus s'y habituent. L'accoutumance à la présence humaine et aux infrastructures par des espèces prédatrices telles que les loups peut entraîner des conflits impliquant des risques graves pour la sécurité publique et pour la survie des animaux concernés. Ce projet de recherche vise donc à mettre en lumière la relation entre les loups et les structures récréatives à l'aide de données télémétriques provenant de 10 loups situés dans le parc national du Mont-Tremblant (Québec, Canada) et ses environs. À l'aide de fonctions de sélection des ressources (RSFs), nous avons observé la sélection de l'habitat des loups par rapport à ces structures au cours de trois périodes biologiques (mise-bas : mai-juin ; rendez-vous : juin-octobre ; et nomadisme : octobre-avril). Nos résultats ont révélé que les loups choisissaient la proximité des structures linéaires (routes et sentiers) pendant les périodes de mise bas et de rendez-vous, mais que ce choix dépendait de la densité de ces structures dans les environs (c'est-à-dire une réponse fonctionnelle dans la sélection de l'habitat) : les loups **choisissaient** la proximité des structures linéaires lorsque celles-ci étaient présentes en plus grande densité. Les loups **évitaient** les structures d'habitation (terrains de camping, chalets, installations du parc), en particulier lorsque ces structures étaient présentes en plus grande densité, ce qui suggère que les loups les percevaient comme un risque. Ces résultats suggèrent que les conflits entre les visiteurs et les loups étaient peu susceptibles de se produire dans les terrains de camping pendant la durée de notre étude. Cela pourrait indiquer que les mesures de gestion mises en œuvre par le parc à la suite des épisodes de conflit passés ont été efficaces. **Cependant**, l'utilisation des structures linéaires par les loups pourrait conduire à une tolérance accrue à la proximité humaine si elle n'était pas gérée.

Mots clés : terrains de camping, *Canis lupus*, réponses fonctionnelles, parc national, routes, RSE, tolérance

INTRODUCTION

La cohabitation entre les humains et la faune sauvage est un élément important à prendre en compte dans la gestion et la conservation de la faune sauvage, car la présence de structures et d'activités humaines peut avoir un impact sur le comportement (Beale 2007), la reproduction et la survie (Kerley et al. 2002 ; Leclerc et al. 2014) des animaux sauvages. Selon **l'hypothèse du risque de perturbation** (Frid et Dill 2002), les animaux perçoivent les perturbations humaines comme un risque de prédation. **Par conséquent**, les perturbations anthropiques non létales peuvent affecter les individus et les populations à différents niveaux, comme le démontrent les nombreuses recherches menées sur le sujet : par exemple, les perturbations humaines peuvent affecter la survie et le succès reproductif des tigres de l'Amour (*Panthera tigris altaica* ; Kerley et al. 2002) ou le comportement alimentaire des grizzlis (*Ursus arctos horribilis* ; White et al. 1999). **De plus**, il a été démontré que les perturbations humaines modifient également la sélection de l'habitat sur le plan spatial ou temporel (Gibeau et al. 2002 ; Theuerkauf et al. 2003*a* ; George et Crooks 2006 ; Gaynor et al. 2018), ce qui peut entraîner une perte indirecte d'habitat (Polfus et al. 2011).

Bien que les perturbations anthropiques puissent avoir des effets négatifs sur la faune sauvage, certains individus ou groupes d'individus peuvent au contraire faire preuve d'une plus grande tolérance à leur égard (pour des exemples, voir Thiel et al. 1998 ; Bouyer et al. 2015). Certaines espèces sauvages peuvent même s'habituer aux perturbations humaines (Whittaker et Knight 1998 ; Kloppers et al. 2005) ou apprendre à utiliser les humains à leur propre avantage, une situation qui a été observée même chez un prédateur de haut niveau tel que l'ours brun (Steyaert et al. 2016).

Ces comportements entraînent cependant souvent des conflits avec les humains, en particulier lorsqu'ils sont exprimés par des espèces prédatrices (McCullough 1982 ; Linnell et al. 2002 ; Inskip et Zimmermann 2009). Des problèmes peuvent survenir dans les environnements urbains et suburbains (Lewis et al. 2015 ; Baker et Timm 2017), mais aussi dans les zones de loisirs (McCullough 1982 ; Schirokauer et Boyd 1998). Dans certains pays, ces problèmes sont plus fréquents lorsque des prédateurs de haut niveau tels que les tigres (*Panthera tigris*) et les léopards (*P. pardus*) entrent en conflit direct avec les résidents vivant à proximité ou à l'intérieur des parcs nationaux, soit par des attaques, soit par la prédation (pour des exemples, voir Acharya et al. 2016 ; Lamichhane et al. 2018). Ces situations peuvent avoir de graves répercussions pour les personnes concernées et entraînent souvent l'élimination des animaux incriminés. En Amérique du Nord, ce problème n'est pas aussi répandu, mais des conflits peuvent survenir dans les parcs nationaux et autres zones protégées lorsque les prédateurs s'approchent trop près des utilisateurs récréatifs à proximité des terrains de camping ou des sentiers de randonnée (pour des exemples, voir Thompson 2001 ; Linnell et al. 2002 ; Sponarski et al. 2015). Ces problèmes ont été résolus de différentes manières, notamment par le recours à des mesures létales, à la relocalisation ou à des tactiques dissuasives.

Le loup gris (*Canis lupus*) est un prédateur de haut niveau présent dans tout l'hémisphère nord (Mech et Boitani 2003). Bien qu'il ait été démontré que les loups évitent les zones à forte activité humaine (par exemple, Massolo et Meriggi 1998 ; Theuerkauf et al. 2003*a*), ils sont également connus pour utiliser des structures linéaires artificielles telles que les routes et les

sentiers (Whittington et al. 2005 ; Lesmerises et al. 2012 ; Dickie et al. 2017) et diverses sources de nourriture anthropiques (Ciucci et al. 2003 ; Ehlers et al. 2014) lorsque l'occasion se présente. Parfois, les loups peuvent s'approcher des humains et adopter des comportements antagonistes lorsqu'ils perdent leur peur des gens, un phénomène également observé chez d'autres espèces de prédateurs (Linnell et al. 2002). Ce type de comportement a été observé dans certains parcs nationaux (par exemple, l'île Vargas, en Colombie-Britannique, et le parc provincial Algonquin, en Ontario ; voir Linnell et al. 2002 pour plus de détails), où les activités récréatives dans l'habitat des loups peuvent accroître les contacts entre les humains et les loups. Lorsque les loups perdent leur crainte des humains, ces contacts accrus peuvent présenter un risque sérieux non seulement pour la sécurité publique (Linnell et al. 2002 ; McNay, 2002), mais aussi pour la survie des animaux concernés. Les prédateurs qui manifestent des comportements d'accoutumance sont généralement abattus (Sillero-Zubiri et Laurenson, 2001), souvent de manière relativement non ciblée (Treves et Karanth, 2003), ce qui n'est pas conforme aux objectifs de conservation promus par les parcs nationaux. Un prédateur qui s'est habitué aux infrastructures humaines peut encore avoir peur des humains eux-mêmes. Les mécanismes impliqués dans le développement des comportements d'accoutumance des loups aux humains ne semblent pas se déclencher facilement (par exemple, Wam et al. 2014) ; il convient donc de consacrer davantage d'efforts à la compréhension de la manière dont les loups réagissent à l'activité humaine et aux structures récréatives.

Cet article vise à mettre en lumière la relation entre les loups et les structures et activités récréatives humaines du point de vue de la sélection de l'habitat, en utilisant les données télémétriques provenant de loups vivant dans une zone caractérisée par un niveau élevé d'activité récréative. Plus précisément, l'objectif de notre étude était de décrire la sélection saisonnière de l'habitat des loups au troisième ordre de sélection (c'est-à-dire à l'intérieur du domaine vital ; sensu Johnson 1980), en accordant une attention particulière à la sélection des structures récréatives (routes, sentiers, campings et chalets). Des recherches antérieures sur la sélection de l'habitat des loups en relation avec l'activité humaine ont indiqué que les loups choisissent généralement des zones où la densité routière est faible (Thiel 1985 ; Wydeven et al. 2001 ; Llaneza et al. 2011) et les routes moins fréquentées (Whittington et al. 2005). À petite échelle, **cependant**, il a été démontré qu'ils choisissent des structures linéaires pour faciliter leurs déplacements et augmenter leurs chances de rencontrer des proies (Jedrzejewski et al. 2004 ; Whittington et al. 2005, 2011). Des recherches ont également montré qu'ils évitent les zones où l'activité humaine est particulièrement intense, telles que les villes ou les agglomérations (Theuerkauf et al. 2003*a* ; Carricondo-Sanchez et al. 2020) et les chalets (Lesmerises et al. 2012). Nous avons donc émis **l'hypothèse** que les structures anthropiques influencent le choix de l'habitat des loups dans la zone d'étude au niveau du domaine vital. Nous avons prédit que les loups : **1**) choisiraient des structures linéaires (routes et sentiers combinés), car celles-ci facilitent leurs déplacements ; et **2**) éviteraient les zones d'activité humaine intense, telles que les structures d'habitation (campings, chalets et installations de parc combinés).

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude (Fig. 1) englobe le Parc national du Mont-Tremblant (1510 km² ; ci-après PNMT) et ses environs, y compris la majeure partie de la réserve faunique Rouge-Matawin (1394 km² ; ci-après RMWR) et la ZEC (Zone d'exploitation contrôlée) zone d'exploitation contrôlée) Lavigne (406 km²) au Québec (Canada). Située dans les vestiges d'une ancienne chaîne de montagnes au sud des Laurentides, la zone d'étude présente un relief vallonné et une altitude moyenne de 460 m. Elle se trouve à la limite nord de la forêt décidue, à la frontière entre les forêts décidues et mixtes. Elle se trouve principalement dans le domaine bioclimatique de l'érable à sucre et du bouleau jaune, mais sa partie nord se trouve dans le domaine du sapin baumier et du bouleau jaune (Saucier et al. 2011). Ces deux domaines se caractérisent par la présence d'essences feuillues telles que l'érable (*Acer* spp.) et le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*), ainsi que d'essences conifères telles que le sapin baumier (*Abies balsamea*) et l'épinette (*Picea* spp.). La zone d'étude bénéficie d'un climat subarctique continental avec des précipitations annuelles moyennes d'environ 1 000 mm et une température annuelle moyenne de 2,5°C (Robitaille et Saucier 1998). La zone d'étude est également très fréquentée par les amateurs de loisirs - le PNMT à lui seul accueille environ 500 000 visiteurs par an (H. Tennier, directeur de la conservation et de l'éducation du PNMT, communication personnelle) - ce qui nous offre l'occasion de tester nos hypothèses dans une zone où les niveaux d'activité récréative sont élevés et où nous pouvons observer un gradient linéaire (PNMT = 0,434 km/km² ; ZEC = 1,48 km/km² ; RMWR = 1,69 km/km²) et de structures d'habitation (PNMT = 0,684 structure d'habitation/km² ; ZEC = 1,38 structure d'habitation/km² ; RMWR = 0,104 structure d'habitation/km²). Les activités populaires comprennent, entre autres, le camping, la randonnée, le cyclisme et la pêche. Si la chasse et le piégeage sont interdits dans le PNMT, ils sont autorisés dans la ZEC Lavigne et la RMWR. Les visiteurs sont principalement présents dans la zone d'étude de mai à novembre, avec un pic de fréquentation entre fin juin et fin août, suivi d'un deuxième pic moins important début octobre (d'après le nombre d'accès quotidiens vendus). La ZEC et la RMWR sont fermées pendant l'hiver, tandis que le PNTM reste ouvert avec une fréquentation réduite et un accès routier limité.

La zone d'étude abrite deux grandes espèces de canidés : le loup gris et le coyote de l'Est (*Canis latrans*), ainsi que des hybrides loup-coyote. Le loup de l'Est (*Canis lycaon*), dont le statut en tant qu'espèce fait encore débat, a également été mentionné dans la région. Les proies préférées des loups dans la région comprennent l'orignal (*Alces americanus*), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et le castor Américain (*Castor canadensis*).

Au cours des dernières décennies, le PNMT a rencontré quelques loups problématiques qui semblaient habitués à la présence humaine (Tennier 2008). Ces individus ne s'enfuyaient pas à l'approche de véhicules ou de personnes, et certains allaient même jusqu'à harceler les campeurs à la recherche de nourriture. Bien qu'aucune rencontre agressive n'ait été signalée à ce jour, les loups présentant des comportements problématiques ont été euthanasiés afin d'éviter d'éventuelles altercations (Tennier 2008).

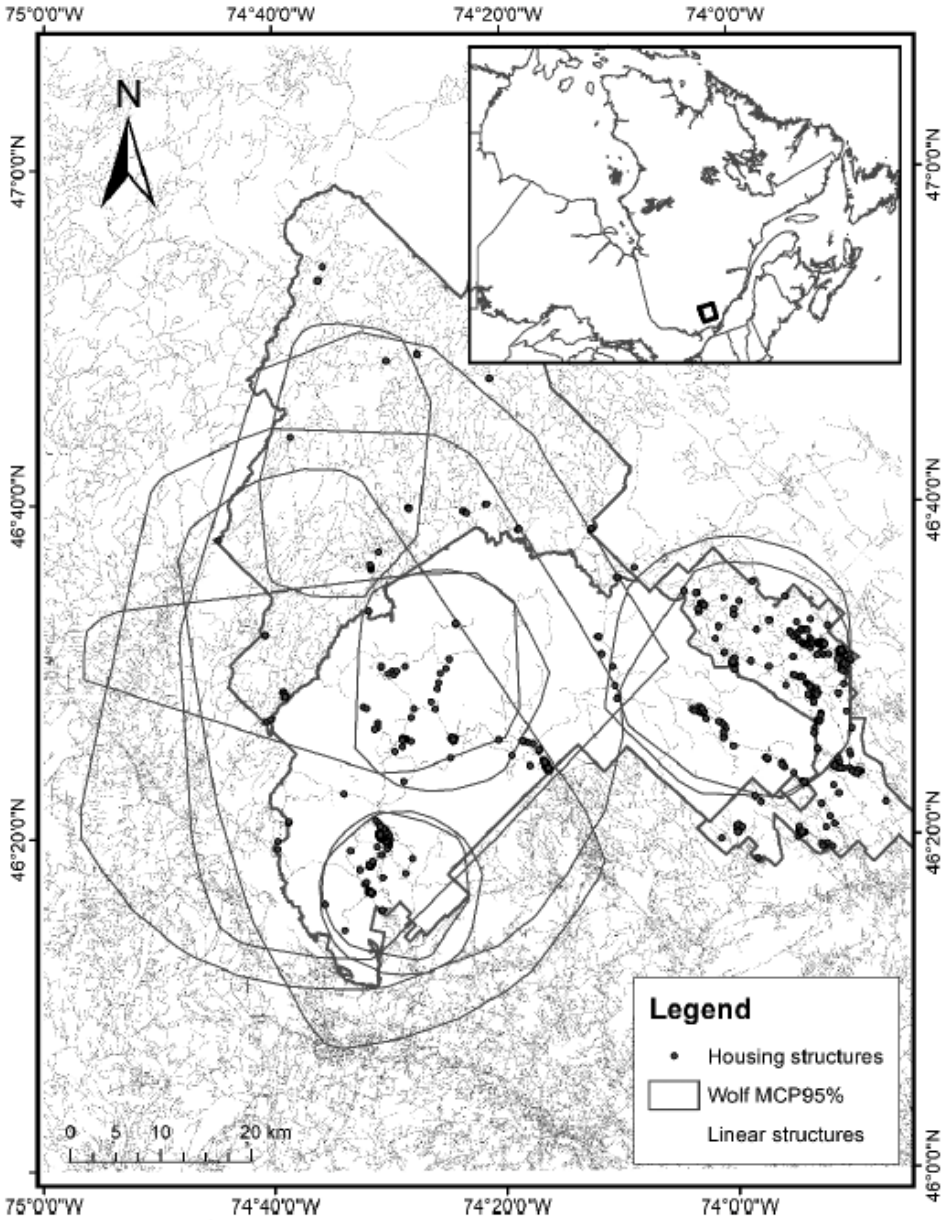

Fig. 1. Zone d'étude située au Québec, au Canada (encart en haut à droite), qui comprend le Parc national du Mont-Tremblant (PNMT ; au centre) et la majeure partie de la réserve faunique Rouge-Matawin (au nord) et la ZEC Lavigne (à l'Est). Les polygones représentent les territoires (basés sur un polygone convexe minimal [PCM] de 95% des emplacements GPS) de 10 loups pendant toute la période de surveillance, les lignes gris pâle représentent les structures linéaires (routes, sentiers) et les points représentent les structures d'habitation (chalets, terrains de camping, centres d'accueil)

Capture et télémétrie

Dix loups adultes (cinq mâles, cinq femelles ; 24 550 localisations GPS) ont été capturés entre septembre 2015 et mai 2017 à l'aide de pièges à mâchoires certifiés (modèles Livestock Protection EZ Grip #7, Alaskan Bridger #5 et MB 750 Alaskan) appâtés avec des appâts commerciaux, de l'urine de loup ou de coyote et des excréments de loup, de chien ou de coyote. Une fois immobilisés physiquement (sans utilisation de médicaments), les loups ont été équipés de colliers de télémétrie GPS/Iridium Telonics TGW-4470-4 programmés pour acquérir une position toutes les 3 heures pendant une période de 12 mois, après quoi les colliers se sont automatiquement détachés (dispositifs à largage automatique). Toutes les manipulations ont été approuvées par le Comité de bien-être animal du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP ; numéros de certificat CPA 15-16, CPA 16-08 et CPA 17-17) et étaient conformes aux directives de l'American Society of Mammalogists

(Sikes et al. 2016). Parmi les 10 loups, sept ont été suivis pendant une année entière, tandis qu'une femelle a été capturée quelques jours après avoir perdu son premier collier et a été équipée d'un nouveau, fournissant ainsi deux années de données. Deux loups ont été capturés quatre mois avant la fin du projet, de sorte que leurs données pour la **période nomade** n'ont pas été incluses dans cette étude. Parmi les cinq femelles, une a été confirmée comme femelle reproductrice (allaitant lors de sa capture), deux ont été soupçonnées d'être des femelles reproductrices en raison de leurs schémas de déplacement pendant la saison de reproduction, et une était une dispersée. Chez les mâles, deux ont été soupçonnés d'être des mâles reproducteurs en raison de leur taille et de leur agressivité lors de leur capture, tandis qu'un était un disperseur. La dernière femelle et les deux mâles restants n'ont montré aucun signe de reproduction ou de dispersion active.

Périodes annuelles

Nous avons établi trois périodes annuelles en fonction de la biologie et du comportement des loups : la période de mise bas, la période de site de rendez-vous et la période nomade (Houle et al. 2010 ; Lesmerises et al. 2012). Pendant la période de mise bas, les loups concentrent leur activité autour de la tanière, où se trouvent les petits (Hénault et Jolicoeur 2003 ; Mech et Boitani 2003 ; Milakovic et al. 2011). Pendant la période de site de rendez-vous, les petits sont plus mobiles et sont déplacés vers divers sites de rendez-vous où les membres de la meute se rassemblent régulièrement (Hénault et Jolicoeur 2003 ; Theuerkauf et al. 2003*b*). **Enfin**, pendant la **période nomade**, toute la meute voyage et chasse ensemble (Hénault et Jolicoeur 2003 ; Lesmerises et al. 2012).

Les dates de début et de fin de chaque période variaient selon les individus et les années et ont été déterminées à l'aide de graphiques représentant la distance parcourue par les loups par rapport à leur site de capture respectif au fil du temps (Courbin et al. 2009 ; Tremblay-Gendron 2012). Les individus présentant un comportement de mise bas ont montré un plateau distinct, indiquant qu'ils ont passé plusieurs semaines dans la même zone. Pour les femelles, cette observation visuelle a été complétée par un graphique du nombre de localisations GPS réussies par jour afin de valider ou d'affiner la date de début de la période de mise bas ; les périodes avec de faibles taux de réussite de localisation ont été attribuées aux femelles restant dans la tanière (Swanepoel et al. 2010), ce qui peut bloquer la réception GPS. La période de mise bas couvrait les mois d'avril/mai à juin/juillet. Nous avons attribué les dates moyennes de début et de fin aux individus qui ne présentaient pas de comportement de mise bas. L'objectif n'était pas de catégoriser l'absence de comportement de mise bas, mais plutôt d'observer le comportement des loups pendant les périodes biologiques pertinentes pour la population. La période de rendez-vous s'étend de juin/juillet à octobre et a été marquée par la fin de la période de mise bas. La **date de transition** entre les périodes de rendez-vous et de nomadisme a été estimée visuellement en représentant graphiquement la distance entre deux loups de la même meute. Le 17 octobre était la meilleure estimation, car les loups sont passés d'une séparation à une longue période de cohabitation. Cette date se situe dans la fourchette de celles identifiées dans d'autres études sur les loups au Québec (par exemple, Houle et al. 2010 ; Lesmerises et al. 2012). Nous avons ensuite utilisé la même date pour toutes les meutes et toutes les années.

Analyses géomatiques et statistiques

Comme aucun médicament n'a été administré pendant les manipulations et que les animaux n'ont été manipulés que pendant environ 15 minutes, nous avons choisi de ne supprimer que les 6 premières heures afin de tenir compte des réactions de stress liées à la capture et à la manipulation, qui peuvent ne pas être représentatives du comportement normal.

Nous avons déterminé la sélection de l'habitat des loups pour chaque période selon le **troisième ordre** de sélection de Johnson (Johnson 1980) à l'aide de fonctions de sélection des ressources (RSF - Boyce et al. 2002 ; Manly et al. 2002), avec l'individu et l'année comme variables aléatoires. À l'aide d'informations cartographiques, nous avons comparé les attributs des emplacements des loups avec ceux d'un nombre égal d'emplacements aléatoires répartis dans le domaine vital saisonnier de chaque loup afin de construire des modèles candidats prédisant la probabilité relative de présence des loups sur la base d'un ensemble de variables prédictives.

Les territoires individuels ont été délimités pour chaque période à l'aide de **polygones convexes minimaux** (MCP - Bowen 1982 ; McLoughlin et al. 2004) de 95% afin d'exclure les excursions extraterritoriales (Kays et al. 2008 ; Lesmerises et al. 2012). Bien que d'autres méthodes se soient avérées plus précises pour déterminer la forme et la taille des territoires, nous souhaitions délimiter une zone dans laquelle les loups auraient pu se trouver afin de répartir des points aléatoires, puis de comparer les modèles de sélection d'habitat entre les ressources utilisées (localisations GPS) et disponibles (points aléatoires). Pour ce faire, les MCP sont souvent préconisés dans les études de sélection d'habitat menées sur les grands mammifères (par exemple, Gillies et al. 2006 ; Gustine et al. 2006 ; Courbin et al. 2009 ; Leclerc et al. 2012), y compris les loups (McLoughlin et al. 2004 ; Houle et al. 2010 ; Lesmerises et al. 2012). Les positions GPS situées en dehors des MCPs saisonniers ont ensuite été **écartées** des analyses ultérieures. Sur les 10 loups capturés, deux individus (un mâle et une femelle) qui ont quitté la zone d'étude pendant la dispersion ont été écartés des analyses pour la période pendant laquelle la dispersion s'est produite. Sur la base d'observations visuelles du chevauchement des domaines vitaux, nous avons établi que nos 10 loups appartenaient à sept meutes distinctes.

Plusieurs variables ont été incluses dans les modèles candidats (Tableau 1), et tous les modèles ont été analysés à l'aide d'une régression logistique mixte (Boyce et al. 2002). Nous avons classé les habitats en huit types de couverture terrestre : conifères (8,08% de la zone d'étude) ; feuillus (29,47%) ; mixtes (25,51%) ; régénération (11,31%) ; coupes à blanc de moins de 20 ans (5,01%) ; coupes partielles de moins de 20 ans (6,22%) ; plans d'eau (9,23%) ; et autres (5,18% ; voir le Tableau 1 pour les descriptions) à l'aide de cartes écoforestières à l'échelle 1:20 000 produites en 2010 et mises à jour en 2015 et 2016 (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, Canada). La taille minimale des polygones était de 4 ha pour les peuplements forestiers et de 2 ha pour les zones non boisées (par exemple, lacs, roches nues). Afin de réduire le nombre de variables dans nos modèles candidats, nous avons d'abord entrepris une RSF en utilisant uniquement les catégories de couverture terrestre comme variables. Avant cette RSF, nous avons observé le rapport utilisation/disponibilité de chaque catégorie d'habitat afin de déterminer, pour chaque période biologique, celle qui présentait la sélection la plus neutre (c'est-à-dire le rapport utilisation/disponibilité le plus proche de 1). Cette catégorie d'habitat, appelée catégorie de référence, a été omise de la RSF

afin d'éviter la multicolinéarité causée par la présence de toutes les variables fictives mutuellement exclusives. Nous avons ensuite exécuté nos modèles mixtes de probabilité d'occurrence du loup (0 contre 1) et classé les catégories de couverture terrestre dont les coefficients étaient significativement supérieurs à 0 comme « couvertures terrestres sélectionnées » et les autres catégories comme « autres couvertures terrestres » (selon Lesmerises et al. 2012) et avons utilisé cette classification simplifiée dans nos modèles candidats.

Tableau 1. Description, plage et valeur moyenne avec IC à 95% de toutes les variables incluses dans les modèles les plus parcimonieux expliquant la sélection de l'habitat des loups par rapport aux structures récréatives dans le parc national du Mont-Tremblant et ses environs (Québec, Canada) entre 2015 et 2017. Les plages et les moyennes sont calculées à partir de la disponibilité moyenne calculée pour tous les territoires saisonniers sur la base de 8 à 10 loups répartis dans sept meutes. RSF = fonction de sélection des ressources

Variable	Description	Seasonal home ranges			
		Min	Max	Mean	95% *CI*
Land cover coverage (%)					
Conifer	> 40-year-old stands dominated by coniferous species (> 75% cover)	4.37	14.20	8.94	[8.06; 9.82]
Deciduous	> 40-year-old stands dominated by deciduous species (> 75% cover)	16.40	39.07	28.60	[26.31; 30.88]
Mixed	> 40-year-old stands dominated by both deciduous and coniferous species (25–75% coniferous)	10.67	41.35	27.40	[24.94; 29.86]
Regeneration	Stands dominated by 20- to 40-year-old age class and 10-year-old stands originating from > 20-year-old cuts	5.81	29.06	13.96	[12.02; 15.09]
Clear-cuts	All clear-cuts < 20 years old (harvest > 75%)	0.00	10.83	3.34	[2.41; 4.28]
Partial cuts	All partial cuts < 20 years old (harvest < 75%)	0.00	31.46	7.02	[4.57; 9.47]
Water	Lakes, rivers, and inundated sites	2.81	12.67	8.18	[7.15; 9.20]
Other	Underrepresented classes, including human-use lands, natural disturbances, and open habitat	0.00	5.28	2.55	[2.09; 3.01]
Selected habitat	Binary variable of land cover categories classified as selected based on a preliminary RSF model that included only the land cover variables	22.67	55.95	36.98	[34.23; 39.73]
Other variables					
Elevation	Topographical elevation (in km)[a]	0.35	0.52	0.48	[0.46; 0.49]
Dist. to housing ($\alpha = 250$)	Decay distance of wolf or random location to nearest housing structure using an alpha value of 250	0.78	0.95	0.87	[0.85; 0.86]
Dist. to housing ($\alpha = 1{,}000$)	Decay distance of wolf or random location to nearest housing structure using an alpha value of 1,000	0.47	0.82	0.63	[0.60; 0.67]
Dist. to linear ($\alpha = 50$)	Decay distance of wolf or random location to nearest linear structure using an alpha value of 50	0.61	0.87	0.74	[0.72; 0.76]
Dist. to linear ($\alpha = 500$)	Decay distance of wolf or random location to nearest linear structure using an alpha value of 500	0.08	0.49	0.27	[0.24; 0.31]
Dist. to linear ($\alpha = 1{,}000$)	Decay distance of wolf or random location to nearest linear structure using an alpha value of 1,000	0.02	0.32	0.15	[0.12; 0.17]
Housing density ($r = 1{,}000$ m)	Density of housing structures in a buffer zone with a radius buffer of 1,000 m (units/km^2)	< 0.01	1.33	0.95	[0.57; 1.33]
Housing density ($r = 1{,}500$ m)	Density of housing structures in a buffer zone with a radius buffer of 1,500 m (units/km^2)	< 0.01	3.63	0.92	[0.57; 1.28]
Housing density ($r = 2{,}000$ m)	Density of housing structures in a buffer zone with a radius buffer of 2,000 m (units/km^2)	< 0.01	3.46	0.88	[0.55; 1.20]
Linear density ($r = 250$ m)	Density of linear structures in a buffer zone with a radius buffer of 250 m (km/km^2)	0.40	2.24	1.30	[1.16; 1.44]
Linear density ($r = 1{,}500$ m)	Density of linear structures in a buffer zone with a radius buffer of 1,500 m (km/km^2)	0.44	2.29	1.30	[1.16; 1.43]
Linear density ($r = 2{,}000$ m)	Density of linear structures in a buffer zone with a radius buffer of 2,000 m (km/km^2)	0.44	2.29	1.29	[1.16; 1.43]

[a] As obtained from GeoGratis (Natural Resources Canada).

Les variables environnementales ont été extraites directement de la localisation des loups et comprenaient le type de couverture terrestre et l'altitude, cette dernière étant connue dans la littérature pour influencer l'habitat des loups (Theuerkauf et al. 2003b ; Milakovic et al. 2011 ; Lesmerises et al. 2012). Nous avons obtenu les données d'altitude auprès de GeoGratis (Ressources naturelles Canada), tandis que le PNMT, le RMWR et la ZEC Lavigne ont fourni des cartes des routes, des sentiers de randonnée et des installations récréatives situés dans leur zone respective. Les routes situées dans le parc, la ZEC et le RMWR sont pour la plupart des chemins de terre non revêtus, tandis que les routes situées en dehors de ces zones sont pour la plupart revêtues. Tous les types de routes (primaires, secondaires, tertiaires) ont été inclus dans notre analyse. Les variables anthropiques incluses dans les modèles étaient la distance euclidienne par rapport à la structure linéaire la plus proche (routes ou sentiers de randonnée) et aux structures d'habitation les plus proches (campings, chalets, centres d'accueil et installations du parc), la densité des structures linéaires, la densité des structures d'habitation ainsi que les interactions entre la distance par rapport à une structure donnée et sa densité. Les termes d'interaction ont été inclus afin de documenter la réponse fonctionnelle potentielle dans la sélection de l'habitat (Godvik et al. 2009 ; Houle et al. 2010 ; Moreau et al. 2012 ; Lafontaine et al. 2019 ; Muhly et al. 2019), car les loups sont susceptibles de rester plus éloignés des zones présentant des niveaux de perturbation anthropique plus élevés (c'est-à-dire une plus grande densité de structures) que des zones présentant des niveaux de perturbation plus faibles (c'est-à-dire une densité de structures plus faible).

Nous avons transformé les distances euclidiennes en distances linéaires et les structures d'habitation en distances de décroissance à l'aide de l'équation décroissance = $e^{-\alpha/d}$ (Nielsen et al. 2009 ; Carpenter et al. 2010), où α est une valeur qui varie en fonction de la période annuelle et *d* est la distance (en m). Cela garantit que l'effet de ces structures s'estompe et devient constant à des distances plus importantes. La valeur a la plus pertinente pour aider à contraster les points aléatoires et les emplacements GPS a été sélectionnée à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AIC_c Burnham et Anderson 2003), conformément à Lesmerises et al. (2012) et Beauchesne et al. (2014 ; données supplémentaires SD1). Alors que les valeurs de toutes les autres variables ont été extraites directement des emplacements des loups, nous avons calculé les densités linéaires et des structures d'habitation pour cinq rayons tampons différents (250, 500, 1 000, 1 500, 2 000 m), en sélectionnant le rayon qui produisait la valeur AIC_c la plus faible (voir données supplémentaires SD1).

Nous avons construit plusieurs modèles candidats représentant nos différentes hypothèses de sélection d'habitat (Tableau 2) et avons utilisé l'identifiant du loup niché dans la meute comme variable aléatoire. Nous avons sélectionné le modèle le plus parcimonieux pour chaque période à l'aide de l'AIC (Tableau 3) et avons confirmé l'absence de problème de multicolinéarité entre les variables à l'aide du facteur d'inflation de la variance (VIF < 10 - Chatterjee et Price 1977 ; Graham 2003 ; Kaartinen et al. 2015) et l'indice de condition (CI < 30-Belsley et al. 2005), et les modèles ont été validés à l'aide d'une validation croisée *k*-fold (Boyce et al. 2002). Toutes les analyses ont été effectuées à l'aide de R 3.3.3 (R Core Team 2017) et ArcGIS 10.4.1 (ESRI 2016).

Tableau 2. Description des différents modèles candidats utilisés pour déterminer la probabilité de présence de loups par rapport aux structures récréatives dans le parc national du Mont-Tremblant et ses environs (Québec, Canada) entre 2015 et 2017

#	Model name	Variables
1	Natural	Selected land cover + Elevation
2	Housing structures, no interaction	Model 1 + Decay distance to housing structure + Housing structure density
3	Housing structures, interaction	Model 1 + Decay distance to housing structure * Housing structure density
4	Linear structures, no interaction	Model 1 + Decay distance to linear structure + Linear structure density
5	Linear structures, interaction	Model 1 + Decay distance to linear structure * Linear structure density
6	Distance to human structure	Model 1 + Decay distance to housing structure + Decay distance to linear structure
7	Human structure density	Model 1 + Infrastructure density + Linear structure density
8	Human, no interaction	Decay distance to housing structure + Infrastructure density + Decay distance
9	Human, interactions	Decay distance to housing structure * Infrastructure density + Decay distance to linear structure * Linear structure density
10	Full model, no interaction	Model 2 + Decay distance to linear structure + Linear structure density
11	Full model, interaction	Model 3 + Decay distance to linear structure * Linear structure density

Afin de mieux visualiser l'interaction entre la densité et la distance par rapport aux infrastructures, nous avons représenté graphiquement la probabilité relative d'occurrence prévue en fonction de la distance par rapport aux structures linéaires ou aux structures d'habitation à différents niveaux de densité : faible, moyenne et élevée pour les structures linéaires et faible et élevée pour les structures d'habitation. Nous n'avons pas représenté la densité moyenne pour les structures d'habitation, car celle-ci était proche de la valeur faible et n'apportait pas d'informations supplémentaires.

RESULTATS

La catégorie de couverture terrestre de référence (c'est-à-dire la catégorie qui a été utilisée aussi souvent qu'elle est apparue dans l'aire de répartition) pour les périodes de mise bas et de rendez-vous était la forêt avec des coupes à blanc « partielles », tandis qu'elle était « mixte »

pour la période nomade. Pour toutes les périodes, les catégories de couverture terrestre « conifères », « régénération », « coupes », « eau » et « autres » ont été sélectionnées de manière significative. Ces variables ont été recatégorisées dans la variable fusionnée « couverture terrestre sélectionnée » dans les modèles candidats. Les validations du modèle pour les périodes de mise bas et de rendez-vous étaient satisfaisantes (Spearman $r_s = 0{,}89 \pm 0{,}07$ (SD) et $r_s = 0{,}89 \pm 0{,}06$, respectivement), et elles étaient encore meilleures pour la période nomade avec $r_s = 0{,}98 \pm 0{,}03$.

Comme nous cherchions à mettre en évidence la réponse des loups aux perturbations récréatives, nous avons testé différents modèles concurrents après avoir reclassé les catégories de couverture terrestre en couvertures « sélectionnées » ou « autres ». Le modèle complet était le plus parcimonieux pour chaque période (Tableau 3). Pour la période nomade, nous avons exclu de nos analyses le modèle complet avec interactions, car le nombre de variables était supérieur au nombre d'individus. La validation du modèle variait selon les périodes, avec un coefficient de Spearman de 0,72 ± 0,17 (repos), 0,87 ± 0,11 (rendez-vous) et 0,96 ± 0,04 (nomade). Pour la période de mise bas, le modèle le plus parcimonieux incluait la densité des structures d'habitation calculée à partir d'un rayon de 1 000 m (voir données supplémentaires SD1). **Cependant**, un pourcentage relativement faible (12,8%) des emplacements des loups présentaient des valeurs de densité (c'est-à-dire > 0) dans un rayon aussi petit. Le modèle utilisant la densité des structures d'habitation dans un rayon de 2 000 m présentait un pourcentage plus élevé (33,2%) et une valeur AIC similaire ($\Delta AIC_c = 0{,}4$) par rapport au modèle le plus parcimonieux. **Cependant**, lorsque nous avons utilisé ce rayon plus large, tous les coefficients étaient très similaires à ceux du modèle le plus parcimonieux. Nous avons donc choisi de conserver ce dernier (celui utilisant la densité des habitations dans un rayon de 1 000 m).

Tableau 3. Modèles les plus parcimonieux expliquant la sélection de l'habitat des loups par rapport aux structures récréatives dans le parc national du Mont-Tremblant et ses environs (Québec, Canada) entre 2015 et 2017. Voici les modèles les mieux classés parmi les 10 ou 11 modèles testés (voir note de bas de page) pour chaque période annuelle, avec le nombre de paramètres (*K*), la log-vraisemblance (LL), la différence d'AIC_c (ΔAIC_c) par rapport au modèle le plus parcimonieux et le poids du modèle (*w*)

Model name	*K*	LL	ΔAIC_c	*w*
Denning ($n = 10$)				
Full model, interactions	8	−4,965.7	0.00	1.00
Rendezvous ($n = 10$)				
Full model, interactions	8	−10,505.9	0.00	1.00
Nomadic ($n = 8$)				
Full model, no interactions[a]	6	−16,303.2	0.00	1.00

[a] The interaction effect among the anthropogenic variables had to be dropped from the full model for the nomadic period due to the smaller sample size.

Sans surprise, les « couvertures terrestres sélectionnées » ont été choisies pendant toutes les périodes (Tableau 4), au cours desquelles les loups ont également évité les altitudes élevées. Pendant les périodes de mise bas et de rendez-vous, les interactions entre les variables « distance par rapport à » et « densité » pour les structures linéaires et les structures d'habitation étaient statistiquement significatives (Tableau 4). L'interprétation de cette interaction pour les structures linéaires a révélé que la probabilité relative d'occurrence des loups diminuait avec l'augmentation de la distance par rapport aux structures linéaires, davantage lorsque la densité des structures était élevée que lorsqu'elle était intermédiaire pendant la période de mise bas (Figure 2a) ou faible pendant la période de rendez-vous (Figure 2b). Pendant la

période de mise bas, la sélection de la proximité des structures linéaires s'est transformée en évitement lorsque ces structures étaient peu denses. L'interaction significative entre la proximité des structures d'habitation et la densité de celles-ci a également révélé une réponse fonctionnelle dans la sélection de l'habitat.

Tableau 4. Coefficients (β) et valeurs *P* du modèle de régression logistique mixte le plus parcimonieux expliquant la sélection de l'habitat du loup au cours de chaque période biologique par rapport aux structures récréatives du parc national du Mont-Tremblant et de ses environs entre 2015 et 2017

Variable	Denning		Rendezvous		Nomadic[a]	
	β	*P*	β	*P*	β	*P*
Selected habitat	0.8494	< 0.0001	0.5971	< 0.0001	0.5322	< 0.0001
Elevation (km)	−3.1317	< 0.0001	−1.9065	< 0.0001	−6.3348	< 0.0001
Decay dist. to housing	1.3848	< 0.0001	0.9450	< 0.0001	0.4231	< 0.0001
Decay dist. to linear	1.1581	< 0.0001	−0.0379	0.6937	0.3203	< 0.0001
Housing density	−0.0643	0.0037	−0.0237	0.0136	−0.0357	< 0.0001
Linear density	0.1100	0.0080	0.1812	< 0.0001	−0.0436	< 0.0001
Dist. housing * Housing density	0.0906	0.0233	0.0352	0.0488		
Dist. linear * Linear density	−1.8115	< 0.0001	−0.9108	< 0.0001		

[a] The interaction effect among the anthropogenic variables had to be dropped for the nomadic period due to the smaller sample size.

Les loups évitaient la proximité des structures d'habitation pendant les deux périodes biologiques, et cette tendance était plus marquée dans les zones où la densité des structures d'habitation était plus élevée (Figures 2c et 2d). La petite taille de notre échantillon a limité le nombre de variables pouvant être incluses dans nos modèles pendant la période nomade, nous avons donc dû renoncer à l'effet d'interaction entre les variables anthropiques pour cette période. Étant donné que les termes d'interaction se sont avérés significatifs pour les périodes de mise bas et de rendez-vous, nous n'avons pas non plus interprété les effets individuels pour la période nomade.

DISCUSSION

Sélection de l'habitat

Nos résultats suggèrent que les structures récréatives anthropiques dans le PNMT et ses environs ont **influencé** la sélection de l'habitat chez les loups. Le modèle complet était le plus parcimonieux, indiquant que la sélection de l'habitat des loups est influencée non seulement par les caractéristiques environnementales, mais aussi par les caractéristiques anthropiques. Cela peut également suggérer que certaines variables importantes influençant la sélection de l'habitat des loups dans notre zone d'étude sont absentes du modèle. Ces variables comprennent probablement la pente, l'exposition de la pente et la densité des proies, car on sait que les loups choisissent les pentes orientées vers le sud et l'ouest (Singleton 1995 ; Arjo et al. 2002) et les zones où les proies sont plus abondantes (Massolo et Meriggi 1998 ; Eggermann et al. 2011). Nous avons exclu la pente, l'orientation de la pente et le terme quadratique pour l'altitude de nos modèles en raison des limites du degré de liberté, et les données sur la disponibilité des proies n'étaient pas disponibles pour la zone d'étude. Cela dit, les loups ont choisi des peuplements en régénération et des coupes à blanc, ce qui correspond aux préférences de l'orignal (Crête 1988 ; Bergeron et al. 2011), ainsi que des altitudes plus basses, ce qui correspond aux préférences de l'orignal et du cerf de Virginie (Pauley et al. 1993 ; Gillingham et Parker 2008), les deux espèces d'ongulés présentes dans la zone d'étude. Ils ont également choisi des plans d'eau qui abritent des castors, une proie importante pour les loups pendant l'été (Potvin et al. 1988 ; Hénault et Jolicoeur 2003 ; Gable et al. 2018 ; Popp et al. 2018).

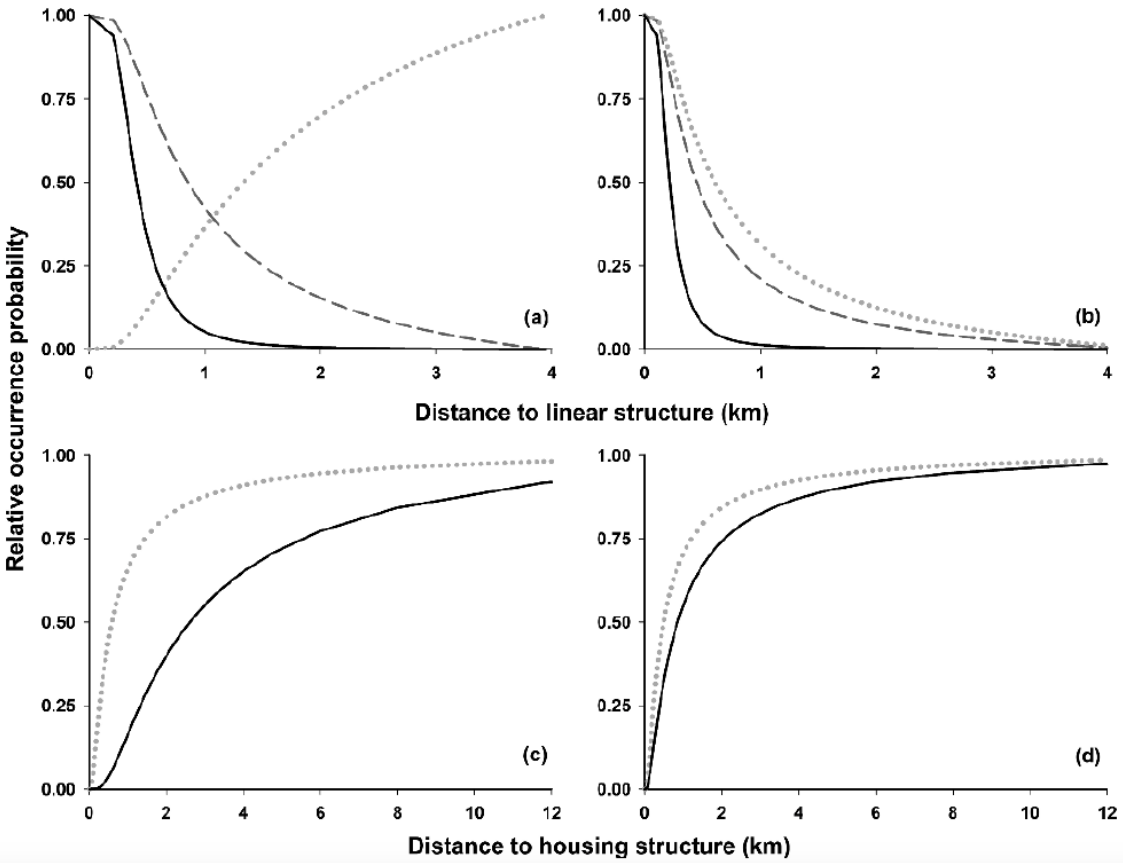

Fig. 2. Probabilité relative prévue de présence des loups en fonction de la distance (km) par rapport aux structures linéaires (routes et sentiers) et aux habitations pour les périodes de mise bas (à gauche) et de rendez-vous (à droite) dans la région du parc national du Mont-Tremblant entre 2015 et 2017. Ces probabilités prédites ont été calculées pour des densités faibles, moyennes et élevées de structures observées dans la zone d'étude sur la base de 8 à 10 loups appartenant à sept meutes. Les lignes pleines représentent des densités élevées de structures de 5 km/km² (**a**) et 7,44 km/km² (**b**) pour les structures linéaires et de 80 unités/km² (**c**) et 46 unités/km² (**d**) pour les structures d'habitation. Les lignes pointillées représentent les faibles densités de structures de 0,02 km/km² pour les structures linéaires (**a**, **b**), de 0,318 unité/km² (**c**) et de 0,14 unité/km² (**d**) pour les structures d'habitation. Enfin, les lignes pointillées représentent les densités moyennes de 1,23 km/km² (**a**) et 1,31 km/km² (**b**) pour les structures linéaires. Les densités moyennes des structures d'habitation étaient assez faibles et ont donc été omises

Les loups étudiés ont montré une réponse fonctionnelle dans leurs schémas de sélection d'habitat face aux perturbations anthropiques, en choisissant la proximité de structures linéaires (routes et sentiers) pendant les périodes de mise bas et de rendez-vous, en particulier lorsque ces structures linéaires étaient plus denses (Tableau 4 ; Figures 2a et 2b). Pendant la période de mise bas, le passage à l'évitement lorsque les structures linéaires étaient peu denses peut simplement s'expliquer par leur moindre disponibilité à proximité des lieux de mise bas. Pendant la période de rendez-vous, la sélection persistante observée même à faible densité peut indiquer que les loups recherchent davantage les structures linéaires pendant cette période. On sait que les loups choisissent ces structures pour faciliter leurs déplacements (James et Stuart-Smith 2000 ; Whittington et al. 2005, 2011 ; Dickie et al. 2017) et augmenter leurs chances de rencontrer des proies (Frid et Dill 2002). Ils peuvent se déplacer 2 à 3 fois plus vite sur des structures linéaires que dans la forêt (Zimmermann et al. 2014 ; Dickie et al. 2017) ; ce faisant, ils peuvent augmenter leur taux de déplacement quotidien, ce qui augmente également leur taux de recherche de proies (Dickie et al. 2017). Des recherches antérieures ont identifié des **réponses fonctionnelles** dans la sélection de l'habitat des loups (Houle et al. 2010 ; Lesmerises et al. 2012 ; Muhly et al. 2019). Houle et al. (2010) ont constaté que la sélection des routes par les loups diminuait avec l'augmentation de la densité routière pendant les périodes de rendez-vous et de nomadisme à l'échelle du domaine vital. Muhly et al. (2019),

en revanche, ont constaté que les loups choisissaient davantage les routes lorsque la densité routière était plus élevée, ce qui correspond à nos résultats ; les auteurs ont émis l'hypothèse que cette relation était observée parce que les avantages des routes pour les loups (déplacement et recherche de proies) ne se concrétisaient peut-être pas à des densités plus faibles. L'étude de Muhly et al. (2019) a été menée sur plusieurs meutes dans la forêt boréale d'Amérique du Nord, tandis que la nôtre a été réalisée à une échelle beaucoup plus petite. Dans notre zone d'étude, qui comprend un parc national et ses environs, les structures linéaires comprenaient tous les types de routes ainsi que les sentiers de randonnée. L'utilisation humaine de ces structures dans une zone protégée (c'est-à-dire un parc national) diffère considérablement de celle des routes à plus grande échelle, de sorte que la perception des routes comme une perturbation humaine par les loups peut être beaucoup moins intense dans notre zone d'étude.

Enfin, les loups ont évité les structures d'habitation pendant toutes les saisons (voir Figures 2c et 2d ; Tableau 4). Des études antérieures menées à la fois dans des paysages non protégés (par exemple, Massolo et Meriggi 1998 ; Carricondo-Sanchez et al. 2020) et dans des paysages protégés (Theuerkauf et al. 2003*a*) ont montré que les loups évitent les zones à forte activité humaine. **Cependant**, deux études qui ont examiné les effets des chalets sur le choix de l'habitat des loups dans les zones récréatives ont donné des résultats divergents : un choix a été observé dans Houge et al. (2010), tandis qu'un évitement a été observé dans Lesmerises et al. (2012). Notre étude confirme donc que les structures d'habitation influencent la sélection de l'habitat des loups dans les zones récréatives et constituent donc une **perturbation** pour l'espèce. Ce comportement était prévisible pendant les périodes de mise bas et de rendez-vous ; des recherches antérieures ont révélé que les loups s'éloignent des humains dans les tanières et sur les lieux de rendez-vous (Theuerkauf et al. 2003*a* ; Sazatornil et al. 2016), et que les loups reproducteurs sont plus tolérants à la proximité des personnes (personnes marchant vers les loups) lorsque les petits dépendants du site ne les accompagnent pas (permettant à un observateur de s'approcher 1,5 fois plus près - Wam et al. 2014). Comme des femelles reproductrices (une confirmée, deux suspectées) ont été incluses dans notre analyse, il est également possible que l'évitement des structures d'habitation observé pendant ces périodes biologiques reflète en partie le comportement de ces femelles.

Les comportements observés dans cette étude sont issus d'analyses effectuées au niveau de la population en enregistrant les positions d'un nombre limité de loups et sur une courte période d'étude (2 ans). Nous sommes conscients que la taille de notre échantillon était limitée par rapport au nombre de variables incluses dans nos analyses, mais nous considérons qu'elle était suffisante pour mettre en évidence le comportement des loups à l'égard de ces structures. **Cependant**, il est possible que notre utilisation des MCPs, plutôt qu'un estimateur de domaine vital plus précis, ait amplifié nos résultats et représente donc un biais potentiel (mais en moyenne limité), en particulier dans le cas des disperseurs, qui se déplaçaient plus largement et avaient donc des domaines vitaux estimés plus grands. Si la taille de notre échantillon nous l'avait permis, il aurait été intéressant d'observer comment la sélection de l'habitat des loups est influencée par les différentes sous-classes de structures dans les zones de loisirs telles que les parcs nationaux, par exemple : les terrains de camping par rapport aux chalets, les campings isolés par rapport aux grands terrains de camping, les sentiers par rapport aux routes, ou les routes principales par rapport aux routes secondaires. **De plus**,

des études antérieures ont montré l'importance de la variabilité comportementale interindividuelle dans les études sur la sélection de l'habitat (par exemple, Duchesne et al. 2010 ; Leclerc et al. 2016 ; Lesmerises et St-Laurent 2017), où la variabilité comportementale peut être influencée par de multiples facteurs tels que le sexe, l'âge, le statut reproductif et la condition physique (Lesmerises et St-Laurent 2017). **Par conséquent**, il est possible que certains individus expriment une préférence plus marquée que d'autres pour un type spécifique de structure humaine, comme le suggère la variation assez élevée observée pour les coefficients d'interaction dans nos modèles (denning : *IC* à 95% pour le logement = [0,0123 ; 0,1689], linéaire = [-2,3976 ; - 1,2254] ; rendez-vous : *IC* à 95% pour le logement = [0,0002 ; 0,0702], linéaire = [-1,0954 ; -0,7262].

Implications pour la gestion de la faune

Le PNMT a connu trois épisodes de conflit avec quelques loups qui n'avaient pas peur des humains. Ces animaux se déplaçaient le long des routes et entraient même dans les terrains de camping pour harceler les gens afin d'obtenir de la nourriture (Tennier 2008). Les individus problématiques ont été retirés afin d'assurer la sécurité publique, et plusieurs mesures visant à sensibiliser le public ont été mises en œuvre. À la lumière de nos résultats, il semble que les loups n'aient pas été attirés par les structures d'habitation pendant la durée de notre étude, ce qui réduit la probabilité de conflit avec les humains.

Cela suggère que les mesures de gestion mises en œuvre par le parc pour réduire les conflits dans les terrains de camping ont peut-être été efficaces. **Cependant**, les loups ont choisi des structures linéaires telles que les routes et les sentiers de randonnée. Cette hypothèse a été corroborée par des observations rapportées de loups sur les routes pendant la durée de l'étude (H. Tennier, directeur de la conservation et de l'éducation du PNMT, communication personnelle). **Par conséquent**, le renforcement des **mesures dissuasives** à proximité des structures linéaires pourrait contribuer à limiter davantage les contacts entre les loups et les humains. Si les loups s'habituent à la proximité des humains le long des routes, cela pourrait également accroître leur tolérance envers les humains à proximité des terrains de camping, où la présence de nourriture pourrait entraîner un conditionnement alimentaire indésirable et des rencontres plus dangereuses. Sensibiliser davantage les visiteurs, en particulier sur la manière d'agir s'ils rencontrent des loups le long des routes, pourrait également contribuer à réduire la tolérance des loups envers les personnes à proximité de ces structures. **De plus**, certains loups peuvent être plus attirés que d'autres par les structures humaines et développer des comportements problématiques qui ne sont pas nécessairement observés chez le reste de la population. Il serait donc utile d'observer la **variabilité interindividuelle** dans la réponse des loups aux structures récréatives afin de mieux cibler les mesures de gestion dans les zones récréatives.

Literature Cited

Acharya, K. P., P. K. Paudel, P. R. Neupane, and M. Köhl. 2016. Human-wildlife conflicts in Nepal: patterns of human fatalities and injuries caused by large mammals. PLoS ONE 11:e0161717.

Arjo, W. M., D. H. Pletscher, and R. R. Ream. 2002. Dietary overlap between wolves and coyotes in northwestern Montana. Journal of Mammalogy 83:754–766.

Baker, R. O., and R. M. Timm. 2017. Coyote attacks on humans, 1970–2015: implications for reducing the risks. Human-Wildlife Interactions 11:120–132.

Beale, C. M. 2007. The behavioral ecology of disturbance responses. International Journal of Comparative Psychology 20:111–120.

Beauchesne, D., J. A. G. Jaeger, and M.-H. St-Laurent. 2014. Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with

cumulative disturbances: evidence from space use patterns. Biological Conservation 172:190–199.

Belsley, D. A., E. Kuh, and R. E. Welsch. 2005. Regression diagnostics: identifying influential data and sources of collinearity. John Wiley & Sons, Inc. Hoboken, New Jersey.

Bergeron, D. H., P. J. Pekins, H. F. Jones, and W. B. Leak. 2011. Moose browsing and forest regeneration: a case study in northern New Hampshire. Alces 47:39–51.

Bouyer Y., V. Gervasi, P. Poncin, R. C. Beudels-Jamar, J. Odden, and J. D. C. Linnell. 2015. Tolerance to anthropogenic disturbance by a large carnivore: the case of Eurasian lynx in south-eastern Norway. Animal Conservation 18:271–278.

Bowen, W. D. 1982. Home range and spatial organization of coyotes in Jasper National Park, Alberta. Journal of Wildlife Management 46:201–216.

Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. Ecological Modelling 157:281–300.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2003. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science and Business Media. New York.

Carpenter, J., C. Aldridge, and M. S. Boyce. 2010. Sage-grouse habitat selection during winter in Alberta. Journal of Wildlife Management 74:1806–1814.

Carricondo-Sanchez, D., et al. 2020. Wolves at the door? Factors influencing the individual behaviour of wolves in relation to anthropogenic features. Biological Conservation 244:108514.

Chatterjee, S., and B. Price. 1977. Regression analysis by example. John Wiley & Sons Inc. Hoboken, New Jersey.

Ciucci, P., M. Masi, and L. Boitani. 2003. Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. Ecography 26:223–235.

Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault, and R. Courtois. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. Landscape Ecology 24:1375–1388.

Crête, M. 1988. Forestry practices in Québec and Ontario in relation to moose population dynamics. Forestry Chronicle 64:246–250.

Dickie, M., R. Serrouya, R. S. McNay, and S. Boutin. 2017. Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behavior. Journal of Applied Ecology 54:253–263.

Duchesne, T., D. Fortin, and N. Courbin. 2010. Mixed conditional logistic regression for habitat selection studies. The Journal of Animal Ecology 79:548–555.

Eggermann, J., G. F. da Costa, A. M. Guerra, W. H. Kirchner, and F. Petrucci-Fonseca. 2011. Presence of Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in relation to land cover, livestock and human influence in Portugal. Mammalian Biology 76:217–221.

Ehlers, L. P. W., C. J. Johnson, and D. R. Seip. 2014. Movement ecology of wolves across an industrial landscape supporting threatened populations of woodland caribou. Landscape Ecology 29:451–465.

ESRI. 2016. ArcGIS Ver. 10.4. Environmental Systems Research Institute, Inc. Redlands, California.

Frid, A., and L. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. Conservation Ecology 6:11.

Gable, T. D., S. K. Windels, M. C. Romanski, and F. Rosell. 2018. The forgotten prey of an iconic predator: a review of interactions between grey wolves *Canis lupus* and beavers *Castor* spp. Mammal Review 48:123–138.

Gaynor, K. M., C. E. Hojnowski, N. H. Carter, and J. S. Brashares. 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. Science 360:1232–1235.

George, S. L., and K. R. Crooks. 2006. Recreation and large mammal activity in an urban nature reserve. Biological Conservation 133:107–117.

Gibeau, M. L., A. P. Clevenger, S. Herrero, and J. Wierzchowski. 2002. Grizzly bear response to human development and activities in the Bow River Watershed, Alberta, Canada. Biological Conservation 103:227–236.

Gillies, C. S., et al. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. The Journal of Animal Ecology 75:887–898.

Gillingham, M. P., and K. L. Parker. 2008. Differential habitat selection by moose and elk in the Besa-Prophet area of northern British Columbia. Alces 44:41–63.

Godvik, I. M., L. E. Loe, J. O. Vik, V. Veiberg, R. Langvatn, and A. Mysterud. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. Ecology 90:699–710.

Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. Ecology 84:2809–2815.

Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, and D. C. Heard. 2006. Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. Journal of Wildlife Management 70:1601–1614.

Hénault, M., and H. Jolicoeur. 2003. Les loups au Québec: meutes et mystères. Société de la faune et des parcs du Québec. Québec City, Québec, Canada.

Houge, G., D. B. B. Tyers, and J. E. Swenson. 2010. Distribution of gray wolves in response to habitat and human presence in the Absaroka-Beartooth Wilderness, Montana. Intermountain Journal of Sciences 16:27–36.

Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, and J.-P. Ouellet. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. Landscape Ecology 25:419–433.

Inskip, C., and A. Zimmermann. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. Oryx 43:18–34.

James, A., and A. K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. Journal of Wildlife Management 64:154–159.

Jędrzejewski, W., M. Niedziałkowska, S. Nowak, and B. Jędrzejewska. 2004. Habitat variables associated with wolf (*Canis lupus*) distribution and abundance in northern Poland. Diversity and Distribution 10:225–233.

Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology 61:65–71.

Kaartinen, S., H. Antikainen, and I. Kojola. 2015. Habitat model for a recolonizing wolf (*Canis lupus*) population in Finland. Annales Zoologici Fennici 52:77–90.

Kays, R. W., M. E. Gompper, and J. C. Ray. 2008. Landscape ecology of eastern coyotes based on large-scale estimates of abundance. Ecological Applications 18:1014–1027.

Kerley, L. L., J. M. Goodrich, D. G. Miquelle, E. N. Smirnov, H. B. Quigley, and M. G. Hornocker. 2002. Effects of roads and human disturbance on Amur tigers. Conservation Biology 16:97–108.

Kloppers, E. L., C. C. St. Clair, and T. E. Hurd. 2005. Predator-resembling aversive conditioning for managing habituated wildlife. Ecology and Society 10:31.

Lafontaine, A., P. Drapeau, D. Fortin, S. Gauthier, Y. Boulanger, and M.-H. St-Laurent. 2019. Exposure to historical burn rates shapes the response of boreal caribou to timber harvesting. Ecosphere 10:e02739.

Lamichhane, B. R., et al. 2018. Spatio-temporal patterns of attacks on human and economic losses from wildlife in Chitwan National Park, Nepal. PLoS ONE 13:e0195373.

Leclerc, M., C. Dussault, and M. H. St-Laurent. 2012. Multiscale assessment of the impacts of roads and cutovers on calving site selection in woodland caribou. Forest Ecology and Management 286:59–65.

Leclerc, M., C. Dussault, and M. H. St-Laurent. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. Oecologia 176:297–306.

Leclerc, M., E. Vander Wal, A. Zedrosser, J. E. Swenson, J. Kindberg, and F. Pelletier. 2016. Quantifying consistent individual differences in habitat selection. Oecologia 180:697–705.

Lesmerises, F., C. Dussault, and M.-H. St-Laurent. 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. Forest and Ecology Management 276:125–131.

Lesmerises, R., and M. H. St-Laurent. 2017. Not accounting for interindividual variability can mask habitat selection patterns: a case study on black bears. Oecologia 185:415–425.

Lewis, D. L., S. Baruch-Mordo, K. R. Wilson, S. W. Breck, J. S. Mao, and J. Broderick. 2015. Foraging ecology of black bears in urban environments: guidance for human-bear conflict mitigation. Ecosphere 6:1–18.

Linnell, J., et al. 2002. The fear of wolves: a review of wolf attacks on humans. Norsk Institutt for Naturforskning Oppdragsmeld 731:1–65.

Llaneza, L., J. V. López-Bao, and V. Sazatornil. 2011. Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. Diversity and Distribution 18:459–469.

Manly, B. F. L., L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. 2nd ed. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands.

Massolo, A., and A. Meriggi. 1998. Factors affecting habitat occupancy by wolves in northern Apennines (northern Italy): a model of habitat suitability. Ecography 21:97–107.

McCullough, D. R. 1982. Behavior, bears, and humans. Wildlife Society Bulletin 10:27–33.

McLoughlin, P. D., L. R. Walton, H. D. Cluff, P. C. Paquet, and M. A. Ramsay. 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. Journal of Mammalogy 85:576–580.

McNay, M. E. 2002. Wolf-human interactions in Alaska and Canada: a review of the case history. Wildlife Society Bulletin 30:831–843.

Mech, L. D., and L. Boitani. 2003 Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press. Chicago, Illinois.

Milakovic, B., K. L. Parker, D. D. Gustine, R. J. Lay, A. B. D. Walker, and M. P. Gillingham. 2011. Habitat selection by a focal predator (*Canis lupus*) in a multiprey ecosystem of the northern Rockies. Journal of Mammalogy 92:568–582.

Moreau, G., D. Fortin, S. Couturier, and T. Duchesne. 2012. Multi-level functional responses for wildlife conservation: the case of threatened caribou in managed boreal forests. Journal of Applied Ecology 49:611–620.

Muhly, T. B., et al. 2019. Functional response of wolves to human development across boreal North America. Ecology and Evolution 9:10801–10815.

Nielsen, S. E., J. Cranston, and G. B. Stenhouse. 2009. Identification of priority areas for grizzly bear conservation and recovery in Alberta, Canada. Journal of Conservation Planning 5:38–60.

Pauley, G. R., J. M. Peek, and P. Zager. 1993. Predicting white-tailed deer habitat use in northern Idaho. Journal of Wildlife Management 57:904–913.

Polfus, J. L., M. Hebblewhite, and K. Heinemeyer. 2011. Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. Biological Conservation 144:2637–2646.

Popp, J. N., J. Hamr, J. L. Larkin, and F. F. Mallory. 2018. Black bear (*Ursus americanus*) and wolf (*Canis* spp.) summer diet composition and ungulate prey selectivity in Ontario, Canada. Mammal Research 63:433–441.

Potvin, F., H. Jolicoeur, and J. Huot. 1988. Wolf diet and prey selectivity during two periods for deer in Quebec: decline versus expansion. Canadian Journal of Zoology 66:1274–1279.

R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. www.R-project.org/. Accessed July 1, 2017.

Robitaille, A., and J.-P. Saucier. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Publications du Québec. Québec City, Québec, Canada.

Saucier, J.-P., A. Robitaille, P. Grondin, J.-F. Bergeron, and J. Gosselin. 2011. Les régions écologiques du Québec méridional (4e version). Map (scale 1/1 250 000). Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec. Québec, Canada.

Sazatornil, V., et al. 2016. The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. Biological Conservation 201:103–110.

Schirokauer, D. W., and H. M. Boyd. 1998. Bear-human conflict management in Denali National Park and Preserve, 1982–94. Ursus 10:395–403.

Sikes, R. S., and The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. 2016 Guidelines of the American society of mammalogists for the use of wild mammals in research and education. Journal of Mammalogy 97:663–688.

Sillero-Zubiri, C., and K. Laurenson. 2001. Interactions between carnivores and local communities: conflict or co-existence? Pp. 282–312 in Proceedings of a carnivore conservation symposia (J. Gittleman, S. Funk, D. W. Macdonald, and R. K. Wayne, eds.). Zoological Society of London. London, United Kingdom.

Singleton, P. H. 1995. Winter habitat selection by wolves in the North Fork of the Flathead River Basin Montana and British Columbia. M.Sc. thesis, University of Montana. Missoula, Montana.

Sponarski, C. C., J. J. Vaske, and A. J. Bath. 2015. Differences in management action acceptability for coyotes in a National Park. Wildlife Society Bulletin 39:239–247.

Steyaert, S. M. J. G., et al. 2016. Human shields mediate sexual conflict in a top predator. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 283:20160906.

Swanepoel, L. H., F. Dalerum, and W. van Hoven. 2010. Factors affecting location failure of GPS collars fitted to African leopards (*Panthera pardus*). South African Journal of Wildlife Research 40:10–15.

Tennier, H. 2008. Lignes directrices pour la prévention et la gestion des loups familiers au parc national du Mont-Tremblant. Parcs Québec, Société des établissements de plein air du Québec. Lac Supérieur, Québec, Canada.

Theuerkauf, J., W. Jędrzejewski, K. Schmidt, and R. Gula. 2003a. Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). Journal of Wildlife Management 67:706–716.

Theuerkauf, J., S. Rouys, and W. Jędrzejewski. 2003b. Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Bialowieza Forest, Poland. Canadian Journal of Zoology 81:163–167.

Thiel, R. P. 1985. Relationship between road densities and wolf habitat suitability in Wisconsin. American Midland Naturalist 113:404–407.

Thiel, R. P., S. Merrill, and L. D. Mech. 1998. Tolerance by denning wolves, *Canis lupus*, to human disturbance. Canadian Field-Naturalist 122:340–342.

Thompson, D. M. 2001. Noninvasive approaches to reduce human-cougar conflict in protected areas on the west coast of Vancouver Island. M.Sc. thesis, University of Northern British Columbia. Prince George, British Columbia, Canada.

Tremblay-Gendron, S. 2012. Influence des proies sur le déplacement d'un prédateur: étude du système loup-orignal-caribou. M.Sc. thesis, Université du Québec à Rimouski. Rimouski, Québec, Canada.

Treves, A., and K. U. Karanth. 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. Conservation Biology 17:1491–1499.

Wam, H. K., K. Eldegard, and O. Hjeljord. 2014. Minor habituation to repeated experimental approaches in Scandinavian wolves. European Journal of Wildlife Research 60:839–842.

White, D., Jr., K. C. Kendall, and H. D. Picton. 1999. Potential energetic effects of mountain climbers on foraging grizzly bears. Wildlife Society Bulletin 27:146–151.

Whittaker, D., and R. L. Knight. 1998. Understanding wildlife responses to humans. Wildlife Society Bulletin 26:312–317.

Whittington, J., C. C. St Clair, and G. Mercer. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. Ecological Applications 15:543–553.

Whittington, J., et al. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. Journal of Applied Ecology 48:1535–1542.

Wydeven, A. P., D. J. Mladenoff, T. A. Sickley, B. E. Kohn, R. P. Thiel, and J. L. Hansen. 2001. Road density as a factor in habitat selection by wolves and other carnivores in the Great Lakes region. Endangered Species Update 97:110–114.

Zimmermann, B., L. Nelson, P. Wabakken, H. Sand, and O. Liberg. 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. Behavioral Ecology 25:1353–1364.

Submitted 3 May 2019. Accepted 24 August 2020.

Associate Editor was Michael Cherry.