Preuves mitigées concernant la concurrence apparente induite par les perturbations chez les caribous en déclin dans l'ouest de la Colombie-Britannique, au Canada

Received: 29 November 2024 | Revised: 20 March 2025 | Accepted: 15 April 2025
DOI: 10.1002/jwmg.70040
THE JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT
THE WILDLIFE SOCIETY
RESEARCH ARTICLE

Mixed evidence for disturbance-mediated apparent competition for declining caribou in western British Columbia, Canada

Katie Tjaden-McClement[1] | Tazarve Gharajehdaghipour[1] | Carolyn Shores[2] | Shane White[2] | Robin Steenweg[3] | Mathieu Bourbonnais[4] | Zoe Konanz[1] | A. Cole Burton[1,5]

Résumé

Il est essentiel de comprendre les mécanismes causaux du déclin des espèces en péril pour assurer une conservation efficace. Le caribou (*Rangifer tarandus*) est menacé par la perte et la dégradation de son habitat dues aux activités humaines, et de nombreuses populations de caribous à travers le Canada ont connu un déclin spectaculaire au cours des dernières décennies. La **concurrence apparente** induite par les perturbations (DMAC) a été impliquée dans bon nombre de ces déclins, mais sa généralité a été remise en question, en particulier pour les aires de répartition du caribou à faible productivité. L'hypothèse de la DMAC conduit aux prédictions suivantes : **1**) une impulsion de productivité végétale après une perturbation, **2**) l'attraction des proies principales des ongulés vers les zones perturbées, **3**) l'attraction des prédateurs vers les proies principales et les perturbations, et **4**) un risque accru de prédation des caribous en raison du chevauchement de l'utilisation de l'habitat avec les proies principales et les prédateurs. Nous avons testé ces **prédictions** pour la population de caribous Itcha-Ilgachuz en déclin, située dans la région peu productive du plateau Chilcotin, dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, au Canada. Nous avons utilisé un indice de productivité obtenu par télédétection pour examiner les schémas de régénération de la végétation après une perturbation et avons utilisé des pièges photographiques et des modèles de régression binomiale négative à effets mixtes bayésiens pour estimer les réponses des proies primaires, des prédateurs et de l'abondance relative des caribous aux perturbations du paysage datant de moins de 40 ans, aux espèces en interaction et à d'autres caractéristiques de l'habitat. Nous avons identifié un pic de productivité dans les parcelles forestières exploitées et brûlées, mais la productivité globale était inférieure à celle d'autres aires de répartition du caribou où se produit le DMAC. Les proies principales, l'orignal (*Alces alces*) et le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), ont montré des réponses positives fortes aux zones brûlées et des réponses positives faibles aux forêts exploitées. Pour les prédateurs, les loups (*Canis lupus*), ours noirs (*Ursus americanus*) et les grizzlis (*Ursus arctos*) étaient positivement associés

aux espèces de proies principales, tandis que les coyotes (*Anis latrans*) et les lynx du Canada (*Lynx canadensis*) étaient plus fortement associés aux lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*) et que les carcajous (*Gulo gulo*) n'étaient associés à **aucune** espèce de **proie focale**. Les loups, les grizzlis et les gloutons n'étaient pas associés à la perturbation de l'habitat, mais les ours noirs, les coyotes et les lynx réagissaient positivement aux zones brûlées et exploitées. Le caribou n'a pas vu son abondance relative diminuer dans les forêts exploitées ou brûlées, ce qui pourrait augmenter son chevauchement avec les prédateurs. **Dans l'ensemble**, nous avons trouvé des preuves mitigées en faveur du DMAC pour la population de caribous d'Itcha-Ilgachuz, avec des preuves plus solides en faveur d'une voie médiée par la perturbation due aux incendies de forêt plutôt que par l'exploitation forestière. Nous recommandons de poursuivre les recherches et les mesures relatives à la gestion des feux de forêt afin de permettre le rétablissement de cette population, notamment en surveillant les tendances démographiques du caribou et des espèces en interaction en réponse à la gestion de l'habitat. Nos résultats soulignent la **dépendance contextuelle** des mécanismes de déclin du caribou et insistent sur la nécessité de disposer de connaissances spécifiques à la population afin de préserver efficacement les espèces menacées.

MOTS-CLÉS : piégeage photographique, perturbation de l'habitat, orignal, cerf mulet, productivité primaire, interactions entre espèces, espèces menacées, loups

INTRODUCTION

La faune sauvage est confrontée à un ensemble complexe de facteurs anthropiques directs et indirects de changement (Young et al. 2016). Cela a entraîné un déclin drastique de l'abondance mondiale des vertébrés sauvages (Diaz et al. 2019). Les changements des conditions des écosystèmes dans le temps et l'espace (Young et al. 2015), combinés à des interactions variables entre les espèces (Parsons et al. 2019) et à des comportements individuels (Sih et al. 2011), créent souvent une **dépendance contextuelle** dans les mécanismes causaux à l'origine des impacts observés (Côté et al. 2016). Par exemple, la vulnérabilité des amphibiens aux maladies causées par le champignon chytride varie non seulement en fonction de l'espèce, de la densité de population et du génotype de l'agent pathogène, mais aussi en fonction des conditions environnementales locales telles que la température (Doddington et al. 2013). Ces connaissances permettent de prévoir avec plus de précision les risques pour les populations dans l'espace et dans le temps. Il est essentiel de comprendre les mécanismes propres à un contexte particulier pour orienter efficacement les ressources limitées (Cooke et al. 2023) et hiérarchiser les mesures de gestion visant à protéger et à rétablir les populations menacées.

En Amérique du Nord, le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), une espèce importante sur les plans écologique, culturel et économique, illustre bien le défi que représentent les facteurs de déclin interdépendants et dépendants du contexte.

Les populations de caribous des bois (ci-après « caribous ») sont actuellement menacées, certaines unités de population étant classées comme menacées, en voie de disparition ou faisant l'objet d'une préoccupation particulière en raison du déclin généralisé et souvent drastique de leurs effectifs et de leur extinction dans l'ensemble de leur aire de répartition (Festa-Bianchet et al. 2011, Hebblewhite 2017). Près de la moitié des populations de caribous boréaux sont en déclin (Hebblewhite 2017) et les populations de caribous des montagnes du sud ont diminué de 50% depuis les années 1990, 15 des 41 populations étant désormais fonctionnellement éteintes (Lamb et al. 2024). La cause ultime de ces déclins est l'activité

humaine, principalement la perte et la dégradation de l'habitat dues à l'exploitation forestière et aux activités pétrolières et gazières (McLoughlin et al. 2003, Festa-Bianchet et al. 2011, DeMars et al. 2023), qui se sont accélérées au cours des dernières décennies dans de nombreuses aires de répartition du caribou dans l'ouest du Canada (Nagy-Reis et al. 2021). Une **hypothèse** importante décrivant les mécanismes sous-jacents au déclin des caribous est la **compétition apparente** médiée par l'habitat ou les perturbations (DMAC ; Serrouya et al. 2021). Ce mécanisme relie la perturbation de l'habitat, cause ultime du déclin, à la prédation, qui est le facteur immédiat de nombreux déclins de caribous (Environnement Canada 2014).

La concurrence apparente induite par les perturbations se caractérise par des perturbations de l'habitat dans les aires de répartition du caribou, qui créent des parcelles de pâturage précoces avec une végétation abondante et de haute qualité pour les ongulés, notamment l'orignal (*Alces alces*), le cerf (*Odocoileus* spp.) et le wapiti (*Cervus canadensis* ; Franzmann et Schwartz 2007, Hebblewhite et al. 2007). Cette augmentation du fourrage attire les proies primaires dans des zones qui, auparavant, n'auraient pas fourni suffisamment de nourriture ou qui abritaient des populations de proies primaires plus importantes que dans les habitats non perturbés (Bergerud 1988). Les prédateurs, notamment les loups (*Canis lupus*), les ours (*Ursus* spp.) et les couguars (*Puma concolor*), peuvent alors réagir en immigrant dans ces zones perturbées ou en augmentant leur population en raison de la densité accrue de leurs proies préférées (Kinley et Apps 2001, Latham et al. 2011*b*, Frenette et al. 2020). Les caribous évitent la prédation principalement en se séparant spatialement des autres espèces d'ongulés qui sont les proies principales de leurs prédateurs communs (Bergerud et al. 1984, Seip 1992). Dans les aires de répartition des caribous où les perturbations de l'habitat sont importantes et où les populations de proies et de prédateurs principaux ont augmenté, il devient de plus en plus difficile de maintenir la séparation entre ces espèces. Il en résulte une augmentation des rencontres entre les caribous et les prédateurs et, en fin de compte, une augmentation de la mortalité des caribous due à la prédation opportuniste (Whittington et al. 2011, Peters et al. 2013).

Les preuves que le DMAC est la cause du déclin des caribous proviennent principalement des populations de l'ouest du Canada, plus précisément de l'Est de la Colombie-Britannique et du nord de l'Alberta. Dans ces régions, la prédation par les loups ou les couguars s'est avérée être la principale cause de mortalité des caribous, et ce risque était plus élevé lorsque et là où les caribous cohabitaient avec leurs proies principales, notamment l'orignal, le wapiti (*Cervus canadensis*) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* ; Seip 1992, Kinley et Apps 2001, Wittmer et al. 2005, Latham et al. 2011*b*, Ehlers et al. 2016). Ce risque de prédation pour les caribous était également lié aux zones présentant des niveaux élevés de perturbation de l'habitat (Kinley et Apps 2001, Wittmer et al. 2007, Ehlers et al. 2016), ou augmentait après une perturbation dans les aires de répartition des caribous (Latham et al. 2011*b*).

Sur 15 populations de caribous dans le sud-est de la Colombie-Britannique (Wittmer et al. 2005) et 14 populations de caribous dans la forêt boréale occidentale (Serrouya et al. 2021), le DMAC a été considéré comme la cause du déclin des caribous, plutôt que d'autres mécanismes potentiels, notamment la limitation des ressources alimentaires et l'augmentation des mouvements des prédateurs dans les zones perturbées. Ces preuves ont conduit à l'utilisation du DMAC comme cadre théorique pour une grande partie de la gestion

actuelle du caribou à travers le Canada (Environnement Canada 2014, 2020). **Cependant**, toutes les publications ne soutiennent pas le DMAC, en particulier pour les caribous vivant dans certaines parties de la forêt boréale nordique où la productivité primaire est faible et où les incendies de forêt, plutôt que l'industrie, sont la principale source de perturbation (Mumma et al. 2018, DeMars et al. 2019, Neufeld et al. 2021, Superbie et al. 2022). Pour cinq troupeaux de caribous boréaux du nord-est de la Colombie-Britannique, la réponse spatiale directe des loups aux éléments linéaires anthropiques a entraîné une augmentation du risque de prédation pour les caribous, plutôt qu'un risque atténué par la présence d'un concurrent apparent (Mumma et al. 2018). Les **éléments linéaires** dans les zones perturbées, comme les routes et les lignes sismiques, peuvent servir de corridors de déplacement pour les prédateurs, en particulier les loups, leur permettant d'accéder plus facilement à l'ensemble du territoire en se déplaçant plus loin et plus rapidement (Dickie et al. 2017). Dans les forêts à faible productivité, les perturbations peuvent ne pas stimuler suffisamment la croissance précoce de la végétation sériale pour attirer les proies ongulées primaires ou permettre à leurs populations d'augmenter, empêchant ainsi la première étape du mécanisme DMAC (DeMars et al. 2019, Neufeld et al. 2021). Neufeld et al. (2021) ont baptisé cette hypothèse « **hypothèse de la productivité primaire du DMAC** ». Il existe également des preuves que les perturbations naturelles telles que les incendies de forêt fonctionnent différemment des perturbations anthropiques, n'attirant potentiellement pas les proies primaires dans la même mesure, et pouvant donc être moins préjudiciables aux caribous (DeMars et al. 2019, Stewart et al. 2020, Superbie et al. 2022). En Alberta, le déclin des populations de caribous a été lié à l'augmentation des perturbations industrielles au cours des 30 dernières années, plutôt qu'aux régimes d'incendies avec lesquels les caribous ont toujours coexisté (Stewart et al. 2020). Les recommandations actuelles en matière de gestion des seuils de perturbation dans les aires de répartition du caribou tiennent compte de l'empreinte combinée des perturbations industrielles (avec une zone tampon de 500 m) et des feux de forêt (Environnement Canada 2020). **Cependant**, le caribou, ses concurrents apparents et ses prédateurs peuvent réagir différemment à différents types de perturbations selon les régions (Johnson et al. 2020).

La population de caribous Itcha-Ilgachuz dans la région du plateau Chilcotin, dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, constitue un cas urgent et unique pour étudier le DMAC en tant que mécanisme de déclin des caribous et tester spécifiquement l'hypothèse de la productivité primaire du DMAC ainsi que les impacts relatifs des incendies par rapport à l'exploitation forestière. Les caribous Itcha-Ilgachuz sont une population terrestre qui se nourrit de **lichens** dans la neige peu profonde, classée comme caribou des montagnes du **Nord** (unité désignable 7) par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC 2014). L'aire de répartition du caribou Itcha-Ilgachuz présente une productivité primaire relativement faible pour le centre de la Colombie-Britannique et a connu des incendies de forêt et des coupes forestières à grande échelle (Tableau S1 ; Maltman et al. 2024). Cette population a connu un déclin drastique depuis le début des années 2000, sa taille estimée passant d'environ 2 800 individus en 2003 à 358 en 2019, en partie à cause du faible recrutement de petits entre 2018 et 2019 (Shores 2019). Ce déclin a incité le gouvernement de la Colombie-Britannique à lancer un programme de gestion des prédateurs dans la région afin de réduire la densité des loups au cours de l'hiver 2019-2020 (Ministère des Forêts, des Terres, des Opérations liées aux ressources naturelles et du Développement rural [MFLNRORD] 2021), dans le but de réduire la prédation, identifiée comme la principale cause de mortalité des adultes (Shores 2019). Au total, 216 loups ont été éliminés de l'aire de

répartition du troupeau Itcha-Ilgachuz au cours des campagnes d'élimination hivernales de 2019-2020 à 2022-2023, la densité estimée des loups dans la zone traitée variant entre 0,8 et 1,3 loup/1 000 km² après les éliminations (MFLNRORD 2021, ministère des Terres, de l'Eau et de la Gestion des ressources de la Colombie-Britannique 2022, ministère de l'Eau, des Terres et de la Gestion des ressources de la Colombie-Britannique 2023). Après le début de la réduction du nombre de loups, la population d'Itcha-Ilgachuz a augmenté pendant deux ans, mais de 2021 à 2023, elle a connu un apparent plateau malgré la poursuite des efforts de réduction du nombre de loups (Gannon 2023). Il est nécessaire de comprendre si et comment la perturbation de l'habitat entraîne un **risque de prédation** pour les caribous dans des contextes de faible productivité afin de mettre en place une gestion efficace à long terme.

Nous avons évalué les preuves relatives au DMAC par rapport à d'autres mécanismes potentiels de déclin du caribou Itcha-Ilgachuz (Figure 1). L'hypothèse selon laquelle le DMAC est le mécanisme à l'origine du déclin observé du caribou Itcha-Ilgachuz conduit à une série de quatre prédictions vérifiables :

1. Les perturbations de la végétation forestière dans l'aire de répartition du caribou, telles que l'exploitation forestière et les incendies de forêt, entraînent une augmentation de la productivité de la végétation et donc une nourriture de haute qualité pour les proies ongulées primaires dans ces zones en début de succession (poussée de productivité).
2. Les proies ongulées primaires du système réagissent positivement à l'augmentation de la nourriture en augmentant leur utilisation ou leur abondance dans ces zones perturbées en début de succession (attraction des proies).
3. Les prédateurs du caribou associés aux proies ongulées primaires augmentent également leur utilisation ou leur abondance dans ces zones perturbées (attraction des prédateurs).
4. Le caribou ne peut plus se séparer efficacement des prédateurs sur le plan spatial, ce qui entraîne un chevauchement accru entre le caribou et les prédateurs, pouvant potentiellement entraîner une augmentation de la prédation sur le caribou (risque de prédation du caribou).

Nous avons utilisé des pièges photographiques pour tester ces **prédictions** et caractériser les schémas d'abondance relative et de cooccurrence dans ce **système à proies multiples** et prédateurs multiples. Nous avons tiré parti de la surveillance multispécifique à l'aide de caméras pour étudier les réactions de tous les prédateurs potentiels qui pourraient être impliqués dans le déclin des caribous. Outre les loups, qui ont fait l'objet de nombreuses recherches sur le DMAC, nous avons inclus dans notre analyse les coyotes (*Canis latrans*), les ours noirs (*Ursus americanus*), les grizzlis (*Ursus arctos*), les lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et les gloutons (*Gulo gulo*).

Bien que les couguars soient un prédateur important dans les recherches du DMAC (Kinley et Apps 2001, Serrouya et al. 2015), ils ont rarement été détectés par notre réseau de caméras et n'ont donc pas pu être inclus dans l'analyse. Dans le contexte des efforts continus de réduction du nombre de loups pour le caribou d'Itcha-Ilgachuz, il est particulièrement important de tenir compte de l'impact d'autres prédateurs non dominants qui pourraient voir leur population augmenter en raison d'une pression concurrentielle moindre de la part des loups ou qui pourraient exercer une prédation compensatoire sur les caribous en raison de la présence moindre de loups (Prugh et al. 2009, Prugh et Arthur 2015).

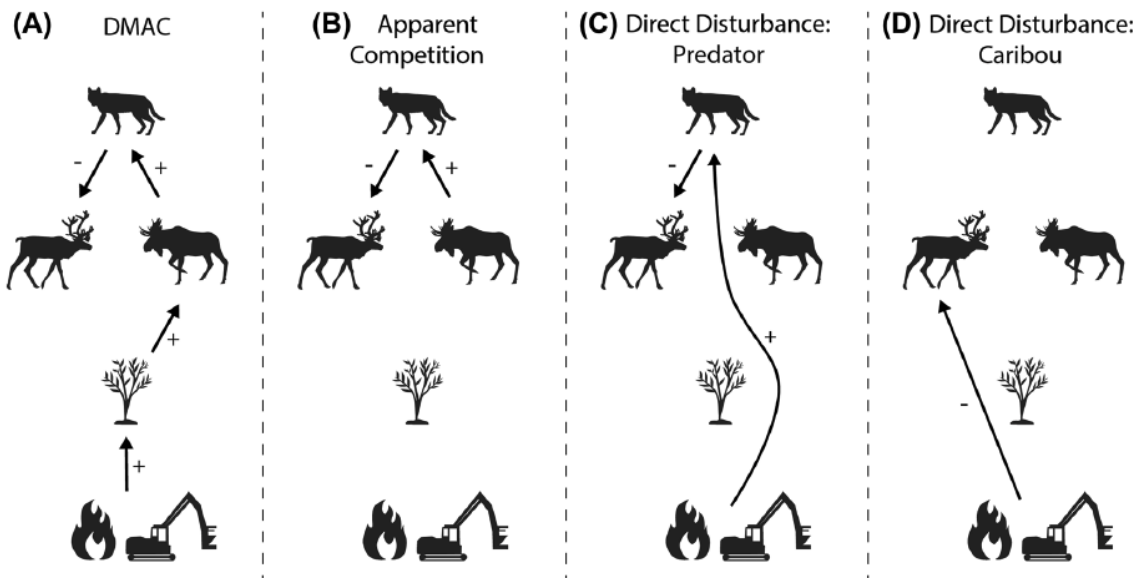

FIGURE 1. Modèles conceptuels d'hypothèses concurrentes concernant le mécanisme de déclin de la population de caribous Itcha-Ilgachuz dans le plateau Chilcotin, en Colombie-Britannique (Canada), y compris la concurrence apparente médiée par les perturbations (DMAC). Les symboles représentent les éléments suivants : loup = tous les prédateurs, orignal = toutes les proies principales, caribou = caribou, plante = végétation pionnière, abatteuse-groupeuse et incendie = perturbation de l'habitat

L'abondance relative est un indice qui reflète à la fois l'abondance locale d'une espèce et les schémas de déplacement (utilisation) des individus autour d'un site. Si l'hypothèse DMAC a été formulée pour expliquer les changements dans l'abondance des populations, nous l'étendons aux réponses en termes d'abondance relative, en partant du principe que les animaux modifient leurs comportements (par exemple, l'utilisation de l'habitat, les interactions prédateurs-proies) en tant que composante mécanistique des changements ultérieurs dans la démographie des populations (par exemple, la survie, la reproduction ; Berger-Tal et al. 2011). Nous avons développé des **modèles de régression bayésiens à effets mixtes** afin de tester le degré de validité des prédictions de la DMAC par rapport à celles d'autres hypothèses basées sur la variation des détections par pièges photographiques de chaque espèce ciblée par rapport aux caractéristiques de perturbation et aux détections d'espèces proies ou prédatrices.

Les **alternatives** à l'hypothèse DMAC (Figure 1A) pour expliquer le déclin du caribou d'Itcha-Ilgachuz comprennent la concurrence apparente non médiée par la perturbation de l'habitat (par exemple, le chevauchement accru de l'utilisation de l'habitat en raison du changement de la végétation ou de la sévérité de l'hiver résultant du changement climatique ; Tape et al. 2016, Mallory et Boyce 2018, Laurent et al. 2021 ; Figure 1B), une réponse directe des prédateurs à la perturbation qui entraîne une augmentation de la prédation des caribous (par exemple, une efficacité accrue de la prédation due à l'accès routier ; Dickie et al. 2017, Mumma et al. 2018 ; Figure 1C), un effet négatif direct de la perturbation de l'habitat sur les caribous (par exemple, par le biais d'une limitation de la nourriture en hiver ou en été ; Russell et Johnson 2019, Denryter et al. 2017 ; Figure 1D), ou l'absence de relation entre les perturbations et les caribous, le déclin observé étant dû à un autre facteur (par exemple, les parasites ou les maladies ; Hughes et al. 2009). Le déclin pourrait également être causé par une combinaison de ces facteurs (par exemple, les effets négatifs directs des perturbations sur les caribous et le DMAC).

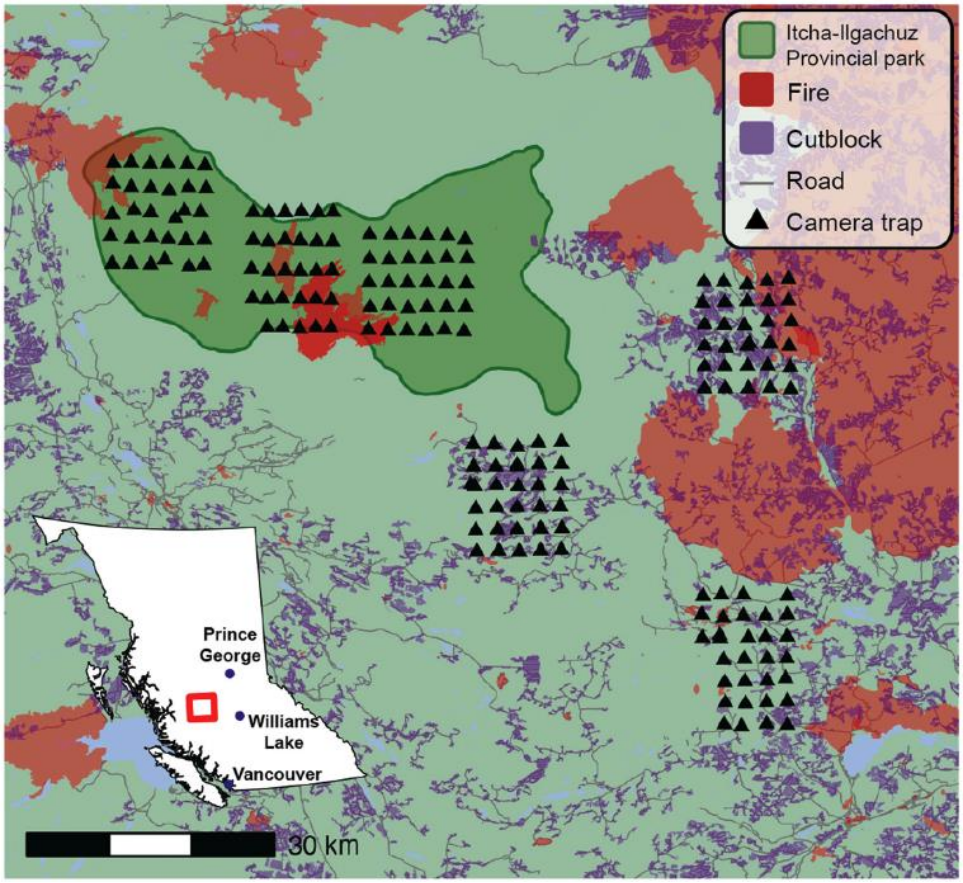

FIGURE 2. Zone d'étude et réseaux de pièges photographiques dans le plateau Chilcotin, en Colombie-Britannique (Canada), déployés entre 2020 et 2023. Les pièges photographiques sont représentés par des triangles, le parc provincial Itcha-Ilgachuz est en vert foncé, les incendies de forêt sont en rouge, les parcelles coupées sont en violet et les routes sont en gris

ZONE D'ÉTUDE

Nous avons mené cette étude dans l'aire de répartition de la population de caribous d'Itcha-Ilgachuz, dans la région du plateau Chilcotin, au centre-ouest de la Colombie-Britannique, au Canada, située à l'est de la chaîne des montagnes Côtières et à l'ouest du fleuve Fraser (52 à 53° de latitude et -124 à -126° de longitude ; Figure 2). Cette zone se caractérise par de vastes étendues de terrain relativement plat avec des chaînes de montagnes plus petites, notamment les monts Rainbow, Ilgachuz et Itcha, dont l'altitude varie entre 850 et 2 410 mètres. L'écosystème du plateau Chilcotin a une productivité globale relativement faible, car il se trouve dans l'ombre pluviométrique de la chaîne des montagnes Côtes, ce qui le rend sec (par exemple, 342,8 mm de précipitations annuelles au lac Puntzi de 2010 à 2014) et connaît des hivers froids et des étés frais (température moyenne de 16°C en juillet et - 10,5°C en janvier de 2020 à 2023 ; gouvernement du Canada 2024). Les zones de basse altitude sont caractérisées par des zones biogéoclimatiques (BEC) de pins et d'épicéas subboréaux et d'épicéas montagnards, tandis que les zones de haute altitude sont caractérisées par des zones BEC d'épicéas d'Engelmann, de sapins subalpins et de fétuques boréales de l'Altaï (ministère des Forêts, des Terres, de l'Exploitation des ressources naturelles et du Développement rural [MFLNRORD], 2018). Le pin tordu (*Pinus contorta*) et l'hybride Engelmann × épinette blanche (*Picea glauca* × *engelmanni*) sont les espèces d'arbres dominantes, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) étant également présent dans les zones humides. Dans le sous-bois, le saule (*Salix* spp.), le genévrier commun (*Juniperus communis*) et le soopalallie (*Shepherdia canadensis*) sont les arbustes dominants, tandis que le kinnikinnik (*Arctostaphylos uva-ursi*), la groseille naine (*Vaccinium scoparium*), la linaire boréale (*Linnaea borealis*) et la camarine noire

(*Empetrum nigrum*) constituant une grande partie du couvert végétal avec les mousses et les lichens. Les espèces sauvages courantes dans la zone d'étude comprennent l'orignal, le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), le caribou, l'ours noir, le coyote, le lynx du Canada, le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*) en haute altitude. Les loups gris, les grizzlis, les cerfs de Virginie, les gloutons, les martres d'Amérique (*Martes americana*), les pékans (*Pekania pennanti*) et les couguars sont également présents, mais moins courants, et les chevaux sauvages (*Equus caballus ferus*) sont courants dans la région sud de la zone d'étude (British Columbia Ministry of Water Land and Air Protection Environmental Stewardship Division 2002, Smith et al. 2019 ; Figure S1).

Le parc provincial Itcha-Ilgachuz, créé en 1995, englobe la zone de mise bas et de rut en haute altitude du caribou Itcha-Ilgachuz et empêche l'exploitation forestière et tout autre développement industriel dans cet habitat clé (Ministère de la Protection de l'eau, des terres et de l'air de la Colombie-Britannique, Division de la gestion environnementale, 2002).

Des zones d'habitat faunique ont été établies dans l'aire de répartition du caribou d'Itcha-Ilgachuz, certaines zones étant désignées comme zones d'interdiction d'exploitation, d'exploitation modifiée ou d'exploitation conventionnelle améliorée, dans le but de maintenir la disponibilité de forêts matures et de lichens terrestres pour les caribous lors de l'exploitation forestière (MFLNRORD 2011). L'aire de répartition estivale à basse altitude du caribou Itcha-Ilgachuz se trouve dans une zone où la circulation des véhicules motorisés est restreinte afin de limiter les perturbations liées aux activités récréatives motorisées, y compris la chasse. L'exploitation forestière s'est généralisée dans l'aire de répartition estivale de basse altitude du caribou de l'Itcha-Ilgachuz, les activités forestières ayant atteint leur apogée entre 1995 et 2005, ce qui a entraîné la coupe de 10,1% et 14,5% de l'aire de répartition estivale et hivernale de basse altitude, respectivement, depuis 1960 (Tableau S1). Des incendies de forêt ont également ravagé la région, brûlant 11,3% de la zone de mise bas en altitude et 26,5% et 25,2% des zones d'été et d'hiver de basse altitude, respectivement, au cours du siècle dernier (Tableau S1). Environ la moitié de la superficie brûlée dans l'aire de répartition des caribous Itcha-Ilgachuz l'a été lors des méga-incendies de grande intensité de 2017, qui ont couvert 5 680 km². L'habitat matriciel entourant les aires de répartition saisonnières principales des caribous Itcha-Ilgachuz présente des niveaux plus élevés de perturbation de l'habitat, avec 23,6% exploités et 56,9% brûlés (Tableau S1).

Il y a également eu des infestations extrêmes de dendroctones du pin ponderosa (*Dendroctonus ponderosa*) dans la région de Chilcotin dans les années 1980 et au début des années 2000, la dernière infestation ayant atteint son pic en 2008, ce qui a entraîné une exploitation forestière de sauvetage à grande échelle et une augmentation de la charge combustible pour les incendies (Alfaro et al. 2015, Maltman et al. 2024).

METHODES

Échantillonnage par pièges photographiques

Nous avons utilisé un plan d'échantillonnage systématique pour déployer 179 caméras (Recony Hyperfire 2, Holmen, WI, États-Unis) sur 6 grilles de 30 caméras chacune (à l'exception d'une grille comportant 29 caméras) dans l'aire de mise bas et de rut en haute altitude et dans les aires d'été et d'hiver adjacentes en basse altitude du caribou d'Itcha-

Ilgachuz (Figure 2 ; aires de répartition saisonnières des caribous dans la Figure S2). Les grilles ont été placées de manière à couvrir les variations dans les types et les intensités des perturbations de la végétation, l'utilisation saisonnière de l'habitat par les caribous et la composition de la communauté de mammifères (Figure 2, tableau S2). Chaque grille rectangulaire couvrait 200 km^2, avec des caméras espacées de manière régulière d'environ 2,6 km. Il y avait 3 grilles dans l'aire de répartition en haute altitude du parc provincial Itcha-Ilgachuz, 2 grilles principalement dans l'aire de répartition estivale de basse altitude et 1 grille dans l'aire de répartition hivernale de basse altitude. Les 5 grilles de l'aire de répartition estivale en haute et basse altitude ont été déployées en septembre 2020, tandis que la grille de l'aire de répartition hivernale de basse altitude a été déployée en octobre 2021. Nous avons terminé la collecte des données pour cette analyse en juin 2023 pour les grilles de la zone estivale de basse altitude, et en octobre 2023 pour la grille de la zone hivernale de haute altitude et de basse altitude (voir la Figure S3 pour les périodes d'activité des caméras).

Nous avons déployé les caméras à moins de 200 m du centre de chaque cellule de grille prédéfinie lorsque cela était possible, en ciblant une route forestière, un sentier de chasse ou tout autre élément naturel susceptible de maximiser les détections d'animaux sauvages (par exemple, une prairie alpine, une ligne de crête). Les caméras ont été fixées à des arbres (ou à des trépieds dans les zones de haute altitude au-dessus de la limite forestière) à une hauteur d'environ 1 m, perpendiculairement au chemin emprunté par la faune sauvage et à 3-5 m de l'élément cible afin de maximiser la détection des espèces de mammifères de taille moyenne à grande. Nous n'avons utilisé aucun appât ni leurre sur les sites des caméras. Nous avons réglé les caméras sur une sensibilité élevée et une photo par déclenchement, sans délai entre les photos. Les caméras ont également pris une photo quotidienne à midi afin de quantifier l'effort de la caméra en l'absence de déclencheurs de mouvement. Nous avons utilisé le modèle d'apprentissage automatique MegaDetector version 5 (Beery 2019, Microsoft 2022) pour rationaliser le traitement des images dans les cas où les stations présentaient un grand nombre de ratés ne contenant pas d'animaux sauvages, d'êtres humains ou de véhicules en raison du mouvement de la végétation ou d'un dysfonctionnement de la caméra, mais nous avons tout de même examiné toutes les images pour nous assurer qu'elles n'avaient pas été mal identifiées.

Les images des caméras contenant des humains et des animaux sauvages ont été classées manuellement par espèce par des techniciens de recherche formés dans une base de données personnalisée, et ces identifications ont été examinées par les chefs de projet à des fins de contrôle qualité. Afin de minimiser l'influence des images répétées des mêmes individus sur une courte période, nous avons regroupé les détections d'espèces en événements de détection indépendants en utilisant un seuil de 30 minutes entre les images consécutives de la même espèce sur un site (Burton et al. 2015). Nous avons utilisé le nombre d'événements de détection indépendants d'une espèce focale sur un site-mois comme variable de réponse pour toute la modélisation ultérieure des espèces, et avons supposé qu'il représentait une mesure de l'abondance relative dans la zone autour de chaque site de caméra (Tattersall et al. 2020).

Bien que toutes les utilisations d'une zone ne soient pas détectées par une caméra (Burton et al. 2015), nous avons normalisé les caractéristiques de déploiement des caméras (par exemple, le modèle de caméra, la hauteur, la distance par rapport à la cible) afin de minimiser les différences de détection imparfaite entre les caméras. Nous nous sommes également

concentrés sur les comparaisons des réponses des espèces aux facteurs écologiques, plutôt que sur les comparaisons directes de l'abondance relative entre les espèces, qui peuvent être influencées par des différences de détectabilité entre les espèces en raison de variations de la taille corporelle, des schémas de déplacement et de la taille du domaine vital (Devarajan et al. 2020). Sur la base de ces considérations, nous avons supposé que la variation des détections reflétait la variation de l'abondance relative et avons choisi de ne pas traiter cette variation comme une erreur d'échantillonnage dans le cadre d'une réponse binaire utilisation-non utilisation telle que l'occupation (Burton et al. 2015).

Analyse

Productivité primaire

Nous avons utilisé l'indice de végétation amélioré (EVI) obtenu par télédétection comme mesure de la productivité végétale afin d'estimer la quantité de fourrage feuillu disponible pour les principales proies des ongulés dans les zones perturbées (Neumann et al. 2015, Gagné et al. 2016). Nous avons comparé cette mesure entre l'aire de répartition du caribou d'Itcha-Ilgachuz et cinq autres aires de répartition de populations de caribous (Figure 3) dans l'ouest du Canada, avec des conditions écosystémiques et de perturbation variables et des niveaux de soutien pour le DMAC comme cause principale du déclin des caribous (Tableau S3). Nous avons choisi les Purcells centraux et méridionaux (ci-après dénommés « Purcells ») du sud-est de la Colombie-Britannique, Barkerville du centre-est de la Colombie-Britannique et les côtés est et ouest de l'Athabasca (ci-après dénommés « Athabasca ») du centre-est de l'Alberta comme aires de répartition où la DMAC a été prise en compte (Kinley et Apps 2001, Wittmer et al. 2007, Latham et al. 2011*b*). **En revanche**, le DMAC n'a pas été soutenu en raison de la faible productivité primaire dans une partie de l'aire de répartition du caribou boréal dans le nord de la Saskatchewan (Neufeld et al. 2021) et a reçu un soutien mitigé dans l'aire de répartition du caribou Snake-Sahtaneh dans le nord-est de la Colombie-Britannique (contraste Mumma et al. 2018, et Serrouya et al. 2021).

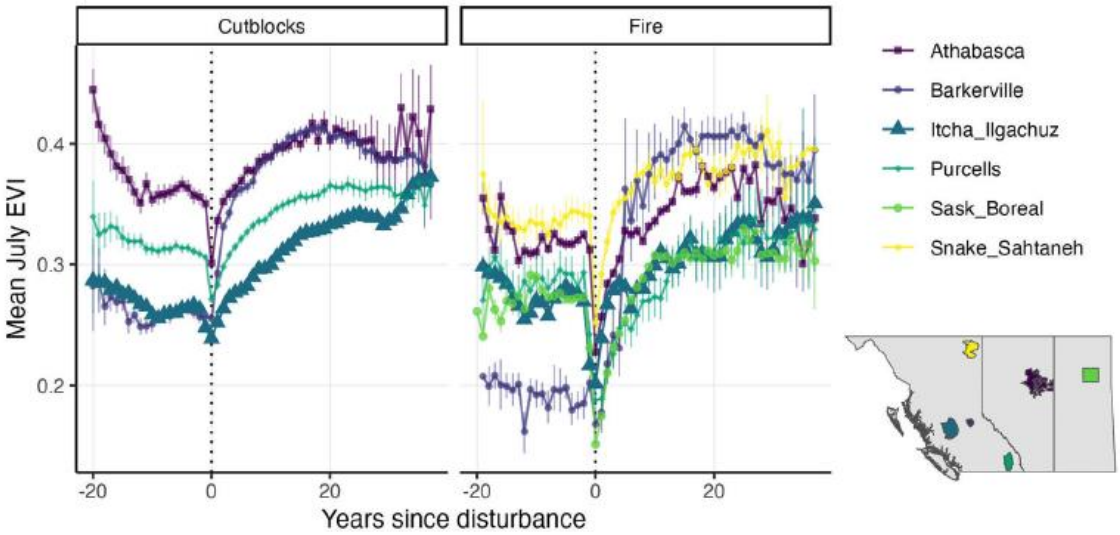

FIGURE 3. Tendances de la productivité estivale à partir de l'indice de végétation amélioré (EVI) télédétecté (2000-2022) dans six aires de répartition de populations de caribous dans l'ouest du Canada avant et après les perturbations causées par les coupes à blanc et les incendies survenues entre 1985 et 2020. Les lignes verticales sur les points représentent des intervalles de confiance à 95% générés par bootstrapping

Nous avons utilisé les données EVI de la version 6 des indices de végétation du spectroradiomètre imageur à résolution modérée (MODI) (MOD13Q1), qui sont résumées

sur des périodes de 16 jours avec une résolution de 250 m (Didan 2021). Nous avons extrait les données EVI du mois de juillet afin de mesurer la productivité estivale maximale (Gané et al. 2016, Serrouya et al. 2021) dans les zones perturbées de chaque aire de répartition du caribou entre 2000 et 2022 à l'aide des paquets R MODISTools (Hufkens 2022) et terra (version 1.6-53 ; Himans 2023). Nous avons obtenu les données sur les perturbations auprès du Système national de surveillance des écosystèmes terrestres (SNSET) pour les ensembles de données sur les récoltes forestières au Canada de 1985 à 2020 et sur les incendies de forêt de 1985 à 2020 (https:// opendata.nfis.org/ ; Hermosilla et al. 2016). Nous avons converti les données raster en polygones pour les traiter et avons exclu tous les polygones < 0,25 km². Nous avons centré toutes les données EVI par rapport à l'année de perturbation afin de comparer les tendances de récupération de l'EVI après perturbation dans les différentes aires de répartition du caribou. Nous avons exclu les données sur les parcelles de coupe pour les aires de répartition boréale et Snake-Sahtaneh de la Saskatchewan en raison de la petite taille des échantillons (respectivement 3 et 35 polygones de parcelles de coupe). Nous avons analysé les données EVI de juillet pour 3 572 polygones de coupe et 2 341 polygones d'incendie représentant respectivement 1,06 à 11,05% et 2,03 à 35,73% de la superficie totale de l'aire de répartition du caribou pour ces six populations de caribous (Tableau S3). Nous avons utilisé la méthode du bootstrapping avec 500 itérations pour estimer les intervalles de confiance (IC) à 95% autour des valeurs EVI annuelles moyennes pour chaque aire de répartition et chaque type de perturbation.

Modélisation des espèces

Nous avons développé des modèles de régression binomiale négative à effets mixtes bayésiens pour chaque espèce cible afin de déterminer si les schémas d'abondance relative, mesurés par les taux de détection des pièges photographiques, correspondaient à nos prévisions basées sur le DMAC ou sur des hypothèses concurrentes (Figure 1). Les espèces ciblées pour cette analyse étaient l'orignal et le cerf mulet pour les proies principales, les loups, les coyotes, les ours noirs, les grizzlis, les lynx et les carcajous pour les prédateurs, et le caribou. Nous avons utilisé une distribution binomiale négative pour les variables de réponse afin de tenir compte d'une forte proportion de zéros (c'est-à-dire une surdispersion) provenant des sites-mois où aucune espèce ciblée n'a été détectée. Les modèles comprenaient des interceptions aléatoires imbriquées pour les stations de caméras et les grilles afin de tenir compte de l'échantillonnage répété au fil du temps dans les stations et du regroupement spatial des stations dans les grilles. Nous avons exécuté les modèles dans le logiciel R version 4.1.2 (R Core Team 2021) à l'aide du package rstanarm version 2.21.1 (Goodrich et al. 2020). Nous avons utilisé des a priori faiblement informatifs pour toutes les variables afin de stabiliser le calcul (Lemoine 2019) en utilisant les a priori par défaut de rstanarm (figure S4). Nous avons estimé tous les modèles avec 4 chaînes, chacune comportant 2 000 itérations (dont 1 000 itérations de préchauffage). Nous avons effectué des contrôles prédictifs a posteriori pour tous les modèles afin d'évaluer leur adéquation, confirmé que les valeurs R-hat étaient inférieures à 1,05 pour tous les modèles afin de garantir la convergence des chaînes, procédé à une évaluation visuelle des chaînes pour garantir le mélange (Gelman et Rubin 1992) et veillé à ce qu'aucun paramètre n'ait une taille d'échantillon effective inférieure à 10% de la taille totale de l'échantillon (Gabry et Modák 2024). Nous présentons des intervalles de crédibilité (Cri) de 50% et 90% des estimations des paramètres du modèle tout au long de cette analyse, car ils sont stables sur le plan informatique (Gelman et al. 1995), et nous tenons compte du poids des preuves sur la base des distributions d'estimations

postérieures. Nous avons considéré qu'une réponse à une variable prédictive était neutre lorsque le Crl à 50% de la distribution d'estimation postérieure chevauchait 0, faible lorsque le Crl à 90%, mais pas le Crl à 50%, chevauchait 0, et forte lorsque le Crl à 90% ne chevauchait pas zéro.

TABLEAU 1. Descriptions des variables prédictives et sources des données utilisées dans les modèles d'espèces sauvages à partir des données des pièges photographiques du plateau Chilcotin en Colombie-Britannique, Canada, 2020-2023. Les astérisques (*) indiquent les justifications compatibles avec l'hypothèse de la concurrence apparente médiée par les perturbations (DMAC)

Type	Variable name(s)	Description	Rationale	Data source
Disturbance	Cutblocks/roads	Proportion of area within a 500-m buffer of each camera site covered by cutblocks <40 years old. Highly correlated with road density ($r = 0.84$).	Increased forage availability for ungulates*; prey availability for predators*; ease of travel on associated roads (Dickie et al. 2017)	British Columbia Ministry of Forests - Forest Analysis and Inventory Branch (2022)
	Fire	Proportion of area within a 500-m buffer of each camera site covered by burnt areas <40 years old	Increased forage availability for ungulates*; prey availability for predators*	British Columbia Wildfire Service (2022)
Environment	Distance to water	Distance (km) from the camera site to the nearest lake or river	Access to drinking water; increased availability of preferred vegetation	Government of Canada (2022)
	Wetlands	Proportion of area within a 500-m buffer of each camera site covered by wetlands	Unique vegetation community with foraging opportunities for ungulates (Baker 1990)	GeoBC (2022)
	Mean EVI	Mean enhanced vegetation index (EVI) for each site, calculated within a 500-m buffer of each camera site	Measure of overall greenness and forage availability around a camera site (Neumann et al. 2015)	Didan (2021) Hufkens (2022)
	Canopy cover	Percentage of forest >2 m, representing canopy cover, averaged within a 500-m buffer of each camera site	Thermal regulation by providing shade or shelter from wind, providing cover from predators by reducing sightlines, affecting ease of travel (Mysterud and Østbye 1999)	Matasci et al. (2018); 2022 version provided by E. Muise, University of British Columbia
Prey	Moose, mule deer, white-tailed deer, caribou, feral horse, snowshoe hare, mountain goat[a]	Monthly count of detections of each prey species in each site-month	Availability of different potential prey at each camera site*	Camera data
Predators	Wolf, grizzly, black bear, coyote,[b] lynx wolverine[c]	Monthly count of detections of each predator species in each site-month	Measure of predator threat level for caribou at each camera site*	Camera data
Detectability	Camera target	Binary variable for whether a camera was targeting a road (value = 1) or other	Cameras on roads may be more likely to detect species if animals are	Camera deployment records

TABLE 1 (Continued)

Type	Variable name(s)	Description	Rationale	Data source
		habitat feature (e.g., game trail, ridge, meadow; value = 0)	preferentially using roads for travel	
	Mean monthly temperature	Mean monthly temperature at each camera site	Proxy for seasonal changes in wildlife activity (e.g., increased movement rate in summer; Leblond et al. 2010) and thus likelihood of detection	Temperature readings from camera for daily noon timelapse photos
Effort	Camera effort	Number of days per month that each camera was active, and its view of the target area was unobstructed	Account for variable effort due to camera failures, wildlife damage, obstruction due to snow, etc.	Camera data

[a]Only included for wolves and wolverine.
[b]Only included in low-elevation model.
[c]Only included in calving model.

TABLEAU 2. Variables prédictives incluses dans les modèles pour chaque espèce cible dans le plateau Chilcotin en Colombie-Britannique, Canada, 2020-2023. Nous indiquons l'inclusion dans le modèle (+) pour les effets fixes et une interception aléatoire imbriquée de la station de caméra dans la grille d'échantillonnage (1 | grille, ID de station)

	Predictor variable											
Species	Cutblocks/ roads	Fire	Prey	Predators	Distance to water	Wetland	Mean EVI[a]	Canopy cover	Mean monthly temp	Target	Effort	(1 | grid, station ID)
Moose	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
Mule deer	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
Wolf	+	+	+		+			+	+	+	+	+
Coyote	+	+	+		+			+	+	+	+	+
Black bear	+	+	+		+			+	+	+	+	+
Grizzly bear	+	+	+		+			+	+	+	+	+
Lynx	+	+	+		+			+	+	+	+	+
Wolverine	+	+	+		+			+	+	+	+	+
Caribou (calving)		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+[b]
Caribou (low elevation)	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+[b]

[a]Enhanced vegetation index.
[b]Grid + (1 | station ID).

Nous avons inclus des variables de perturbation spatiale, des variables de proies pour les espèces prédatrices, des variables de prédateurs pour les caribous, des variables environnementales susceptibles d'affecter l'abondance relative des espèces focales (variables de perturbation, d'environnement, de proies et de prédateurs), des variables susceptibles d'affecter la détectabilité des espèces (cible de la caméra [route ou autre], température) et l'effort de caméra dans les modèles d'espèces (Tableaux 1 et 2). Nous avons construit des modèles en réfléchissant d'abord à nos hypothèses de relations basées sur le DMAC et les mécanismes concurrents, et en tenant compte des facteurs écologiques susceptibles d'influencer la détection des espèces. **Ensuite**, nous avons réduit les ensembles de variables pour certaines espèces en fonction du degré de chevauchement entre les détections d'une espèce et la variable prédictive (par exemple, les caribous en période de mise bas ne chevauchent pas les parcelles de coupe ou les détections suffisantes de coyotes). Nous avons utilisé un **seuil** d'âge de 40 ans pour quantifier les coupes récentes et les incendies à partir du catalogue de données de la Colombie-Britannique autour de chaque site (Tableau 1), conformément à la perturbation de l'habitat du caribou décrite par Environnement Canada (2014). Nous avons utilisé une zone tampon de 500 m autour des sites des caméras pour résumer toutes les variables, ce qui représente une échelle de troisième ordre pour la sélection

spatiale de la zone et des caractéristiques de l'habitat autour de la caméra (Johnson 1980), dans le domaine vital existant d'un animal (par exemple, domaine vital saisonnier moyen de 40 km pour l'orignal ; Gillingham et Parker 2008).

Nous avons évalué d'autres possibilités de seuils d'âge et de tailles de zone tampon pour les variables de perturbation à l'aide d'une sélection de modèles univariés, mais nous n'avons pas trouvé de preuves solides en faveur d'autres options (voir les informations complémentaires pour plus de détails, Tableau S4). Les routes sont un facteur important à prendre en compte dans le mécanisme causal du déclin des caribous (Mumma et al. 2018), mais elles n'ont pas été directement incluses dans cette analyse en raison d'une forte corrélation entre la densité routière et les parcelles de coupe dans la zone d'étude ($r = 0{,}84$ pour la proportion de parcelles de coupe et la densité routière dans une zone tampon de 500 m). L'exploitation forestière est la principale activité humaine dans la zone d'étude, en particulier dans les zones d'été de basse altitude où l'accès des véhicules motorisés est restreint pour le public. La plupart des routes ont donc été construites pour permettre l'accès aux zones d'exploitation. Nous n'avons inclus dans les modèles que la proportion de parcelles de coupe autour d'un site de caméra et considérons cela comme l'effet combiné des parcelles de coupe et des routes. Nous avons inclus les variables relatives aux proies pour les espèces prédatrices et les variables relatives aux prédateurs pour les caribous en tant que variables additives des détections mensuelles de chaque espèce de proie ou de prédateur pertinente, ce qui s'est avéré être la meilleure approche (voir les informations complémentaires pour plus de détails, Tableau S5). Comme nous avons examiné les données d'observation et les tendances de cooccurrence des espèces, nous reconnaissons que celles-ci ne constituent pas nécessairement des preuves d'interactions prédateur-proie (Blanchet et al. 2020). Nous avons examiné si les associations entre les espèces sont cohérentes avec les prédictions issues des hypothèses d'attraction des prédateurs ou d'évitement des proies d'une espèce donnée. Nous avons centré et mis à l'échelle toutes les variables numériques continues en soustrayant la moyenne et en divisant par un écart-type avant la modélisation afin de permettre une comparaison directe des coefficients de régression estimés. Nous avons examiné les variables prédictives pour détecter toute colinéarité, et toutes les variables du modèle final présentaient des corrélations par paires < 0,6 (Figure S5 ; Dormann et al. 2013).

Les modèles pour les proies principales, l'orignal et le cerf mulet, incluaient toutes les variables de perturbation et environnementales (Tableau 2). Le cerf mulet migre vers un territoire hivernal situé en dehors de la zone d'étude et n'a été détecté que 5 fois entre novembre et avril. Nous avons donc exclu les données de cette période pour le modèle du cerf mulet. Nous avons testé des modèles saisonniers pour l'orignal, mais n'avons trouvé aucune différence significative dans les estimations des coefficients entre les modèles estivaux et hivernaux. Nous avons donc utilisé un modèle unique pour toute l'année. Les modèles de prédateurs pour les loups, les coyotes, les ours noirs, les grizzlis, les lynx et les carcajous comprenaient des variables de perturbation et de proie, ainsi que des variables environnementales clés qui ne seraient pas principalement influencées par la disponibilité des proies (Tableau 2). Nous avons inclus la distance par rapport aux sources d'eau et la couverture forestière, mais avons exclu l'EVI moyen et les zones humides des modèles de prédateurs, car nous avons émis l'hypothèse que les réponses à ces caractéristiques refléteraient principalement les réponses à la disponibilité des proies, plutôt que la

caractéristique elle-même, et que la disponibilité des proies était directement incluse dans les modèles.

Nous avons inclus les chèvres de montagne comme espèce proie pour les loups et les carcajous uniquement parce qu'ils sont les seules espèces prédatrices fréquemment détectées dans les zones alpines où des chèvres de montagne ont été détectées et ont été signalées comme prédateurs des chèvres de montagne (Lofroth et al. 2007, Dulude-de Broin et al. 2020). Nous avons exclu les données hivernales (de novembre à avril) pour les ours noirs et les grizzlis, car ils hibernent pendant ces mois (nous avons exclu 10 détections pour les ours noirs et 7 détections pour les grizzlis). Les caribous ont des aires de répartition saisonnières distinctes avec des habitats disponibles différents et des stratégies de cycle de vie différentes tout au long de l'année. Nous avons donc séparé les données sur les caribous en deux catégories pour la modélisation : la mise bas et les basses altitudes. Les modèles de mise bas contenaient des données provenant de la saison de mise bas (mai à juillet) dans la zone de mise bas des 3 grilles de caméras du parc provincial Itcha-Ilgachuz. Nous avons inclus des variables relatives aux prédateurs pour les espèces prédatrices ayant fait l'objet de plus de 20 détections dans les zones de mise bas pendant la saison de mise bas (loup, grizzli, carcajou, ours noir, lynx) dans les modèles de mise bas des caribous afin d'évaluer la capacité des caribous à éviter les prédateurs. L'étude de la présence de prédateurs dans les zones de mise bas a été l'un des facteurs motivants de ce projet de piégeage photographique. Le modèle pour les caribous à basse altitude comprenait des données provenant des trois grilles des zones d'été et d'hiver à basse altitude pour toutes les saisons afin de maintenir un échantillon de taille suffisante pour la modélisation (150 détections sur 2 623 mois-stations). Nous avons inclus les loups, les coyotes, les ours noirs, les grizzlis et les lynx comme prédateurs potentiels des caribous dans le modèle de basse altitude, mais avons exclu les gloutons, car ils avaient été détectés moins de 20 fois. Nous avons inclus la grille de caméras comme effet fixe, plutôt que comme effet aléatoire, pour les modèles de caribous, car chaque modèle ne comprenait que les données provenant de 3 grilles et nous ne voulions pas obscurcir les informations potentielles provenant des effets aléatoires au niveau de la grille (Gomes 2022).

RESULTATS

Impulsion de productivité

Les tendances d'augmentation de la productivité après une perturbation étaient similaires dans la chaîne Itcha-ligachuz et dans d'autres aires de répartition du caribou, mais l'EVI de juillet dans les parcelles exploitées était le plus bas parmi les aires de répartition du caribou ayant subi une perturbation de type parcelle exploitée, et l'EVI de juillet après l'incendie était parmi les plus bas, similaire à celui de la forêt boréale de la Saskatchewan où le DMAC était soutenu et des Purcells où il ne l'était pas (Figure 3). Dans toutes les zones de caribous, nous avons constaté que l'EVI de juillet était stable ou en baisse jusqu'au moment de la perturbation et qu'il diminuait fortement l'année de la perturbation, suivi d'une augmentation rapide de l'EV au cours des 5 à 10 années suivantes, les valeurs de l'EVI se stabilisant ou atteignant un pic environ 20 ans après la perturbation à des niveaux plus élevés qu'avant la perturbation (Figure 3). L'EVI moyen en juillet dans les polygones de coupe et d'incendie était respectivement de 0,27 (IC à 95% = 0,26-0,28) et 0,28 (IC à 95% = 0,27-0,28) dans l'aire de répartition du caribou d'Itcha-Ilgachuz au cours des 20 années précédant la perturbation. Ce résultat était similaire à la productivité avant perturbation dans les polygones de coupe à Barkerville, mais inférieur de 27% à celui d'Athabasca (0,37, IC à 95% = 0,36-0,38) et de

16% à celui des Purcells (0,32, IC à 95% = 0,31-0,33). La **productivité** avant la perturbation dans les polygones incendiés de la chaîne Itcha-Ilgachuz était similaire à celle de la forêt boréale de Saskatchewan et des Purcells, supérieure de 42 % à celle de Barkerville et inférieure de 16% et 20% à celle des chaînes Athabasca et Snake Sahaneh, respectivement. Vingt ans après la perturbation, l'EVI de juillet dans la chaîne Itcha-Ilgachuz avait augmenté de 22% pour atteindre 0,33 (IC à 95% = 0,33-0,34) dans les parcelles coupées et de 7% pour atteindre 0,30 (IC à 95% = 0,27-0,33) dans les parcelles brûlées par rapport aux niveaux moyens avant la perturbation. Cette augmentation était similaire à celle observée dans les autres aires de répartition du caribou, à l'exception de Barkerville, où elle variait entre 11 et 16% 20 ans après la récolte forestière et entre 7 et 15% 20 ans après l'incendie. L'aire de répartition de Barkerville a connu la plus forte augmentation de **productivité** après la perturbation, avec une augmentation de 58% de l'EVI en juillet 20 ans après la récolte et de 116% après l'incendie.

Piégeage photographique

Nous avons analysé les données provenant de plus de 1,8 million d'images collectées au cours de 159 218 jours d'activité des pièges photographiques (moyenne de 28,4 jours d'activité par piège photographique et par mois) entre septembre 2020 et octobre 2023 (Figure S3). Nous avons enregistré 8 778 détections indépendantes (ci-après « détections ») d'espèces ciblées, les espèces les plus fréquemment détectées étant l'orignal, le cerf mulet et le coyote, avec plus de 1 500 détections chacun, suivis de l'ours noir et du lynx, avec plus de 800 détections chacun (Tableau 3).

Les caribous en période de mise bas et les loups ont été les espèces suivantes les plus détectées, tandis que les caribous à basse altitude, les grizzlis et les carcajous ont été les moins fréquemment détectés parmi les espèces ciblées (Tableau 3 ; voir la Figure S1 pour la liste complète des espèces détectées).

TABLEAU 3. Détections indépendantes par pièges photographiques d'espèces cibles (seuil de 30 minutes entre les images de la même espèce au même emplacement de caméra) dans le plateau Chilcotin en Colombie-Britannique, Canada, 2020-2023

Species	Detections
Moose (*Alces alces*)	2,152
Mule deer (*Odocoileus hemionus*)	1,786
Caribou (*Rangifer tarandus*)	776 calving grounds 150 low elevation
Grey wolf (*Canis lupus*)	348
Coyote (*Canis latrans*)	1,520
Canada lynx (*Lynx canadensis*)	868
Black bear (*Ursus americanus*)	873
Grizzly bear (*Ursus arctos*)	174
Wolverine (*Gulo gulo*)	131

Attraction des proies principales

Les détections des proies principales ont été associées de manière positive aux caractéristiques de perturbation, comme prévu par le DMAC. L'orignal a eu une **faible** réponse positive aux coupes à blanc (β = 0,146, 90% Crl = -0,068-0,370) et une **forte** réponse positive aux incendies (β = 0,334, 90% Crl = 0,136-0,521 ; Figure 4A). À partir des estimations moyennes des paramètres du modèle, on a prédit que les orignaux auraient une augmentation de 213% des détections mensuelles lorsque la proportion de la zone autour de la caméra (0,79 km^2) passerait de 0 à 1, ce qui équivaut à environ 2,7 détections d'orignaux supplémentaires par an à une station donnée. Nous avons également constaté que les orignaux réagissaient positivement aux zones proches des sources d'eau (β = -0,267, 90% Cri = -0,451 - - 0,079), aux zones humides (β = 0,358, 90% Crl = 0,182-0,542) et aux zones à couverture forestière plus dense (β = 0,706, 90 % Crl = 0,482-0,934 ; Figure 4A).

Nous avons constaté une **faible** réponse positive des cerfs mulets aux parcelles déboisées (β = 0,098, 90% Crl = -0,117-0,325) et une forte réponse positive aux incendies (β = 0,513, 90% Crl = 0,313-0,724 ; Figure 4B), avec une augmentation prévue des détections de 482% (5,3 détections de cerfs supplémentaires par an dans une station) lorsque la proportion de la zone brûlée passait de 0 à 1. Le cerf mulet a montré une forte réponse positive à la productivité moyenne du site (β = 0,777, 90% Crl = 0,383-1,18) et une faible réponse positive à la distance par rapport aux sources d'eau (β = 0,094, 90% Cr = -0,095-0,277 ; Figure 4B). Les orignaux et les cerfs mulets ont tous deux été détectés plus souvent pendant les mois les plus chauds (orignaux : β = 0,592, 90% Crl = 0,534-0,655 ; cerfs mulets : β = 0,664, 90% Crl = 0,581-0,750).

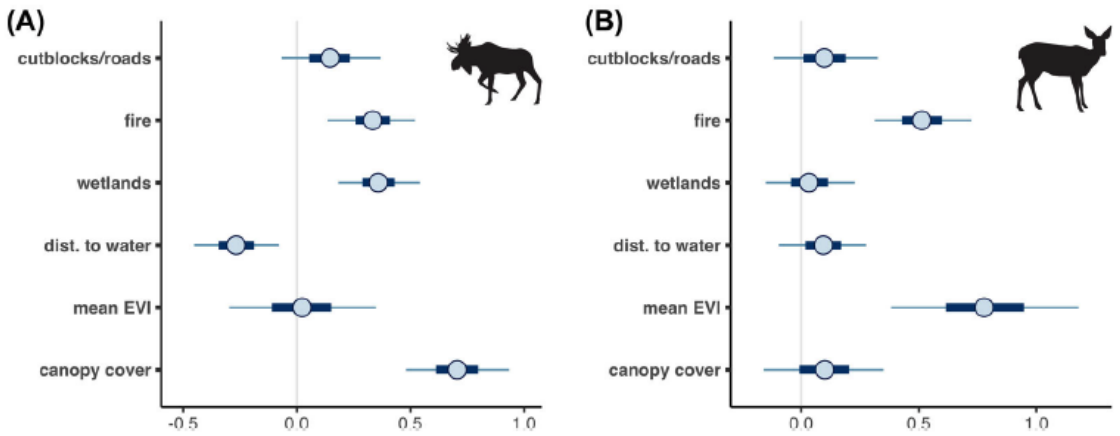

FIGURE 4. Estimations des coefficients standardisés et intervalles de crédibilité (lignes fines : 90%, lignes épaisses : 50%) pour les variables de perturbation et environnementales des modèles bayésiens à effets mixtes binomiaux négatifs pour la détection des espèces proies principales **A**) l'orignal et **B**) le cerf mulet dans le plateau Chilcotin en Colombie-Britannique, Canada, 2020-2023, à partir de données de pièges photographiques. EVI = indice de végétation amélioré et dist. = distance

Attraction des prédateurs

Toutes les espèces de prédateurs, à l'exception du carcajou, présentaient des associations positives avec une ou plusieurs espèces proies, et la moitié d'entre elles réagissaient positivement à l'un ou aux deux types de perturbation. Les loups présentaient les associations les plus fortes avec les lièvres d'Amérique (β = 0,165, 90% Crl = 0,048-0,288) et les cerfs mulets (β = 0,083, 90% Crl = -0,049-0,205 ; Figure 5A). **Contrairement** à nos attentes dans le cadre du DMAC, les loups n'ont pas réagi aux coupes à blanc et aux routes (β = 0,004, 90% Crl = -0,355-0,351) et ont eu une faible réaction négative aux incendies (β = -0,176,

90% Crl = -0,494-0,116 ; Figure 5A). Les coyotes étaient associés aux lièvres d'Amérique (β = 0,095, 90% Crl = 0,048-0,147), les caribous (β = 0,082, 90% Crl = -0,062-0,202) et les orignaux (β = 0,056, 90% Crl = -0,030-0,146 ; Figure 5B). Les coyotes ont également réagi positivement aux coupes à blanc et aux routes (β = 0,188, 90% Crl = 0,026-0,403) et aux incendies (β = 0,181, 90% Crl = -0,040-0,395 ; Figure 5B). Nous avons constaté que les ours noirs étaient associés à toutes les grandes proies à l'exception du cerf mulet, les associations les plus fortes étant observées avec l'orignal (β = 0,115, 90% Crl = 0,010-0,219) et le caribou (β = 0,106, 90% Crl = -0,023-0,225 ; Figure 5C), et réagissaient positivement aux deux types de perturbations (parcelles déboisées et routes : β = 0,246, 90% Crl = 0,080-0,416 ; incendies : β = 0,190, 90% Crl = 0,020-0,364). Les grizzlis étaient associés aux orignaux (β = 0,272, 90% Crl = 0,138-0,411), aux chevaux sauvages (β = 0,070, 90% Crl = -0,057-0,194) et aux lièvres d'Amérique (β = 0,068, 90% Crl = -0,052-0,191 ; Figure 5D), ont eu une réponse neutre aux parcelles déboisées et aux routes (β = -0,001, IC à 90% Crl = 0,354-0,363) et une faible réponse négative aux incendies (β = -0,146, IC à 90% Crl = -0,450-0,152). Les lynx étaient associés aux lièvres d'Amérique (β = 0,108, 90% Crl = 0,063-0,156), avaient une faible association négative avec les caribous (β = -0,088, 90% Crl = -0,227-0,059), et une réponse positive aux coupes à blanc et aux routes (β = 0,306, 90% Crl = 0,039-0,572), mais pas aux incendies (β = 0,007, 90% Crl = -0,264-0,281 ; Figure 5E). Les carcajous n'avaient aucune association positive avec aucune espèce proie et avaient de faibles associations négatives avec les lièvres d'Amérique (β = -0,211, 90% Crl = -0,407-0,004) et les caribous (β = -0,085, 90% Crl = -0,299-0,099), et ont eu une réponse neutre aux coupes à blanc et aux routes (β = -0,047, 90% Crl = -0,569-0,452) et une faible réponse négative aux incendies (β = -0,393, 90% Crl = -0,863-0,033 ; Figure 5F).

Les loups (β = -0,565, 90% Crl = -0,948 à -0,206), les grizzlis (β = -0,679, 90% Crl = -1,11 à -0,304), les lynx (β = -0,215, 90% Crl = -0,470-0,040) et les carcajous (β = -0,667, 90% Crl = -1,22 à -0,178) ont réagi positivement à la proximité des sources d'eau. Toutes les espèces de prédateurs, à l'exception du carcajou, ont été détectées plus souvent aux stations situées près des routes qu'à celles situées près des sentiers de gibier ou d'autres éléments naturels (loup : β = 2,26, 90% Crl = 1,44-3,12 ; coyote : β = 1,12, 90% Crl = 0,655-1,62 ; ours noir : β = 0,516, 90% Crl = 0,130-0,904 ; grizzli : β = 1,11, 90% Crl = 0,269-2,00 ; lynx : β = 0,800, 90% Crl = 0,226-1,41) et davantage de détections à des températures plus élevées (loup : β = 0,213, 90% Crl = 0,054-0,374 ; coyote : β = 0,497, 90% Crl = 0,422-0,573 ; ours noir : β = 0,345, 90% Crl = 0,246-0,444 ; grizzli : β = 0,166, 90% Crl = -0,055-0,396 ; lynx : β = 0,512, 90% Crl = 0,432-0,592).

Risque de prédation du caribou

Conformément au DMAC, les caribous n'ont pas réagi négativement aux perturbations et n'ont pas montré de forte association négative avec les prédateurs pendant la saison de mise bas ou à basse altitude, ce qui pourrait accroître leur vulnérabilité face aux prédateurs.

Pendant la saison de mise bas et dans les aires de mise bas, les caribous ont eu une réaction neutre au feu (β = 0,030, 90% Cri = -0,276-0,342) et de faibles associations positives avec les ours noirs (β = 0,113, 90% Crl = -0,010-0,232) et les carcajous (β = 0,083, 90% Crl = -0,080-0,244), mais pas avec d'autres espèces de prédateurs (Figure 6A). Pendant la saison de mise bas et dans leur aire de répartition, les caribous ont eu une réponse négative à la productivité

(β = -0,569, 90% Crl = -0,908 à -0,234) et à la couverture forestière (β = -0,234, 90% Crl = -0,582-0,105 ; Figure 6A).

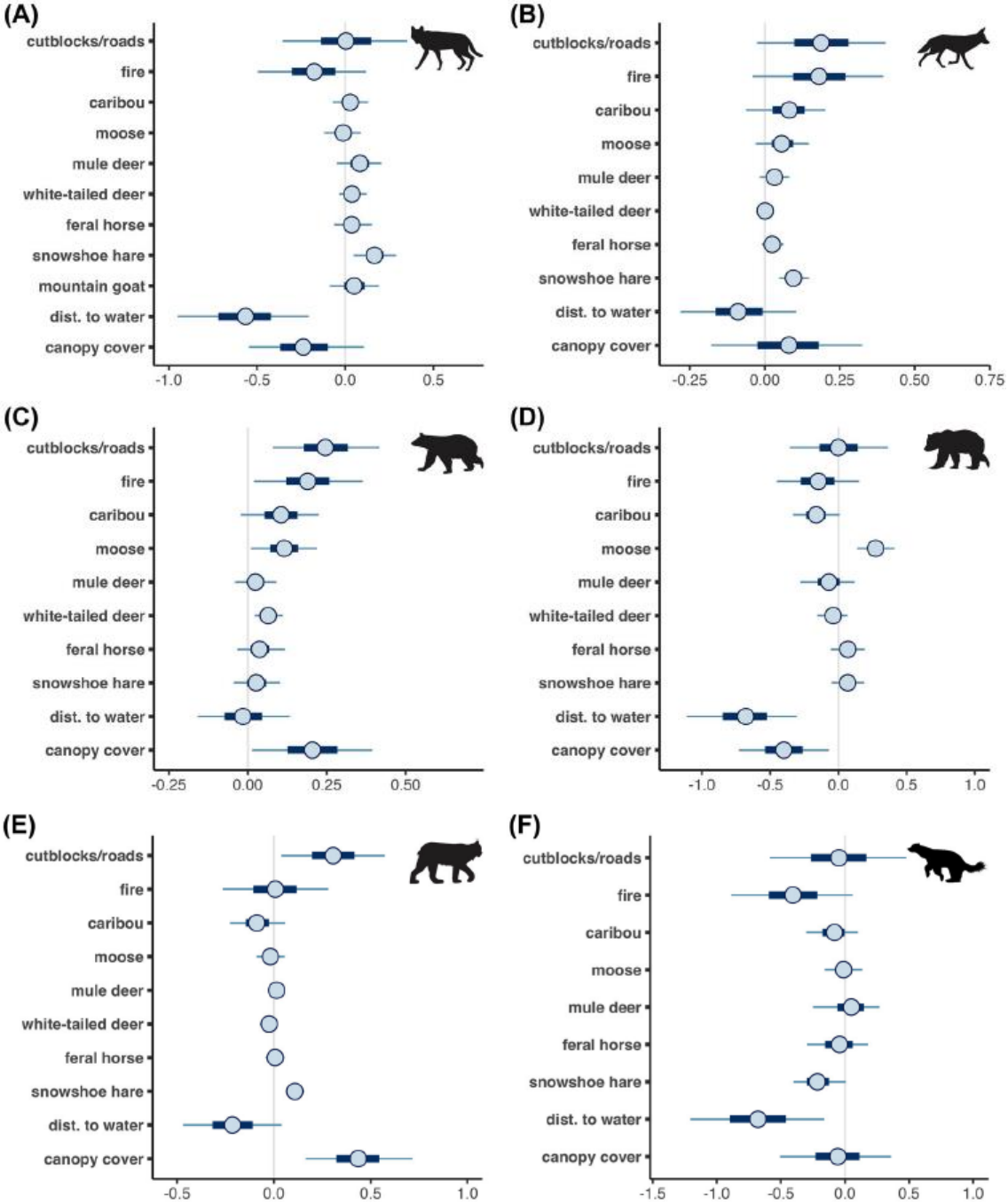

FIGURE 5. Estimations des coefficients standardisés et intervalles de crédibilité (lignes fines : 90 %, lignes épaisses : 50%) pour les variables de perturbation, de proie et environnementales des modèles bayésiens à effets mixtes binomiaux négatifs pour la détection **A**) du loup gris, **B**) du coyote, **C**) de l'ours noir, **D**) du grizzli, **E**) lynx du Canada et **F**) du carcajou dans le plateau Chilcotin en Colombie-Britannique, au Canada, entre 2020 et 2023, à partir de données issues de pièges photographiques. dist. = distance

À basse altitude, nous avons constaté que les caribous avaient une faible réponse positive aux parcelles de coupe et aux routes (β = 0,356, 90% Crl = -0,058-0,801), mais pas aux

incendies (β = -0,101, 90% Crl = -0,516-0,325 ; Figure 6B). Le modèle prévoyait une augmentation de 319% des détections de caribous (soit 0,3 détection supplémentaire par an et par station) lorsque la proportion de parcelles déboisées autour d'une station passait de 0 à 0,85. À basse altitude, les caribous n'avaient pas d'association négative avec les prédateurs, mais plutôt une faible association positive avec les loups (β = 0,112, 90% Crl = -0,048-0,262), les coyotes (β = 0,176, 90% Crl = -0,045-0,412) et les ours noirs (β = 0,112, 90% Crl = -0,035-0,271 ; Figure 6B). Les caribous à basse altitude ont réagi positivement aux zones humides (β = 0,338, 90% Crl = -0,045-0,731) et ont augmenté les distances par rapport aux sources d'eau (β = 0,459, 90% Crl = 0,062-0,832 ; Figure 6B). Les caribous ont réagi positivement à la température mensuelle pendant la mise bas (β = 0,450, 90% Crl = 0,282-0,624) et à basse altitude (β = 0,647, 90% Crl = 0,405-0,909).

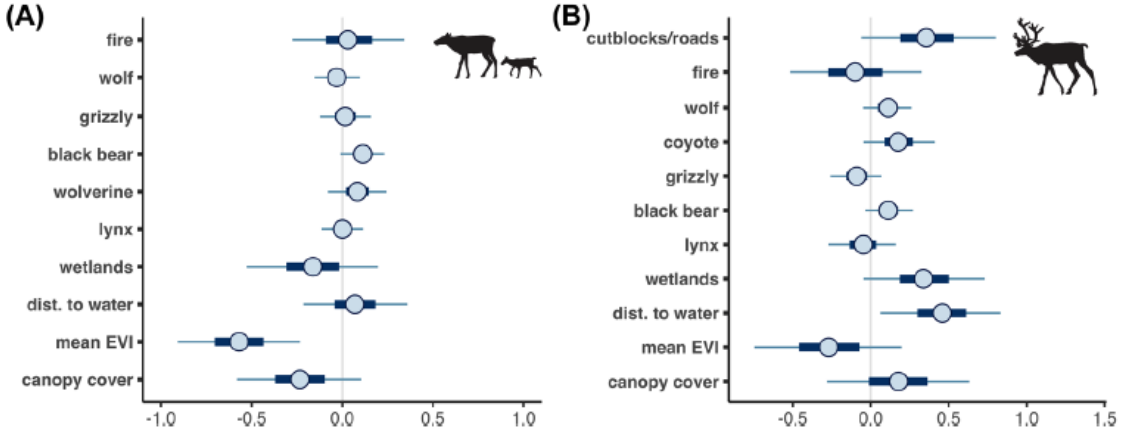

FIGURE 6. Estimations des coefficients standardisés et intervalles de crédibilité (lignes fines : 90%, lignes épaisses : 50%) pour les variables liées aux perturbations, aux prédateurs et à l'environnement issues de modèles bayésiens à effets mixtes binomiaux négatifs pour la détection des caribous A) dans la zone de mise bas (grilles dans le parc provincial Itcha-Ilgachuz) et pendant la saison de mise bas (mai-juillet) et B) à basse altitude tout au long de l'année dans le plateau Chilcotin en Colombie-Britannique, Canada, 2020-2023, à partir de données issues de pièges photographiques. EVI = indice de végétation amélioré et dist. = distance

DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons évalué le soutien apporté au DMAC dans la zone à **faible productivité**, sujette aux incendies et largement exploitée du troupeau de caribous Itcha-Ilgachuz en **déclin**. Nous avons constaté un soutien mitigé au DMAC en tant que cause présumée du déclin des caribous. **Plus précisément**, nous avons documenté une impulsion de productivité après la perturbation, mais une productivité globalement faible ; des réactions fortes des proies primaires aux zones brûlées et des réactions faibles aux parcelles coupées ; des associations entre les loups, les coyotes, les ours noirs et les grizzlis et les proies primaires, mais des réactions mitigées des prédateurs à la perturbation ; et une abondance relative plus élevée de caribous près des parcelles coupées et des associations avec des prédateurs qui pourraient augmenter le risque de prédation pour les caribous. L'hypothèse d'une réponse directe des prédateurs aux perturbations (Figure 1C) mérite d'être approfondie pour le caribou d'Itcha-Ilgachuz, car nous avons constaté que plusieurs espèces de prédateurs étaient associées aux parcelles coupées et aux routes et étaient plus nombreuses sur les routes que dans les éléments naturels, mais nous n'avons pas pu isoler l'impact des éléments linéaires. Nous avons également constaté certaines réactions compatibles avec l'hypothèse alternative d'une concurrence apparente indépendante des perturbations (Figure 1B), plusieurs prédateurs réagissant positivement aux lièvres d'Amérique et aux chevaux sauvages.

Impulsion de productivité

En testant la première prédiction du DMAC, nous avons documenté une augmentation de la productivité végétale, mesurée à l'aide de l'EVI, à la suite de la récolte forestière et des incendies dans la chaîne Itcha-Ilgachuz (Figure 3). **Cependant**, la productivité globale était inférieure à celle des zones de répartition du caribou où le DMAC a été documenté comme un facteur de déclin. La similitude entre l'ampleur et la tendance de la productivité après un incendie entre Itcha-Ilgachuz et la forêt boréale de Saskatchewan, où le DMAC n'a pas été confirmé en raison de la faible productivité (Neufeld et al. 2021), indique que l'augmentation de la végétation après une perturbation de l'habitat peut être insuffisante pour entraîner une augmentation des populations de proies ongulées. Dans l'aire de répartition du caribou des Purcells, où la cause du déclin était conforme à la DMAC (Kinley et Apps 2001), la productivité dans les parcelles coupées était nettement supérieure à celle d'Itcha-Ilgachuz, bien que la productivité après un incendie ait été similaire.

L'aire de répartition du troupeau de Barkerville a connu l'augmentation la plus spectaculaire de la productivité après la perturbation, nettement supérieure à celle d'Itcha-Ilgachuz, bien qu'elle soit la plus proche en termes de proximité et de latitude. L'aire de répartition d'Itcha-Ilgachuz se trouve dans l'ombre pluviométrique des montagnes côtières, tandis que l'emplacement de Barkerville dans les montagnes Columbia entraîne des précipitations annuelles beaucoup plus importantes. La productivité avant la perturbation était similaire entre Barkerville et Itch dans les zones de coupe, et Barkerville avait une productivité inférieure à celle d'Itcha-Ilgachuz avant l'incendie, mais les précipitations supplémentaires dans cette aire de répartition, entre autres facteurs, ont permis une augmentation spectaculaire de la productivité après la perturbation. Dans l'ensemble, les tendances de la productivité après la perturbation et la récupération plus rapide dans les parcelles coupées par rapport aux zones brûlées pour Itcha-llgachuz étaient conformes aux taux de récupération forestière dans l'ensemble du Canada (par exemple, White et al. 2022). Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour étudier la composition des espèces fourragères dans les zones de coupe et les zones brûlées afin de déterminer si l'augmentation de la productivité que nous avons constatée est suffisante pour soutenir l'augmentation des populations de proies primaires pour le mécanisme DMAC, malgré la productivité globale plus faible dans la chaîne Itcha-Ilgachuz.

Attraction des proies

Notre constatation selon laquelle l'abondance relative des orignaux et des cerfs mulets n'a que faiblement augmenté dans les parcelles coupées est contraire aux prévisions du DMAC, mais nous avons observé des réponses positives fortes au feu chez les deux espèces (Figure 4). Cela indique que les perturbations naturelles et industrielles peuvent avoir des impacts différents sur les caribous dans ce système, comme le suggèrent DeMars et al. (2019), Stewart et al. (2020) et Konkolics et al. (2021). DeMars et al. (2019) ont constaté que les brûlages dans la forêt boréale n'augmentaient pas l'utilisation du site par les orignaux, ce qui correspond aux conclusions selon lesquelles les zones brûlées dans la forêt boréale ne favorisaient **pas** une augmentation du volume de fourrage préféré des orignaux (Neufeld et al. 2021). **En revanche**, nos résultats suggèrent que les orignaux et les cerfs mulets réagissent positivement au feu, qui pourrait donc être plus néfaste pour les caribous dans ce système. La réaction plus forte des orignaux et des cerfs mulets au feu qu'aux parcelles coupées suggère que la composition de la végétation après un incendie de forêt peut être plus

attrayante pour les ongulés, malgré l'augmentation minime (7%) de la productivité. Notre constatation selon laquelle l'abondance relative des orignaux a augmenté dans et autour des zones brûlées correspond aux résultats d'une étude menée en Alaska, où il a été observé que les orignaux choisissaient les zones brûlées en fonction de la saison, de la gravité de l'incendie, du temps écoulé depuis l'incendie et du sexe (revue dans Johnson et Rea 2024). **L'augmentation** de l'abondance relative des cerfs mulets dans et autour des zones brûlées est conforme aux conclusions tirées dans le nord de l'État de Washington, où les cerfs mulets ont choisi les zones brûlées en été afin de profiter de la disponibilité accrue de fourrage (Ganz et al. 2022). De futures recherches pourraient étudier les réactions des proies principales aux incendies de différentes intensités afin de mieux prédire les réactions des orignaux et des cerfs dans le cadre de différents régimes de gestion des incendies (Christianson et al. 2022), et à différents niveaux d'exploitation forestière et d'incendies afin de déterminer si les réactions des proies principales aux perturbations changent en fonction de la disponibilité des habitats perturbés (Holbrook et al. 2019).

Le rôle du cerf mulet dans la dynamique de concurrence apparente avec le caribou a reçu peu d'attention, la plupart des études se concentrant sur les zones où l'orignal, le cerf de Virginie ou le wapiti sont les ongulés les plus abondants sympatriques avec le caribou. Nos résultats démontrent que le cerf mulet peut également augmenter dans les parcelles forestières perturbées à proximité du caribou.

Dans toute leur aire de répartition en Amérique du Nord, les réactions documentées des orignaux aux coupes à blanc ont été mitigées, dépendant souvent de la saison, du stade de succession, de la productivité et de la disponibilité de forêts matures adjacentes pour se couvrir (revue dans Johnson et Rea 2024). La faible réaction des orignaux à l'exploitation forestière que nous avons constatée correspond aux conclusions de Gagné et al. (2016) dans le nord du Québec, au Canada, où l'orignal a moins choisi les parcelles déboisées aux latitudes plus élevées, où la végétation feuillue était moins abondante. Le choix par le cerf mulet des forêts matures dans les aires d'hivernage en Colombie-Britannique a été bien documenté (par exemple, Armleder et al. 1994), car la survie hivernale est considérée comme un facteur limitant majeur pour le cerf mulet (Mackie 1998). La sélection de l'habitat estival des cerfs mulets a reçu moins d'attention, mais la faible réponse aux parcelles coupées que nous avons constatée correspondait aux recherches décrivant des réponses mitigées aux parcelles coupées dans l'Utah, aux États-Unis, où les cerfs mulets préféraient se nourrir dans les parcelles coupées de pins tordus, mais restaient près des lisières de la forêt et se reposaient dans la forêt intacte (Collins et Urness 1983). Il peut également y avoir des différences potentielles dans la sélection des parcelles déboisées d'âges différents et à différentes saisons par les espèces proies (par exemple, Mumma et al. 2021), ce qui nécessite des recherches supplémentaires pour comprendre pleinement le rôle de l'exploitation forestière dans la DMAC dans les écosystèmes secs et froids comme celui de Chilcotin.

Nous avons pu mesurer les schémas d'abondance relative des espèces impliquées dans le DMAC, mais pas leurs tendances démographiques au fil du temps. Si l'augmentation de l'abondance relative dans ou à proximité des zones perturbées serait probablement un signe avant-coureur de l'augmentation de la taille des populations de ces proies primaires, ce n'est pas nécessairement le cas. **En fait**, la population d'orignaux a diminué dans le Chilcotin entre 2008 et 2014, à la suite d'une infestation de dendroctone du pin ponderosa et de

l'augmentation consécutive de l'exploitation forestière de récupération (Kuzyk 2016). Les recensements de la population de cerfs mulets n'ont pas été menés de manière cohérente dans la région de Chilcotin, mais les données sur les prises de cerfs mulets sous licence montrent qu'après prise en compte de l'effort de chasse, le nombre de cerfs mulets capturés dans l'unité de gestion de la faune 5-12 de la zone d'étude a fluctué d'une année à l'autre, mais est resté globalement stable au cours des 20 dernières années (British Columbia Fish and Wildlife 2024). Nous suggérons de continuer à surveiller les tendances démographiques de l'orignal et de surveiller le cerf mulet et les espèces prédatrices afin de tester les prévisions démographiques du DMAC dans cette région, par exemple en estimant la densité annuelle à partir d'échantillonnages par pièges photographiques (Burgar et al. 2019, Palencia et al. 2021) ou par des relevés aériens (Peters et al. 2014).

Attraction des prédateurs

Dans l'ensemble, les réactions des prédateurs à l'abondance relative des espèces proies ont correspondu à nos attentes basées sur le DMAC, les loups, les ours et les coyotes ayant des associations positives avec les ongulés (Figure 5). Les loups avaient la plus forte association avec le lièvre d'Amérique, suivi du cerf mulet, et n'avaient aucune association significative avec le caribou, ce qui correspond au fait que la prédation du caribou par les loups est accidentelle (Latham et al. 2013). La forte réaction des loups envers les lièvres par rapport aux ongulés était inattendue. Curveira-Santos et al. (2024) ont constaté qu'une plus grande disponibilité des lièvres associée à des perturbations de l'habitat attirait les coyotes, les ours noirs et les lynx, mais que les caribous n'évitaient pas les zones où les lièvres étaient plus nombreux, contrairement à ce qu'ils faisaient avec les orignaux. Les relations entre les prédateurs et les lièvres pourraient également évoluer au fil du temps, car la population de lièvres dans cette région subit des cycles démographiques (Krebs et al. 2001, 2013).

Au cours des trois années de notre étude par piégeage photographique, nous avons observé une augmentation des détections de lièvres d'Amérique, passant d'environ 4 à 12 détections pour 100 jours de piégeage photographique en 2021 et 2023, respectivement, ce qui indique que la population de lièvres pourrait être en phase ascendante d'un cycle démographique, les lièvres constituant une importante source de nourriture pour divers prédateurs. Bien que les lièvres d'Amérique et les caribous soient deux des espèces les plus étudiées dans les forêts nordiques, leur dynamique a rarement été explicitement mise en relation.

Les associations positives entre les coyotes et les lynx avec les lièvres d'Amérique correspondent à nos attentes, car les lièvres d'Amérique et les rongeurs sont les proies dominantes dans leur alimentation (O'Donoghue et al. 1998). Les **coyotes** ont également montré des associations positives avec les orignaux et les caribous, ce qui reflète peut-être la prédation sur les petits (Linnell et al. 1995), bien qu'il ait été démontré que les coyotes sont capables de chasser des proies ongulées adultes, y compris les orignaux, en particulier dans l'Est de l'Amérique du Nord lorsqu'ils chassent en meute (Benson et Patterson 2013, Jensen et al. 2022). Nous avons détecté très peu de **coyotes** dans l'aire de mise bas des caribous pendant la saison de mise bas, ce qui suggère qu'ils ne se spécialisent peut-être pas dans les nouveau-nés de caribous dans cette région, mais qu'ils pourraient chasser les petits plus tard dans l'été ou à l'automne à basse altitude, où ils se chevauchent spatialement (Zager et Beecham 2006).

Bien que le **lynx** ait été signalé comme prédateur des caribous nouveau-nés à Terre-Neuve (Bergerud 1983), il est généralement considéré comme un spécialiste des lagomorphes (Linnell et al. 1995), ce qui correspond à nos résultats. Nous n'avons pas constaté que les carcajous réagissaient positivement aux perturbations, aux caribous ou à leurs proies principales, ce qui indique qu'ils ne contribuent peut-être pas à la DMAC dans cette région. Cette **absence** d'association avec les espèces proies focales était inattendue, car l'orignal et le caribou constituent des composantes majeures du régime alimentaire des carcajous en Colombie-Britannique (Lofroth et al. 2007), et les carcajous sont des prédateurs importants des petits caribous dans le nord de la Colombie-Britannique (Gustine et al. 2006). Comme les carcajous sont des charognards facultatifs (Van Dijk et al. 2008), leur détection peut être davantage dissociée des espèces qu'ils consomment, ce qui explique l'absence observée d'associations avec les proies.

Il est important de réfléchir à la manière dont l'élimination continue des loups de ce système pourrait affecter les réactions des loups et d'autres espèces ciblées. Outre les changements annuels dans leur abondance (Seip 2021), il a également été démontré que le comportement des loups et leurs habitudes d'utilisation de l'habitat changent à la suite des efforts d'élimination : la dynamique des meutes étant modifiée, les loups restants rétablissent leurs territoires et leurs réactions face aux humains changent. Par exemple, on a constaté que les loups deviennent plus nocturnes (Frey et al. 2022) et évitent les éléments linéaires après la réduction du nombre de loups (Baillie-David et al. 2024). Il est possible que les réactions des loups à l'habitat et aux proies que nous avons observées dans cette étude soient influencées par cette mesure de gestion perturbatrice. **En outre**, l'élimination des loups en tant que prédateurs apicaux dans ce système pourrait entraîner une libération des mésoprédateurs (Prugh et al. 2009), où les prédateurs non dominants (coyotes, ours et lynx) pourraient voir leur abondance augmenter ou modifier leur comportement, ce qui pourrait accroître leur pression de prédation sur les caribous. À ce jour, rien ne prouve que la suppression des loups ait entraîné une libération des mésoprédateurs pour les caribous, et une étude menée dans l'ouest de l'Alberta a montré que l'utilisation de l'habitat par les mésoprédateurs et les proies était plus fortement associée à la perturbation du paysage qu'à la recolonisation des loups après leur élimination (Seip 2021). **Cependant**, nous avons observé une augmentation des détections de coyotes tout au long de notre période d'échantillonnage, avec 0,6 détection pour 100 jours de pièges photographiques en 2021, contre 1,2 en 2023. À l'avenir, nous recommandons de mettre en œuvre des protocoles expérimentaux afin de tester rigoureusement les effets des efforts de réduction des prédateurs non seulement sur les caribous directement, mais aussi sur les prédateurs non dominants et les proies principales, y compris la surveillance du système avant les efforts de réduction (Treves et al. 2016).

Nous avons notamment constaté que les coyotes, les ours noirs et les grizzlis étaient faiblement associés de manière positive aux chevaux sauvages. Il existe des preuves que les loups (Parr et McCrory 2023) et les couguars (S. White, ministère de l'Eau, des Terres et de la Gestion des ressources de la Colombie-Britannique, données non publiées) consomment des chevaux sauvages dans la région de Chilcotin, mais à notre connaissance, les relations entre les chevaux sauvages et les autres prédateurs n'ont pas été testées. Il est possible que la prédation par les grands prédateurs ou d'autres causes de mortalité des chevaux (par exemple, la famine) fournissent des ressources supplémentaires à tous les prédateurs grâce aux opportunités de charognage, comme le suggèrent White et al. (2020). Boyce et McLoughlin

(2021) ont souligné le potentiel des chevaux sauvages à agir comme des concurrents apparents ayant des effets néfastes sur les populations d'ongulés indigènes, y compris les caribous, en raison de traits sélectionnés artificiellement tels qu'un investissement accru dans la reproduction permettant une croissance rapide de la population. Il a été constaté que les chevaux sauvages de la zone d'étude sélectionnent les zones humides et évitent les parcelles déboisées (Tiaden-McClement 2024). La concurrence apparente avec les chevaux serait donc susceptible de se produire indépendamment de la perturbation de l'habitat. Une étude sur la présence et la prévalence des chevaux sauvages dans l'alimentation des prédateurs dans la région de Chilcotin pourrait apporter un éclairage supplémentaire sur cette possibilité et sur la question de savoir si la gestion des populations de chevaux sauvages devrait être envisagée pour la conservation du caribou.

Nous avons constaté que les coyotes et les ours noirs réagissaient positivement aux deux types de perturbation. Les lynx ont vu leur abondance relative augmenter avec l'augmentation de la superficie brûlée. La prédation par les loups a été identifiée comme la principale cause de mortalité des adultes chez le caribou Itcha-Ilgachuz (Shores 2019). Nous nous attendions donc à ce que les loups s'associent aux parcelles de coupe et aux routes pour améliorer leur accès et leur efficacité de déplacement dans l'habitat du caribou, comme l'ont constaté Mumma et al. (2018). Nos conclusions selon lesquelles les loups ont montré une réponse neutre aux parcelles de coupe et aux routes associées sont conformes à celles d'Ehlers et al. (2016), où les réponses des loups aux caractéristiques industrielles variaient selon la meute et la saison, sans préférence claire pour les caractéristiques linéaires. **Cependant**, nous avons constaté une forte réponse positive des loups aux caméras ciblant les routes, plutôt que les pistes de gibier ou d'autres caractéristiques naturelles, ce qui suggère qu'ils utilisent les routes lorsqu'elles sont disponibles. Compte tenu de la forte densité des routes dans les trois grilles de basse altitude, nous suggérons que les loups (et d'autres espèces de prédateurs) n'ont peut-être pas besoin de sélectionner des zones où la densité des coupes à blanc et des routes est plus importante à l'échelle d'une zone tampon de 500 m pour utiliser les routes afin de se déplacer efficacement, en raison du volume considérable de routes disponibles (Mysterud et al. 1998).

Une analyse plus fine des données télémétriques a montré que les loups augmentent leur sélection de caractéristiques linéaires dans les zones où celles-ci sont très nombreuses (Muhly et al. 2019, Mumma et al. 2019), de sorte que l'utilisation des routes par les prédateurs dans cette zone nécessite des recherches supplémentaires. Il est également possible que les réactions des loups aux perturbations (et aux proies) varient selon les saisons (par exemple, Lesmerises et al. 2012), ce que nous n'avons pas pu vérifier en raison du manque de données. Les réactions positives des ours noirs et des coyotes aux parcelles de coupe et aux zones brûlées peuvent refléter une augmentation des ressources fourragères végétales dans les parcelles en début de succession (par exemple, les parcelles de baies ; Mosnier et al. 2008, Jensen et al. 2022) ou une augmentation de la disponibilité des proies ongulées. Il a également été démontré que les grizzlis ont des réactions mitigées aux parcelles déboisées, en fonction de la disponibilité de leur nourriture préférée (Colton et al. 2021), ce qui indique que la qualité du fourrage pour les grizzlis dans les parcelles déboisées peut être faible dans notre zone d'étude, étant donné que nous n'avons constaté aucune réaction aux perturbations. La facilité accrue de déplacement sur les routes pourrait également expliquer les réactions positives des ours, des coyotes et des lynx aux parcelles déboisées et aux routes.

Bien que nous n'ayons détecté que 22 couguars au cours de l'échantillonnage, ce qui est insuffisant pour ces modèles, il a été confirmé que les couguars chassent le caribou dans la région de Chilcotin, et qu'ils pourraient donc jouer un rôle dans le déclin du caribou d'Itcha-Ilgachuz (White et al. 2020). **En fin de compte**, notre étude confirme la nécessité de poursuivre les recherches sur les impacts potentiels de la prédation par divers prédateurs sur les caribous, ainsi que sur les interactions entre ces prédateurs et diverses proies (y compris des espèces plus petites comme les lièvres), plutôt que de se concentrer uniquement sur les loups, les orignaux et les cerfs, comme c'est généralement le cas dans la gestion des caribous.

Risque de prédation des caribous

Nous n'avons trouvé aucune preuve indiquant que les caribous étaient moins abondants dans ou à proximité des parcelles déboisées et des routes associées (Figure 6). L'augmentation de l'abondance relative des caribous dans les zones comportant davantage de parcelles de coupe à basse altitude correspond à notre hypothèse selon laquelle les caribous pourraient ne pas être en mesure de se séparer efficacement des prédateurs et des proies principales dans ce système, ce qui pourrait entraîner une augmentation des taux de prédation accidentelle (Kinley et Apps 2001, Ehlers et al. 2016).

La réponse positive des caribous aux zones de coupe à basse altitude est conforme aux résultats des recherches télémétriques menées sur la population d'Itcha-Ilgachuz, qui ont montré que les caribous choisissaient les zones exploitées pour se nourrir en été et en automne, mais les évitaient en hiver en raison du manque de lichens, leur source de nourriture préférée en hiver, et de la neige profonde qui entrave leurs déplacements et augmente leur dépense énergétique lorsqu'ils creusent pour trouver des lichens (Apps et Dodd 2017). La mortalité des caribous de la population Itcha-Ilgachuz est associée à une densité routière plus élevée (Apps 2020). L'utilisation par les caribous des zones de coupe pendant les périodes hors de mise bas pourrait constituer un piège écologique (Hale et Swearer 2016), où les caribous sont attirés par les ressources fourragères, mais se retrouvent ainsi davantage en contact avec les ours noirs et les coyotes. Nous avons constaté que les caribous avaient une faible association positive avec les loups à basse altitude, bien qu'ils ne partagent pas les mêmes préférences en matière d'habitat, mais pas pendant la mise bas (Figure 6). Pendant la période de mise bas, les caribous étaient plus nombreux dans les sites moins productifs, ce qui pouvait réduire le chevauchement avec d'autres proies principales, mais nécessitait un compromis en termes d'accès réduit à une nourriture de haute qualité pour les femelles caribous soumises aux exigences énergétiques de la lactation (Gustine et al. 2006). Nous n'avons trouvé aucune association entre les détections de caribous et de loups pendant la mise-bas, mais nous avons trouvé de faibles associations positives avec les carcajous et les ours noirs, ce qui suggère un certain chevauchement avec des prédateurs potentiellement importants pour les caribous nouveau-nés (Gustine et al. 2006, Latham et al. 2011a, Bonin et al. 2023).

Mécanisme du déclin des caribous

Dans l'ensemble, ces résultats confirment en partie le mécanisme DMAC comme cause contribuant au déclin du caribou d'Itcha-Ilgachuz, avec une augmentation des proies primaires et des prédateurs associés, induite par les incendies de forêt et, dans une moindre mesure, par l'exploitation forestière. Nous avons également trouvé des éléments confirmant **l'effet direct** des éléments linéaires sur l'efficacité des déplacements des prédateurs et l'augmentation des taux de prédation conduisant au déclin du caribou (Figure 1C), comme décrit dans Mumma et al. (2018). **Cependant**, nous n'avons pas pu dissocier les réactions des prédateurs aux parcelles déboisées de celles aux éléments linéaires, car elles sont étroitement liées dans la zone d'étude. Nous suggérons de mener des travaux supplémentaires pour évaluer l'utilisation des routes par les prédateurs dans cette zone, éventuellement par le biais d'une étude plus fine des déplacements des prédateurs à l'aide de données télémétriques ou d'essais expérimentaux de gestion de la restauration des routes. La concurrence apparente indépendante de la perturbation de l'habitat (Figure 1B) avec les lièvres d'Amérique ou les chevaux sauvages comme proies principales pourrait également contribuer au déclin observé du caribou d'Itcha-Ilgachuz et mérite également d'être étudiée plus en détail, car plusieurs espèces de prédateurs étaient associées de manière positive aux lièvres et aux chevaux, qui pourraient tous deux être propres à ce système de caribous.

Le rôle potentiel des incendies dans le déclin du caribou d'Itcha-Ilgachuz souligne la nécessité d'améliorer la gestion des incendies et les pratiques de résilience du paysage dans les aires de répartition du caribou, y compris le retour des **brûlages culturels** par les Premières Nations. Les pratiques historiques d'exploitation forestière et de gestion des incendies en Colombie-Britannique se sont concentrées sur le contrôle et la suppression des feux de forêt, ce qui a entraîné une accumulation de combustibles dans le paysage (Copes-Gerbitz et al. 2022). Le changement climatique crée également une nouvelle dynamique des incendies, avec des épisodes de chaleur plus extrêmes et des conditions de sécheresse qui devraient augmenter le nombre, la superficie et la gravité des feux de forêt (Tymstra et al. 2020, Parisien et al. 2023). **Ensemble**, ces facteurs ont conduit à une augmentation du nombre d'incendies de grande ampleur et de forte intensité, comme ceux qui ont ravagé la région de Chilcotin en 2017 (Copes-Gerbitz et al. 2022). Cela ne correspond pas aux régimes d'incendies naturels et gérés par les Autochtones, caractérisés par des incendies plus fréquents et de moindre intensité, avec lesquels les caribous coexistaient depuis des millénaires (Christianson et al. 2022). Le retour à une gestion des incendies dirigée par les Autochtones et à des régimes de brûlage culturel pourrait être essentiel à la conservation de l'habitat du caribou alors que nous entrons dans une nouvelle ère de gestion des incendies en Colombie-Britannique, axée sur la coexistence avec le feu (Copes-Gerbitz et al. 2022).

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Le déclin de la population de caribous Itcha-Ilgachuz pourrait être en partie causé par les incendies de forêt dans la région, qui entraînent une utilisation accrue par les orignaux et les cerfs mulets, des espèces proies qui sont à leur tour associées à une utilisation accrue par les loups, les ours et les coyotes. Comme dans les régions du nord de la Saskatchewan (Johnson et al. 2020), nous avons constaté que les incendies de forêt jouaient un rôle plus important dans la voie DMAC. Nous avons également trouvé des preuves que les routes associées aux activités forestières facilitent les déplacements des prédateurs et recommandons de

poursuivre les travaux pour évaluer cette contribution, notamment en surveillant les effets de la restauration des routes. Les parcelles de coupe pourraient agir comme un piège écologique pour les caribous dans cette région, les exposant aux prédateurs, ce qui justifie une enquête plus approfondie et une réflexion sur le taux et l'intensité de l'exploitation forestière dans l'aire de répartition de cette population de caribous menacée. Dans l'ensemble, cette étude renforce les appels en faveur d'une recherche adaptée au contexte et d'une gestion adaptative (Walters 1986, Walters et Holling 1990, Dickie et al. 2023) afin de déterminer quelles mesures de conservation seront les plus bénéfiques pour les différentes populations de caribous, y compris celles des zones à faible productivité.

REFERENCES

Alfaro, R. I., L. van Akker, and B. Hawkes. 2015. Characteristics of forest legacies following two mountain pine beetle outbreaks in British Columbia, Canada. Canadian Journal of Forest Research 45:1387-1396.

Apps, C. 2020. Exploring mechanisms by which landscape disturbances influence woodland caribou in west-central British Columbia. British Columbia Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development, Williams Lake, Canada.

Apps, C., and N. Dodd. 2017. Caribou habitat modeling and evaluation of forest disturbance influences across landscape scales in west-central British Columbia – January, 2017. Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations, Williams Lake, Canada.

Armleder, H. M., M. J. Waterhouse, D. G. Keisker, and R. J. Dawson. 1994. Winter habitat use by mule deer in the central interior of British Columbia. Canadian Journal of Zoology 72:1721-1725.

Baillie-David, K., J. P. Volpe, A. C. Burton, and J. T. Fisher. 2024. Grey wolves (*Canis lupus*) shift selection of anthropogenic landscape features following predator control in the Nearctic boreal forest. Biological Conservation 296:110677.

Baker, B. G. 1990. Winter habitat selection and use by moose in the West-Chilcotin Region of British Columbia. Thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada.

British Columbia Fish and Wildlife. 2024. Big Game Harvest Statistics 1976 to Current [Data set]. https://catalogue.data.gov.bc.ca/dataset/big-game-harvest-statistics-1976-to-current. Accessed 10 Mar 2024.

British Columbia Ministry of Forests - Forest Analysis and Inventory Branch. 2022. Harvested Areas of BC (Consolidated Cutblocks) [Data set]. https://catalogue.data.gov.bc.ca/dataset/harvested-areas-of-bc-consolidated-cutblocks-. Accessed 23 Feb 2022.

British Columbia Ministry of Land, Water and Resource Stewardship. 2022. Predator Reduction to Support Caribou Recovery: 2021-2022 Summary. https://www2.gov.bc.ca/assets/gov/environment/plants-animals-and-ecosystems/wildlife-wildlife-habitat/caribou/predator_reduction_to_support_caribou_recovery_2021-2022.pdf. British Columbia Ministry of Land, Water and Resource Stewardship, Victoria, Canada.

British Columbia Ministry of Water, Land and Resource Stewardship. 2023. Predator Reduction to Support Caribou Recovery: 2022-2023 Summary. British Columbia Ministry of Land, Water and Resource Stewardship, Victoria, Canada. https://www2.gov.bc.ca/assets/gov/environment/plants-animals-and-ecosystems/wildlife-wildlife-habitat/caribou/predator_reduction_to_support_caribou_recovery_2022-2023.pdf

British Columbia Wildfire Service. 2022. Fire Perimeters – Historical [Data set]. https://catalogue.data.gov.bc.ca/dataset/fire-perimeters-historical. Accessed 23 Feb 2022.

Beery, S., D. Morris, and S. Yang. 2019. Efficient pipeline for camera trap image review. ArXiv:1907.06772.

Benson, J. F., and B. R. Patterson. 2013. Moose (*Alces alces*) predation by eastern coyotes (*Canis latrans*) and eastern coyote × eastern wolf (*Canis latrans* × *Canis lycaon*) hybrids. Canadian Journal of Zoology 91:837–841.

Berger-Tal, O., T. Polak, A. Oron, Y. Lubin, B. P. Kotler, and D. Saltz. 2011. Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. Behavioral Ecology 22:236–239.

Bergerud, A. T. 1983. Prey switching in a simple ecosystem. Scientific American 249:130-141.

Bergerud, A. T. 1988. Caribou, wolves and man. Trends in Ecology & Evolution 3:68–72.

Bergerud, A. T., H. E. Butler, and D. R. Miller. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. Canadian Journal of Zoology 62:1566–1575.

Blanchet, F. G., K. Cazelles, and D. Gravel. 2020. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. Ecology Letters 23:1050–1063.

Bonin, M., C. Dussault, J. Taillon, J. Pisapio, N. Lecomte, and S. D. Côté. 2023. Diet flexibility of wolves and black bears in the range of migratory caribou. Journal of Mammalogy 104:252–264.

Boyce, P. N., and P. D. McLoughlin. 2021. Ecological interactions involving feral horses and predators: review with implications for biodiversity conservation. Journal of Wildlife Management 85:1091–1103.

British Columbia Ministry of Water Land and Air Protection Environmental Stewardship Division. 2002. Itcha Ilgachuz Provincial Park and Ilgachuz Range Ecological Reserve Management Plan. British Columbia Ministry of Water Land and Air Protection Environmental Stewardship Division, Victoria, Canada.

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

Burton, A. C., E. Neilson, D. Moreira, A. Ladle, R. Steenweg, J. T. Fisher, E. Bayne, and S. Boutin. 2015. Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. Journal of Applied Ecology 52:675–685.

Christianson, A. C., C. R. Sutherland, F. Moola, N. Gonzalez Bautista, D. Young, and H. MacDonald. 2022. Centering Indigenous voices: the role of fire in the boreal forest of North America. Current Forestry Reports 8:257–276.

Collins, W. B., and P. J. Urness. 1983. Feeding behavior and habitat selection of mule deer and elk on northern Utah summer range. Journal of Wildlife Management 47:646–663.

Colton, C. P., N. C. Coops, and A. C. Burton. 2021. Grizzly bear (*Ursus arctos*) responses to forest harvesting: a review of underlying mechanisms and management recommendations. Forest Ecology and Management 497:119471.

Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC]. 2014. COSEWIC assessment and status report on the Caribou *Rangifer tarandus*, Northern Mountain population, Central Mountain population and Southern Mountain population in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, Ottawa, Ontario, Canada.

Cooke, S. J., C. L. Madliger, R. J. Lennox, J. D. Olden, E. J. Eliason, R. L. Cramp, A. Fuller, C. E. Franklin, and F. Seebacher. 2023. Biological mechanisms matter in contemporary wildlife conservation. iScience 26:106192.

Copes-Gerbitz, K., S. M. Hagerman, and L. D. Daniels. 2022. Transforming fire governance in British Columbia, Canada: an emerging vision for coexisting with fire. Regional Environmental Change 22:48.

Côté, I. M., E. S. Darling, and C. J. Brown. 2016. Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 283:20152592.

Curveira-Santos, G., S. Marion, C. Sutherland, C. Beirne, E. J. Herdman, E. R. Tattersall, J. M. Burgar, J. T. Fisher, and A. C. Burton. 2024. Disturbance-mediated changes to boreal mammal spatial networks in industrializing landscapes. Ecological Applications 34:e3004.

DeMars, C. A., C. J. Johnson, M. Dickie, T. J. Habib, M. Cody, A. Saxena, S. Boutin, and R. Serrouya. 2023. Incorporating mechanism into conservation actions in an age of multiple and emerging threats: the case of boreal caribou. Ecosphere 14:e4627.

DeMars, C. A., R. Serrouya, M. A. Mumma, M. P. Gillingham, R. S. McNay, and S. Boutin. 2019. Moose, caribou, and fire: Have we got it right yet? Canadian Journal of Zoology 97:866–879.

Denryter, K. A., R. C. Cook, J. G. Cook, and K. L. Parker. 2017. Straight from the caribou's (*Rangifer tarandus*) mouth: detailed observations of tame caribou reveal new insights into summer–autumn diets. Canadian Journal of Zoology 95:81–94.

Devarajan, K., T. L. Morelli, and S. Tenan. 2020. Multi-species occupancy models: review, roadmap, and recommendations. Ecography 43:1612–1624.

Díaz, S., J. Settele, E. S. Brondízio, H. T. Ngo, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, et al. 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. Science 366:eaax3100.

Dickie, M., A. T. Ford, R. Steenweg, and R. Serrouya. 2023. Intervention-forward adaptive management in the face of extinction. Trends in Ecology & Evolution 38:505–506.

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

Didan, K. 2021. MOD13Q1 MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid V061 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes Distributed Active Archive Center, Sioux Falls, South Dakota, USA.

Doddington, B. J., J. Bosch, J. A. Oliver, N. C. Grassly, G. Garcia, B. R. Schmidt, T. W. J. Garner, and M. C. Fisher. 2013. Context-dependent amphibian host population response to an invading pathogen. Ecology 94: 1795–1804.

Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, et al. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography 36:27–46.

Dulude-de Broin, F., S. Hamel, G. F. Mastromonaco, and S. D. Côté. 2020. Predation risk and mountain goat reproduction: evidence for stress-induced breeding suppression in a wild ungulate. Functional Ecology 34:1003–1014.

Ehlers, L. P. W., C. J. Johnson, and D. R. Seip. 2016. Evaluating the influence of anthropogenic landscape change on wolf distribution: implications for woodland caribou. Ecosphere 7:e01600.

Environment Canada. 2014. Recovery Strategy for the Woodland Caribou, Southern Mountain Population (*Rangifer Tarandus Caribou*) in Canada. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.

Environment Canada. 2020. Amended Recovery Strategy for the Woodland Caribou (Rangifer tarandus caribou), Boreal Population, in Canada 2020. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.

Festa-Bianchet, M., J. C. Ray, S. Boutin, S. D. Côté, and A. Gunn. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. Canadian Journal of Zoology 89:419–434.

Franzmann, A. W., and C. C. Schwartz, editors. 2007. Ecology and management of the North American moose. Second edition. University Press of Colorado, Boulder, USA.

Frenette, J., F. Pelletier, and M.-H. St-Laurent. 2020. Linking habitat, predators and alternative prey to explain recruitment variations of an endangered caribou population. Global Ecology and Conservation 22:e00920.

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

Gabry, J., and M. Modrák. 2024. Visual MCMC diagnostics using the bayesplot package. https://cran.r-project.org/web/packages/bayesplot/vignettes/visual-mcmc-diagnostics.html

Gagné, C., J. Mainguy, and D. Fortin. 2016. The impact of forest harvesting on caribou–moose–wolf interactions decreases along a latitudinal gradient. Biological Conservation 197:215-222.

Gannon, K. 2023. Itcha-Ilgachuz June population survey. British Columbia Ministry of Environment and Parks, Victoria, Canada. http://a100.gov.bc.ca/pub/siwe/details.do?projectId=5955

Ganz, T. R., M. T. DeVivo, B. N. Kertson, T. Roussin, L. Satterfield, A. J. Wirsing, and L. R. Prugh. 2022. Interactive effects of wildfires, season and predator activity shape mule deer movements. Journal of Animal Ecology 91: 2273–2288.

Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., and Rubin, D. B. 1995. Bayesian data analysis. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

Gelman, A., and D. B. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. Statistical Science 7:457-472.

GeoBC. 2022. Freshwater Atlas Wetlands [Data set]. https://catalogue.data.gov.bc.ca/dataset/freshwater-atlas-wetlands. Accessed 21 Apr 2022.

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.

Gomes, D. G. 2022. Should I use fixed effects or random effects when I have fewer than five levels of a grouping factor in a mixed-effects model? PeerJ 10:e12794.

Goodrich, B., J. Gabry, I. Ali, and S. Brilleman. 2020. rstanarm: Bayesian applied regression modeling via Stan. R package version 2.21.1. https://mc-stan.org/rstanarm

Government of Canada. 2022. Lakes and rivers in Canada - CanVec – Hydro Features [Data set]. https://maps.canada.ca/czs/index-en.html. Accessed 20 Apr 2022.

Government of Canada. 2024. Monthly Climate Summaries for Puntzi Mountain (AUT). [Data set]. https://climate-change.canada.ca/climate-data/#/monthly-climate-summaries. Accessed 20 Nov 2024.

Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, and D. C. Heard. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. Wildlife Monographs 165:1–32.

Hale, R., and S. E. Swearer. 2016. Ecological traps: current evidence and future directions. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 283:20152647.

Hebblewhite, M. 2017. Billion dollar boreal woodland caribou and the biodiversity impacts of the global oil and gas industry. Biological Conservation 206:102-111.

Hebblewhite, M., J. Whittington, M. Bradley, G. Skinner, A. Dibb, and C. A. White. 2007. Conditions for caribou persistence in the wolf-elk-caribou systems of the Canadian Rockies. Rangifer 27:79.

Hermosilla, T., M. A. Wulder, J. C. White, N. C. Coops, G. W. Hobart, and L. B. Campbell. 2016. Mass data processing of time series Landsat imagery: pixels to data products for forest monitoring. International Journal of Digital Earth 9:1035–1054.

Hijmans, R. J. 2023. terra: spatial data analysis. R package version 1.6-53. https://CRAN.R-project.org/package=terra

Holbrook, J. D., L. E. Olson, N. J. DeCesare, M. Hebblewhite, J. R. Squires, and R. Steenweg. 2019. Functional responses in habitat selection: clarifying hypotheses and interpretations. Ecological Applications 29:e01852.

Hufkens, K. 2022. The MODISTools package: an interface to the MODIS Land Products Subsets Web Services. https://github.com/bluegreen-labs/MODISTools

Hughes, J., S. D. Albon, R. J. Irvine, and S. Woodin. 2009. Is there a cost of parasites to caribou? Parasitology 136: 253–265.

Jensen, A. J., C. J. Marneweck, J. C. Kilgo, and D. S. Jachowski. 2022. Coyote diet in North America: geographic and ecological patterns during range expansion. Mammal Review 52:480–496.

Johnson, C. A., G. D. Sutherland, E. Neave, M. Leblond, P. Kirby, C. Superbie, and P. D. McLoughlin. 2020. Science to inform policy: linking population dynamics to habitat for a threatened species in Canada. Journal of Applied Ecology 57:1314–1327.

Johnson, C. J., and R. V. Rea. 2024. Response of moose to forest harvest and management: a literature review. Canadian Journal of Forest Research 54:366–388.

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

Kinley, T. A., and C. D. Apps. 2001. Mortality patterns in a subpopulation of endangered mountain caribou. Wildlife Society Bulletin 29:158–164.

Konkolics, S., M. Dickie, R. Serrouya, D. Hervieux, and S. Boutin. 2021. A burning question: what are the implications of forest fires for woodland caribou? Journal of Wildlife Management 85:1685–1698.

Krebs, C. J., R. Boonstra, S. Boutin, and A. R. E. Sinclair. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? BioScience 51:25.

Krebs, C. J., K. Kielland, J. Bryant, M. O'Donoghue, F. Doyle, C. McIntyre, D. DiFolco, N. Berg, S. Carriere, R. Boonstra, et al. 2013. Synchrony in the snowshoe hare (*Lepus americanus*) cycle in northwestern North America, 1970–2012. Canadian Journal of Zoology 91:562–572.

Kuzyk, G. W. 2016. Provincial population and harvest estimates of moose in British Columbia. Alces 52:1-11.

Lamb, C. T., S. Williams, S. Boutin, M. Bridger, D. Cichowski, K. Cornhill, C. DeMars, M. Dickie, B. Ernst, A. Ford, et al. 2024. Effectiveness of population-based recovery actions for threatened southern mountain caribou. Ecological Applications 34:e2965.

Latham, A. D. M., M. C. Latham, and M. S. Boyce. 2011*a*. Habitat selection and spatial relationships of black bears (*Ursus americanus*) with woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in northeastern Alberta. Canadian Journal of Zoology 89:267-277.

Latham, A. D. M., M. C. Latham, K. H. Knopff, M. Hebblewhite, and S. Boutin. 2013. Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. Ecography 36:1276–1290.

Latham, A. D. M., M. C. Latham, N. A. Mccutchen, and S. Boutin. 2011*b*. Invading white-tailed deer change wolf–caribou dynamics in northeastern Alberta. Journal of Wildlife Management 75:204–212.

Laurent, M., M. Dickie, M. Becker, R. Serrouya, and S. Boutin. 2021. Evaluating the mechanisms of landscape change on white-tailed deer populations. Journal of Wildlife Management 85:340–353.

Leblond, M., C. Dussault, and J. Ouellet. 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. Ecography 33:1102–1112.

Lemoine, N. P. 2019. Moving beyond noninformative priors: why and how to choose weakly informative priors in Bayesian analyses. Oikos 128:912-928.

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 Ecology and Management 276:125–131.

Linnell, J. D. C., R. Aanes, and R. Andersen. 1995. Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. Wildlife Biology 1:209–223.

Lofroth, E. C., J. A. Krebs, W. L. Harrower, and D. Lewis. 2007. Food habits of wolverine *Gulo gulo* in montane ecosystems of British Columbia, Canada. Wildlife Biology 13:31–37.

Mackie, R. J. 1998. Ecology and management of mule deer and white-tailed deer in Montana. Montana Fish, Wildlife, and Parks, Wildlife Division, Helena, USA.

Mallory, C. D., and M. S. Boyce. 2018. Observed and predicted effects of climate change on Arctic caribou and reindeer. Environmental Reviews 26:13–25.

Maltman, J. C., N. C. Coops, G. J. M. Rickbeil, T. Hermosilla, and A. C. Burton. 2024. Quantifying forest disturbance regimes within caribou (*Rangifer tarandus*) range in British Columbia. Scientific Reports 14:6520.

Matasci, G., T. Hermosilla, M. A. Wulder, J. C. White, N. C. Coops, G. W. Hobart, D. K. Bolton, P. Tompalski, and C. W. Bater. 2018. Three decades of forest structural dynamics over Canada's forested ecosystems using Landsat time-series and lidar plots. Remote Sensing of Environment 216:697–714.

McLoughlin, P. D., E. Dzus, B. Wynes, and S. Boutin. 2003. Declines in populations of woodland caribou. Journal of Wildlife Management 67:755.

Microsoft. 2022. AI for Earth camera trap image processing API. (4.1) [Computer software]. Microsoft. https://github.com/microsoft/CameraTraps/blob/master/megadetector.md

Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development [MFLNRORD]. 2011. Amended Order – General Wildlife Measures: Wildlife Habitat Areas #5-086, 5-087, 5-118, 5-872 and 5-873. MFLNRORD, Victoria, Canada. https://www.env.gov.bc.ca/wld/documents/wha/RATA_5-086-873_ord.pdf

Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development [MFLNRORD]. 2018. Biogeoclimatic Ecosystem Classification Subzone/Variant Map for the Chilcotin Subunit. MFLNRORD, Victoria, Canada.

Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development [MFLNRORD]. 2021. Predator Management to Support Caribou Recovery: 2020-2021 Summary. MFLNRORD, Victoria, Canada. https://www2.gov.bc.ca/assets/gov/environment/plants-animals-and-ecosystems/wildlife-wildlife-habitat/caribou/predator_management_to_support_caribou_recovery.pdf

Mosnier, A., J.-P. Ouellet, and R. Courtois. 2008. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. Ecoscience 15:485–497.

Muhly, T. B., C. A. Johnson, M. Hebblewhite, E. W. Neilson, D. Fortin, J. M. Fryxell, A. D. M. Latham, M. C. Latham, P. D. McLoughlin, E. Merrill, et al. 2019. Functional response of wolves to human development across boreal North America. Ecology and Evolution 9:10801–10815.

Mumma, M. A., M. P. Gillingham, C. J. Johnson, and K. L. Parker. 2019. Functional responses to anthropogenic linear features in a complex predator-multi-prey system. Landscape Ecology 34:2575–2597.

Mumma, M. A., M. P. Gillingham, S. Marshall, C. Procter, A. R. Bevington, and M. Scheideman. 2021. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks are driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. Forest Ecology and Management 481:118763.

Mumma, M. A., M. P. Gillingham, K. L. Parker, C. J. Johnson, and M. Watters. 2018. Predation risk for boreal woodland caribou in human-modified landscapes: evidence of wolf spatial responses independent of apparent competition. Biological Conservation 228:215–223.

Mysterud, A., and R. A. Ims. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. Ecology 79:1435-1441.

Mysterud, A., and E. Østbye. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. Wildlife Society Bulletin 27:385-394.

Nagy-Reis, M., M. Dickie, A. M. Calvert, M. Hebblewhite, D. Hervieux, D. R. Seip, S. L. Gilbert, O. Venter, C. DeMars, S. Boutin, and R. Serrouya. 2021. Habitat loss accelerates for the endangered woodland caribou in western Canada. Conservation Science and Practice 3:e437.

Neufeld, B. T., C. Superbie, R. J. Greuel, T. Perry, P. A. Tomchuk, D. Fortin, and P. D. McLoughlin. 2021. Disturbance-mediated apparent competition decouples in a northern boreal caribou range. Journal of Wildlife Management 85: 254–270.

Neumann, W., S. Martinuzzi, A. B. Estes, A. M. Pidgeon, H. Dettki, G. Ericsson, and V. C. Radeloff. 2015. Opportunities for the application of advanced remotely-sensed data in ecological studies of terrestrial animal movement. Movement Ecology 3:1-13.

O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, G. Zuleta, D. L. Murray, and E. J. Hofer. 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. Ecology 79:1193.

Palencia, P., J. M. Rowcliffe, J. Vicente, and P. Acevedo. 2021. Assessing the camera trap methodologies used to estimate density of unmarked populations. Journal of Applied Ecology 58:1583–1592.

Parisien, M.-A., Q. E. Barber, M. L. Bourbonnais, L. D. Daniels, M. D. Flannigan, R. W. Gray, K. M. Hoffman, P. Jain, S. L. Stephens, S. W. Taylor, and E. Whitman. 2023. Abrupt, climate-induced increase in wildfires in British Columbia since the mid-2000s. Communications Earth & Environment 4:1–11.

Parr, S., and W. P. McCrory. 2023. Gray wolves (*Canis lupus*) consume free-ranging horses (*Equus ferus caballus*) on the Chilcotin plateau, British Columbia. Canadian Field-Naturalist 136:237–246.

Parsons, A. W., C. T. Rota, T. Forrester, M. C. Baker-Whatton, W. J. McShea, S. G. Schuttler, J. J. Millspaugh, and R. Kays. 2019. Urbanization focuses carnivore activity in remaining natural habitats, increasing species interactions. Journal of Applied Ecology 56:1894–1904.

Peters, W., M. Hebblewhite, N. DeCesare, F. Cagnacci, and M. Musiani. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. Ecography 36:487–498.

Peters, W., M. Hebblewhite, K. G. Smith, S. M. Webb, N. Webb, M. Russell, C. Stambaugh, and R. B. Anderson. 2014. Contrasting aerial moose population estimation methods and evaluating sightability in west-central Alberta, Canada. Wildlife Society Bulletin 38:639–649.

Prugh, L. R., and S. M. Arthur. 2015. Optimal predator management for mountain sheep conservation depends on the strength of mesopredator release. Oikos 124:1241–1250.

Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte, and J. S. Brashares. 2009. The rise of the mesopredator. BioScience 59:779–791.

R Core Team. 2021. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Russell, K. L. M., and C. J. Johnson. 2019. Post-fire dynamics of terrestrial lichens: implications for the recovery of woodland caribou winter range. Forest Ecology and Management 434:1–17.

Seip, C. R. 2021. Effects of anthropogenic disturbance and wolf population reduction on caribou predators and competitors in west-central Alberta. Thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 70:1494–1503.

Serrouya, R., M. Dickie, C. Lamb, H. Van Oort, A. P. Kelly, C. DeMars, P. D. McLoughlin, N. C. Larter, D. Hervieux, A. T. Ford, and S. Boutin. 2021. Trophic consequences of terrestrial eutrophication for a threatened ungulate. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 288:20202811.

Serrouya, R., M. J. Wittmann, B. N. McLellan, H. U. Wittmer, and S. Boutin. 2015. Using predator-prey theory to predict outcomes of broadscale experiments to reduce apparent competition. American Naturalist 185:665–679.

Shores, C. R. 2019. 2019 Itcha-Ilgachuz caribou subpopulation post-calving population survey. Prepared for Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations, Cariboo Region, British Columbia, Canada.

Sih, A., M. C. O. Ferrari, and D. J. Harris. 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. Evolutionary Applications 4:367–387.

Smith, V., A. Patterson, S. Elwell, and C. Mackay. 2019. 2019 Chilcotin Free Range Horse Survey. Prepared For Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development, British Columbia, Canada.

Stewart, F. E. C., J. J. Nowak, T. Micheletti, E. J. B. McIntire, F. K. A. Schmiegelow, and S. G. Cumming. 2020. Boreal caribou can coexist with natural but not industrial disturbances. Journal of Wildlife Management 84:1435–1444.

Superbie, C., K. M. Stewart, C. E. Regan, J. F. Johnstone, and P. D. McLoughlin. 2022. Northern boreal caribou conservation should focus on anthropogenic disturbance, not disturbance-mediated apparent competition. Biological Conservation 265:109426.

Tape, K. D., D. D. Gustine, R. W. Ruess, L. G. Adams, and J. A. Clark. 2016. Range expansion of moose in Arctic Alaska linked to warming and increased shrub habitat. PloS one 11:e0152636.

Tattersall, E. R., J. M. Burgar, J. T. Fisher, and A. C. Burton. 2020. Boreal predator co-occurrences reveal shared use of seismic lines in a working landscape. Ecology and Evolution 10:1678–1691.

Tjaden-McClement, K. 2024. Understanding drivers of caribou decline and feral horse dynamics in the Chilcotin Plateau of British Columbia. Thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Treves, A., M. Krofel, and J. McManus. 2016. Predator control should not be a shot in the dark. Frontiers in Ecology and the Environment 14:380–388.

Tymstra, C., B. J. Stocks, X. Cai, and M. D. Flannigan. 2020. Wildfire management in Canada: review, challenges and opportunities. Progress in Disaster Science 5:100045.

Van Dijk, J., L. Gustavsen, A. Mysterud, R. May, Ø. Flagstad, H. Brøseth, R. Andersen, R. Andersen, H. Steen, and A. Landa. 2008. Diet shift of a facultative scavenger, the wolverine, following recolonization of wolves. Journal of Animal Ecology 77:1183–1190.

Walters, C. J. 1986. Adaptive management of renewable resources. Macmillan, New York, New York, USA.

Walters, C. J., and C. S. Holling. 1990. Large-scale management experiments and learning by doing. Ecology 71:2060–2068.

White, J. C., T. Hermosilla, M. A. Wulder, and N. C. Coops. 2022. Mapping, validating, and interpreting spatio-temporal trends in post-disturbance forest recovery. Remote Sensing of Environment 271:112904.

White, S. C., C. R. Shores, and L. DeGroot. 2020. Cougar (*Puma concolor*) predation on Northern Mountain Caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in central British Columbia. Canadian Field-Naturalist 134:265–269.

Whittington, J., M. Hebblewhite, N. J. DeCesare, L. Neufeld, M. Bradley, J. Wilmshurst, and M. Musiani. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. Journal of Applied Ecology 48: 1535–1542.

Wittmer, H. U., B. N. Mclellan, R. Serrouya, and C. D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. Journal of Animal Ecology 76:568–579.

Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair, and B. N. McLellan. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. Oecologia 144:257–267.

Young, H. S., D. J. McCauley, R. Dirzo, J. R. Goheen, B. Agwanda, C. Brook, E. Otárola-Castillo, A. W. Ferguson, S. N. Kinyua, M. M. McDonough, T. M. Palmer, R. M. Pringle, T. P. Young, and K. M. Helgen. 2015. Context-dependent effects of large-wildlife declines on small-mammal communities in central Kenya. Ecological Applications 25:348–360.

Young, H. S., D. J. McCauley, M. Galetti, and R. Dirzo. 2016. Patterns, causes, and consequences of anthropocene defaunation. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 47:333–358.

Zager, P., and J. Beecham. 2006. The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. Ursus 17:95–108.