Le contrôle des prédateurs modifie les interactions des loups avec leurs proies et les espèces concurrentes au cours du cycle diurne

OIKOS

Check for updates

Research

Predator control alters wolf interactions with prey and competitor species over the diel cycle

Sandra Frey, Daniel Tejero, Katherine Baillie-David, A. Cole Burton and Jason T. Fisher

S. Frey (https://orcid.org/0000-0001-9847-835X) ✉ (safrey@uvic.ca), K. Baillie-David and J. T. Fisher (https://orcid.org/0000-0002-9020-6509), School of Environmental Studies, Univ. of Victoria, Victoria, BC, Canada. – D. Tejero, Univ. de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares, Madrid, Spain. – A. C. Burton, Dept of Forest Resources Management, Univ. of British Columbia, Vancouver, BC, Canada.

Oikos, 2022 : e08821, doi : 10.1111/oik.08821

Résumé

Le contrôle des prédateurs reste l'une des stratégies les plus courantes pour la conservation des espèces proies menacées. Malgré les efforts importants et continus déployés pour réduire les populations de prédateurs, on sait peu de choses sur les répercussions de la suppression numérique et potentiellement comportementale des prédateurs sur le comportement et les interactions des espèces cibles et non cibles. Nous avons utilisé les données recueillies par des pièges photographiques avant et après un programme intensif de contrôle des loups dans la forêt boréale du nord-est de l'Alberta afin d'évaluer les changements dans les schémas d'activité et le **chevauchement** entre les loups, leurs concurrents et leurs proies. Nous avons émis **l'hypothèse** que les loups modifieraient leur activité pour devenir plus nocturnes afin d'échapper aux efforts de contrôle diurnes, provoquant ainsi une cascade comportementale dans laquelle d'autres espèces modifieraient leur activité pour maintenir une ségrégation temporelle avec les loups. Les loups ont **déplacé** leur activité vers la nuit après le contrôle des prédateurs, réduisant ainsi le chevauchement temporel avec les autres membres de la communauté, principalement diurnes. La diminution du chevauchement des activités entre les loups et les autres espèces indique une réduction du potentiel d'interactions entre les loups et les proies ongulées et les grandes espèces concurrentes. Le contrôle des prédateurs peut donc non seulement libérer les espèces de la régulation descendante et de la concurrence à la suite de la suppression numérique des grands prédateurs, mais aussi grâce au **découplage** du chevauchement temporel, avec des effets potentiels sur les interactions entre les espèces. La compréhension des impacts indirects des stratégies de conservation telles que le contrôle des prédateurs sur les espèces cibles et non cibles permet de mieux comprendre les perturbations potentielles de la régulation descendante et les interactions entre les espèces associées qui façonnent la structure de la communauté.

Mots clés : schémas d'activité, piège photographique, gestion des populations, contrôle des prédateurs, interactions entre les espèces, abattage des loups

INTRODUCTION

Les prédateurs jouent un rôle essentiel au sein de la communauté écologique, et leur conservation et leur gestion sont des éléments indispensables au maintien de la santé des écosystèmes et de la biodiversité (Schmitz 2007, Schmitz et al. 2010). Malgré leur rôle bien établi dans la formation des propriétés et des fonctions des écosystèmes (Soul et al. 1988), la gestion de la faune sauvage visant à réduire les populations d'espèces prédatrices (contrôle des prédateurs) reste une stratégie largement répandue pour la conservation des espèces proies menacées à travers le monde (Boertje et al. 1996, Hayes et al. 2003, Hervieux et al. 2014, Lennox et al. 2018). Si de nombreuses études ont exploré les changements de répartition et la libération numérique des populations de carnivores de taille moyenne (méso-) et de proies à la suite du contrôle des prédateurs (Polis et al. 1989, Palomares et Caro 1999, Ritchie et Johnson 2009) - souvent le résultat de changements de comportement - il existe moins de recherches traitant directement des changements de comportement entre espèces hétérospécifiques. Les changements comportementaux **en cascade** dans l'ensemble de la communauté écologique peuvent avoir un impact sur les interactions entre les espèces et les mécanismes de coexistence, compromettant potentiellement des processus importants qui façonnent la structure de la communauté (Brook et al. 2012). Comprendre comment le contrôle des prédateurs peut entraîner des changements subtils dans l'écologie des espèces et les interactions au sein de la communauté écologique dans son ensemble est un élément essentiel de l'évaluation des stratégies de conservation visant à maintenir la diversité des espèces et le fonctionnement des écosystèmes.

La régulation **descendante** (Top-down) par les prédateurs est un processus important qui façonne les communautés écologiques (Sergio et al. 2005, Post et al. 2008). La régulation par les prédateurs des carnivores subdominants et des espèces proies se manifeste à la fois par des processus **directs** et **indirects** (Polis et al. 1989). La prédation inter et intra-guilde supprime directement les populations de proies et de mésocarnivores (Fedriani et al. 2000, Wikenros et al. 2014), tandis que les **risques** de prédation et le « **paysage de la peur** » peuvent entraîner des coûts comportementaux et physiologiques se traduisant par une réduction de la survie et de la fécondité (Sivy et al. 2017, Kohl et al. 2018). En l'absence de prédateurs, la « libération » des mésoprédateurs et des proies peut se traduire par une modification de l'abondance, de l'utilisation de l'espace et des comportements des espèces, avec des effets **potentiellement** en **cascade** sur le reste de la communauté (Terborgh et al. 2001, Berger et Conner 2008, Berger et al. 2008, Prugh et al. 2009, Prugh et Arthur 2015). Les espèces sympatriques peuvent atténuer le risque d'interactions négatives en évitant leurs concurrents et leurs prédateurs dans l'espace ou dans le temps. L'évitement spatial peut conduire à une ségrégation spatiale, les espèces évitant les habitats ou les zones régulièrement fréquentés par les prédateurs dominants (James et al. 2004, Fisher et al. 2014).

Les espèces peuvent également conserver l'accès à des habitats **partagés** en évitant les prédateurs dans le temps grâce à la **partition temporelle** des niches (Kronfeld-Schor et Dayan 2003, Bischof et al. 2014, Frey et al. 2017). Alors que le partitionnement temporel des niches était auparavant considéré comme le mécanisme le moins important de ségrégation des espèces (Schoener 1974), des données plus récentes ont révélé que le **partitionnement**

des activités sur la période circadienne peut constituer un mécanisme important permettant aux espèces de réduire les interactions coûteuses avec les prédateurs et les concurrents dominants (Cozzi et al. 2012, Lewis et al. 2015, Frey et al. 2020). Les changements induits par l'homme dans le comportement des espèces, tels que les périodes d'activité au cours de la période diurne, peuvent modifier la façon dont les espèces se séparent temporellement pour réduire la concurrence ou atténuer le risque de prédation (Wang et al. 2015, Gaynor et al. 2018, Suraci et al. 2019). À la suite de la réduction d'un prédateur dominant ou au sommet de la chaîne alimentaire, tout changement ultérieur dans l'activité diurne de cette espèce peut entraîner des **changements comportementaux** dans l'activité diurne des espèces prédatrices concurrentes, avec des répercussions indirectes et potentiellement en cascade sur le reste de la communauté écologique.

Malgré le risque d'effets en cascade sur le reste de la communauté, le contrôle des prédateurs reste une stratégie courante pour atténuer les pertes de bétail, et l'une des stratégies les plus courantes pour la conservation des espèces proies menacées (Boertje et al. 1996, Hayes et al. 2003, Hervieux et al. 2014, Lennox et al. 2018). Dans le nord-ouest de la région néarctique, les populations de loups *Cans lupus* sont réduites afin de préserver le caribou des bois *Rangifer tarandus caribou*. Le caribou est l'une des espèces de grandes proies circumboréales les plus menacées et, à l'échelle mondiale, ses populations affichent un déclin persistant en raison des changements anthropiques du climat et du paysage (Vors et Boyce 2009). Dans les forêts boréales de l'ouest du Canada, les populations de caribous des bois ont subi des réductions substantielles, dont la cause ultime est le **changement anthropique du paysage** (Boutin et al. 2012, Hebblewhite 2017). La prédation par les loups en est une cause immédiate : les éléments linéaires tels que les routes et les lignes d'exploration pétrolière facilitent les déplacements des loups (Dickie et al. 2017) et donc leur taux de rencontre (McKenzie et al. 2012) avec les caribous (DeCesare et al. 2010, Whittington et al. 2011). **De plus**, les populations de loups ont été renforcées par l'invasion du cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* (Latham et al. 2011c), qui se nourrit des ressources issues de ces activités d'extraction (Fisher et Burton 2020, Fisher et al. 2020). Des programmes de contrôle imposés par le gouvernement ont été approuvés comme mesure nécessaire pour protéger les troupeaux de caribous des bois restants (Bridger et al. 2019). Ces programmes ont eu des effets positifs sur la conservation des caribous, avec toutefois **quelques réserves** (Hervieux et al. 2014, Serrouya et al. 2019). Les effets en cascade du contrôle des loups sur la communauté des prédateurs n'ont pas encore été élucidés.

Nous avons émis **trois hypothèses** concernant les conséquences comportementales du contrôle des loups. **Premièrement**, nous avons émis l'hypothèse que le contrôle des prédateurs modifie les schémas d'activité des espèces cibles (c'est-à-dire les loups) (**hypothèse 1**). Nous avons prédit que les loups **déplaceraient** leur activité vers la nuit à la suite du contrôle des prédateurs, en réponse directe au risque accru de persécution pendant la journée. **Deuxièmement**, nous avons émis l'hypothèse que les schémas d'activité des espèces prédatrices et proies concurrentes changeraient en **réponse** à la réduction de l'abondance des loups et/ou à la modification des schémas d'activité des loups à la suite du contrôle des prédateurs (**hypothèse 2**). Nous avons prédit que les espèces en concurrence avec les loups et les espèces proies des loups déplaceraient leur activité vers la journée (si elles n'étaient pas déjà diurnes) afin de réduire la concurrence et le risque de prédation. **Troisièmement**, nous avons émis l'hypothèse que le partage temporel des niches entre les

loups et les espèces non ciblées serait différent avant et après le contrôle des prédateurs. Nous avons prédit une **réduction du chevauchement** des activités entre les loups et les espèces diurnes après le contrôle des prédateurs, indiquant une **réduction** du potentiel de régulation descendante. Notre **hypothèse nulle** prédisait aucun changement dans les schémas d'activité et le partage des espèces ciblées et non ciblées après le contrôle des prédateurs. Nous avons testé ces hypothèses à l'aide d'images collectées par des pièges photographiques avant et après le contrôle des loups.

Les pièges photographiques sont largement utilisés en écologie de la conservation pour étudier les populations, les schémas de distribution et les comportements des espèces (O'Connell et al. 2010, Burton et al. 2015, Caravaggi et al. 2017, Steenweg et al. 2017). Les images des pièges photographiques horodatées permettent aux chercheurs d'évaluer le comportement des espèces sur une période de 24 heures, y compris les schémas d'activité diurne et le chevauchement des activités (O'Connell et al. 2010, Frey et al. 2017). « Ces données fournissent des informations sur la niche temporelle des espèces et sur la manière dont les espèces coexistantes peuvent se répartir le long de cet axe de niche afin de réduire la concurrence et d'éviter les rencontres antagonistes avec leurs concurrents et leurs prédateurs (Schoener 1974).

L'évaluation des schémas d'activité et des interactions des espèces sur un cycle de 24 heures fournit des informations importantes sur la manière dont les perturbations causées par l'homme peuvent influencer le comportement et les interactions des espèces, ainsi que sur les impacts potentiels sur la répartition des niches et la structure des communautés (Wang et al. 2015, Frey et al. 2020). L'étude des changements dans le comportement des prédateurs et des réactions comportementales en cascade potentielles des espèces proies et concurrentes peut fournir des informations importantes sur les effets sublétaux et indirects du contrôle des prédateurs sur l'ensemble de la communauté mammifère.

METHODES

Zone d'étude

Nous avons étudié les habitudes d'activité d'une communauté de mammifères de taille moyenne à grande sur une superficie de 3 500 km² dans la forêt boréale de l'Alberta, dans l'ouest du Canada (Fig. 1). La végétation naturelle est principalement constituée de forêts d'épinettes blanches (*Picea glauca*) et d'épinettes noires (*Picea mariana*), de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*), de pins banks (*Pinus banksiana*) et de muskeg. Ce paysage boréal abrite une grande diversité d'espèces de mammifères de taille moyenne et grande, notamment le loup gris et l'ours noir (*Ursus americanus*) comme prédateurs supérieurs, et diverses espèces de carnivores de taille moyenne telles que le coyote (*Canis latrans*), le lynx (*Lynx canadensis*), le pékan (*Pekania pennanti*), la martre (*Martes americana*) et d'autres mustélidés (*Mustela* spp.). Les espèces proies comprennent le cerf de Virginie, l'orignal *Alces alces*, le caribou des bois et le lièvre d'Amérique *Lepus americanus*. Ce paysage a fait l'objet de nombreuses études sur les effets du développement du paysage sur les communautés de mammifères (Fisher et Burton 2018, 2020, Burgar et al. 2019, Wittische et al. 2021) ; cette recherche s'appuie sur ces travaux. Depuis les années 1990, l'exploitation forestière (Fisher et al. 2005) et l'extraction de pétrole et de gaz se sont répandues dans ce paysage (Cenovus 2021, MEG 2021). Les installations d'exploration et d'extraction pétrolière (lignes sismiques, sites de forage, pipelines), les routes,

les pistes pour véhicules tout-terrain et les installations de traitement de la production sont très répandues (Pickell et al. 2015).

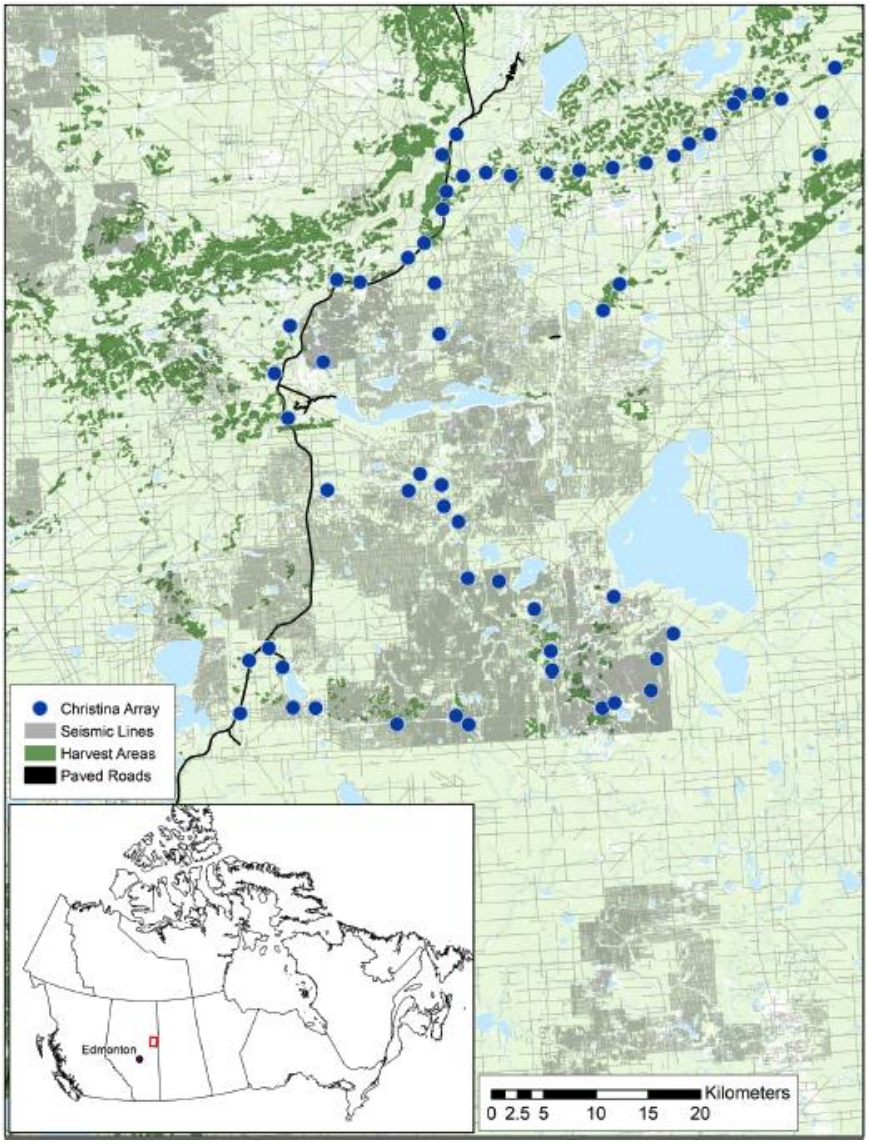

Figure 1. Région du lac Christina, dans la zone des sables bitumineux canadiens, au nord-est de l'Alberta. Les pièges photographiques du réseau du lac Christina (points bleus) ont été répartis parmi les éléments du paysage tels que les lignes sismiques (gris), les routes (noir) et les zones d'exploitation forestière (vert foncé)

À la suite du déclin drastique des populations locales de caribous, directement lié à la prédation par les loups (mais finalement causé par le changement du paysage) (Latham et al. 2011b, Whittington et al. 2011, DeCesare 2012), le gouvernement de l'Alberta a mis en œuvre un programme intensif de contrôle des loups dans la région, avec 92 loups éliminés entre 2017 et 2020 (30, 9, 20 et 33 chaque année, respectivement). Les éliminations ont couvert toute la zone d'étude et ont été effectuées par tir aérien pendant les heures de jour.

Analyse et collecte des données

Notre étude par pièges photographiques a adopté un **plan aléatoire stratifié** contraint visant à répartir les efforts entre différents types de forêts à travers le paysage. À l'aide d'ArcGIS ver. 10.2 Spatial Analyst, nous avons reclassé les données de l'indice de végétation de l'Alberta (gouvernement de l'Alberta ; informations complémentaires) en quatre strates basées sur la couverture forestière de feuillus ou de conifères et les régimes d'humidité mésique ou

hydrique. Sur la zone d'étude de 3 500 km², nous avons imposé une grille de 1 × 1 km² et sélectionné au hasard des cellules candidates réparties de manière égale entre chaque strate. Nous avons ajouté une contrainte d'accès et une distance minimale de 2 km entre les caméras afin de maintenir l'indépendance entre les unités d'échantillonnage, comme dans Fisher et Burton (2018). Dans chacune des 62 cellules finales, nous avons déployé une caméra numérique infrarouge à distance Reconyx PC900 Hyperfire sans appât sur un sentier de gibier actif afin de maximiser la probabilité de détecter une espèce donnée (Bailey et al. 2007, Mackenzie et al. 2017).

Le réseau de caméras (n = 62) était actif avant le contrôle des loups entre **octobre 2011 et octobre 2014** et après le contrôle des loups (n = 60) à presque exactement les mêmes endroits entre **octobre 2017 et octobre 2020**. À partir de chaque image, nous avons enregistré le site de la caméra, la date, l'heure et les espèces présentes dans Timelapse ver. 2.0 (Greenberg et al. 2019). L'analyse de l'activité temporelle ne tient pas compte des détections potentiellement manquées, comme dans MacKenzie et al. (2002), et nous avons supposé que les détections manquées étaient réparties de manière similaire dans le temps avant et après le contrôle des loups (c'est-à-dire sans biais directionnel).

Afin de réduire l'autocorrélation temporelle des individus détectés plusieurs fois au cours d'un même événement, nous avons filtré les événements de détection d'espèces indépendantes en appliquant un délai minimum de 30 minutes par rapport à l'événement précédent de la même espèce au même endroit et le même jour (Bischof et al. 2014, Frey et al. 2020). Afin de tenir compte de la variation saisonnière considérable des heures de coucher et de lever du soleil à ces latitudes, nous avons converti les observations horaires en temps solaire selon Nouvellet et al. (2012). Afin de résoudre les problèmes liés à la variation de la durée du jour au cours de l'année, nous avons exprimé l'heure de détection par rapport à la durée du jour, en nous basant sur une heure de lever et de coucher du soleil fixée respectivement à 6 h et 18 h (Vazquez et al. 2019, Frey et al. 2020).

Changements d'activité en réponse à la lutte contre les prédateurs

Afin de tester nos hypothèses sur les changements de comportement des espèces cibles et non cibles (**hypothèses 1 et 2**), nous avons comparé les schémas d'activité diurne des espèces avant et après la lutte contre les loups. Nous avons appliqué les techniques d'estimation de la densité du noyau développées par Ridout et Linkie (2009) pour générer les courbes d'activité des espèces sur un cycle de 24 heures. Cette approche traite le moment de la détection comme une variable aléatoire issue d'une distribution continue sous-jacente (Ridout et Linkie 2009). À l'aide du package overlap (Meredith et Ridout 2014) dans R (<www.-project.org>), nous avons créé des **courbes d'activité** des espèces avant et après le contrôle pour les loups, les espèces concurrentes (ours noir et mésocarnivores) et les espèces proies (ongulés et lièvres). Afin de réduire le biais lié à la faible taille des échantillons (Lashley et al. 2018), nous avons comparé les schémas d'activité et les chevauchements pour lesquels nous disposions d'au moins 50 détections indépendantes (à l'exception des caribous, qui sont détectés moins fréquemment). Afin de déterminer si les changements observés dans les courbes d'activité représentaient des variations statistiquement significatives, nous avons appliqué le test de Mardia-Watson-Wheeler (MWW) pour les données circulaires (Batschelet 1981, Zar 1999). Ce test examine à la fois la moyenne circulaire et la variance circulaire afin

de déterminer si deux ensembles de données proviennent de distributions statistiquement différentes (Batschelet 1981).

Modification des schémas de répartition de l'activité des espèces à la suite du contrôle des prédateurs

Nous avons comparé le chevauchement de l'activité des loups avec celle de leurs proies (orignaux, caribous des bois, cerfs de Virginie et lièvres d'Amérique) et des espèces concurrentes (ours noirs, coyotes et lynx) avant et après le contrôle des loups afin de tester les changements dans la répartition de l'activité hétérospécifique des loups et leurs interactions. Les techniques d'estimation de la densité de Ridout et Linkie (2009) permettent d'évaluer directement le chevauchement des activités en calculant un coefficient de chevauchement (Δ). Ce coefficient est déterminé en calculant la zone commune sous deux courbes d'activité, avec des valeurs allant de 0 (aucun chevauchement) à 1 (chevauchement complet). Nous avons appliqué l'estimateur Δ_4 si l'échantillon le plus petit comptait plus de 75 observations et avons appliqué un paramètre de lissage de 1. Dans le cas contraire, nous avons utilisé l'estimateur Δ_1 et un paramètre de lissage de 0,8 recommandé pour les échantillons de plus petite taille (Ridout et Linkie 2009, Meredith et Ridout 2014). Nous avons calculé des intervalles de confiance à 95% autour de chaque indice de chevauchement à l'aide d'un bootstrap lissé avec 10 000 rééchantillonnages (Meredith et Ridout 2014). Si les intervalles de confiance autour de l'indice de chevauchement avant et après le contrôle ne se chevauchaient pas, nous avons considéré que le changement dans le chevauchement des activités hétérospécifiques des loups était statistiquement significatif et indiquait une modification de la répartition des activités hétérospécifiques des loups après le contrôle des loups.

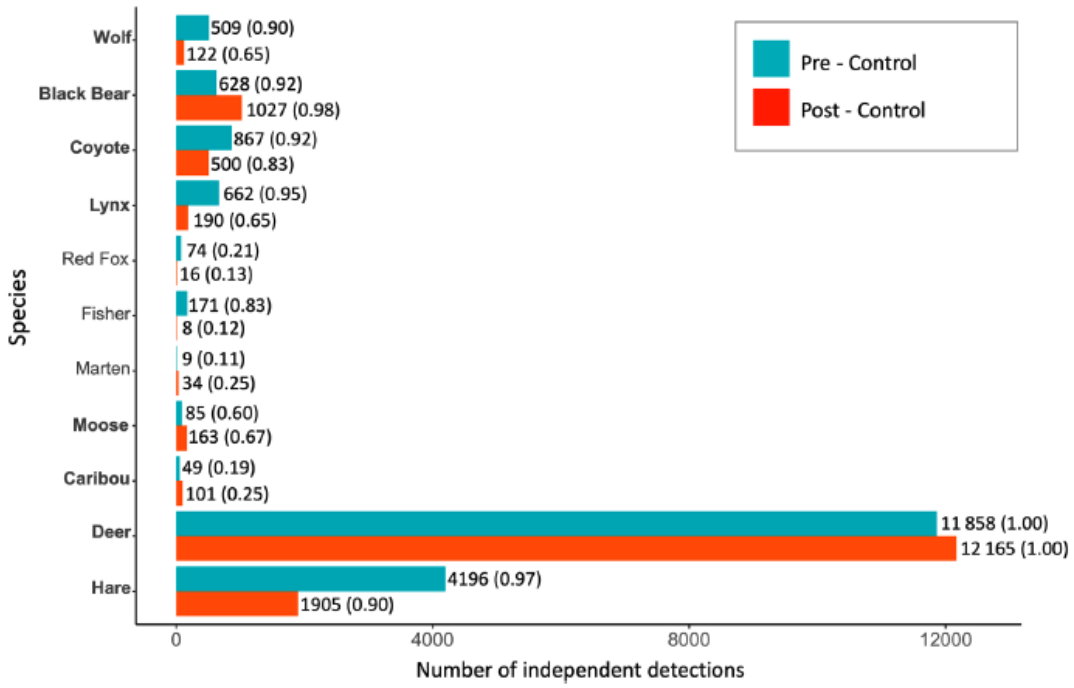

Figure 2. Nombre de détections indépendantes (et proportion de sites avec au moins une détection entre parenthèses) pour les espèces mammifères couramment détectées avant (en bleu) et après (en rouge) le contrôle des loups. Les espèces ciblées incluses dans les analyses d'activité sont indiquées en gras

RESULTATS

Nous avons recueilli 141 140 images pendant 62 327 jours de piégeage photographique au cours de la période d'échantillonnage pré-contrôle et 270 264 images pendant 62 270 jours de piégeage photographique au cours de la période post-contrôle, y compris plusieurs détections de loups, de prédateurs concurrents et d'espèces proies (Fig. 2).

Changements dans l'activité des loups en réponse au contrôle des prédateurs

Les loups ont statistiquement déplacé leur activité vers la nuit de manière significative après le contrôle des prédateurs (test MWW, χ^2 = 30,2, df = 2, p < 0,001), ce qui **confirme** notre première hypothèse sur les changements de comportement des espèces cibles. Avant le contrôle des prédateurs, les loups étaient les plus actifs pendant la journée, avec un premier pic d'activité après le lever du soleil et un second au coucher du soleil (Fig. 3). Après le contrôle des prédateurs, les loups ont déplacé leur activité vers la nuit, avec un pic d'activité marqué après le coucher du soleil et un second pic d'activité avant le lever du soleil (Fig. 3).

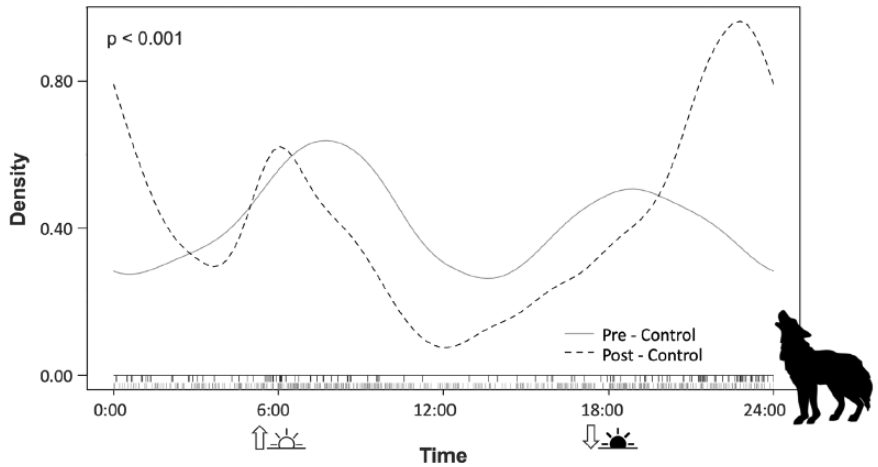

Figure 3. Modèles d'activité des loups sur un cycle de 24 heures avant (ligne continue) et après (ligne pointillée) le contrôle des loups dans la région des sables bitumineux du lac Christina, au nord-est de l'Alberta. Les repères sur l'axe des x représentent les échantillons d'activité avant (en bas) et après (en haut) le contrôle des loups

Changements dans l'activité des espèces concurrentes et proies après le contrôle des prédateurs

Nous n'avons observé que des changements mineurs dans l'activité des espèces carnivores concurrentes et proies après le contrôle des loups, ce qui **ne corrobore guère** notre deuxième hypothèse concernant les changements de comportement des espèces non ciblées après le contrôle des prédateurs. Bien que l'activité des ours noirs ait montré une différence statistiquement significative avant et après le contrôle des loups (test MWW, χ^2 =6,8, df = 2, p = 0,03), cela ne s'est pas traduit par un changement comportemental évident (Fig. 4a). L'activité des coyotes et des lynx n'a pas montré de changements évidents ou statistiquement significatifs dans les schémas d'activité diurne (Fig. 4b-c).

Les espèces proies **n'ont pas** non plus montré de changement marqué dans leurs schémas d'activité au cours du cycle diurne. L'activité des orignaux, des caribous et des lièvres d'Amérique n'a pas montré de changements significatifs entre avant et après le contrôle des loups (Figures 4d, e, g). Le comportement des cerfs de Virginie a changé de manière statistiquement significative après le contrôle des loups. **Cependant**, les courbes d'activité

des cerfs avant et après le contrôle des loups ont montré une distribution bimodale très similaire, à l'exception d'un pic d'activité plus prononcé avant le coucher du soleil pendant la période postérieure au contrôle (Figure 4f).

Nous suggérons que les différences statistiques observées pourraient être le résultat d'un échantillon de grande taille de détections de cerfs (n = 11 858 et n = 12 165) agissant sur un effet de petite taille.

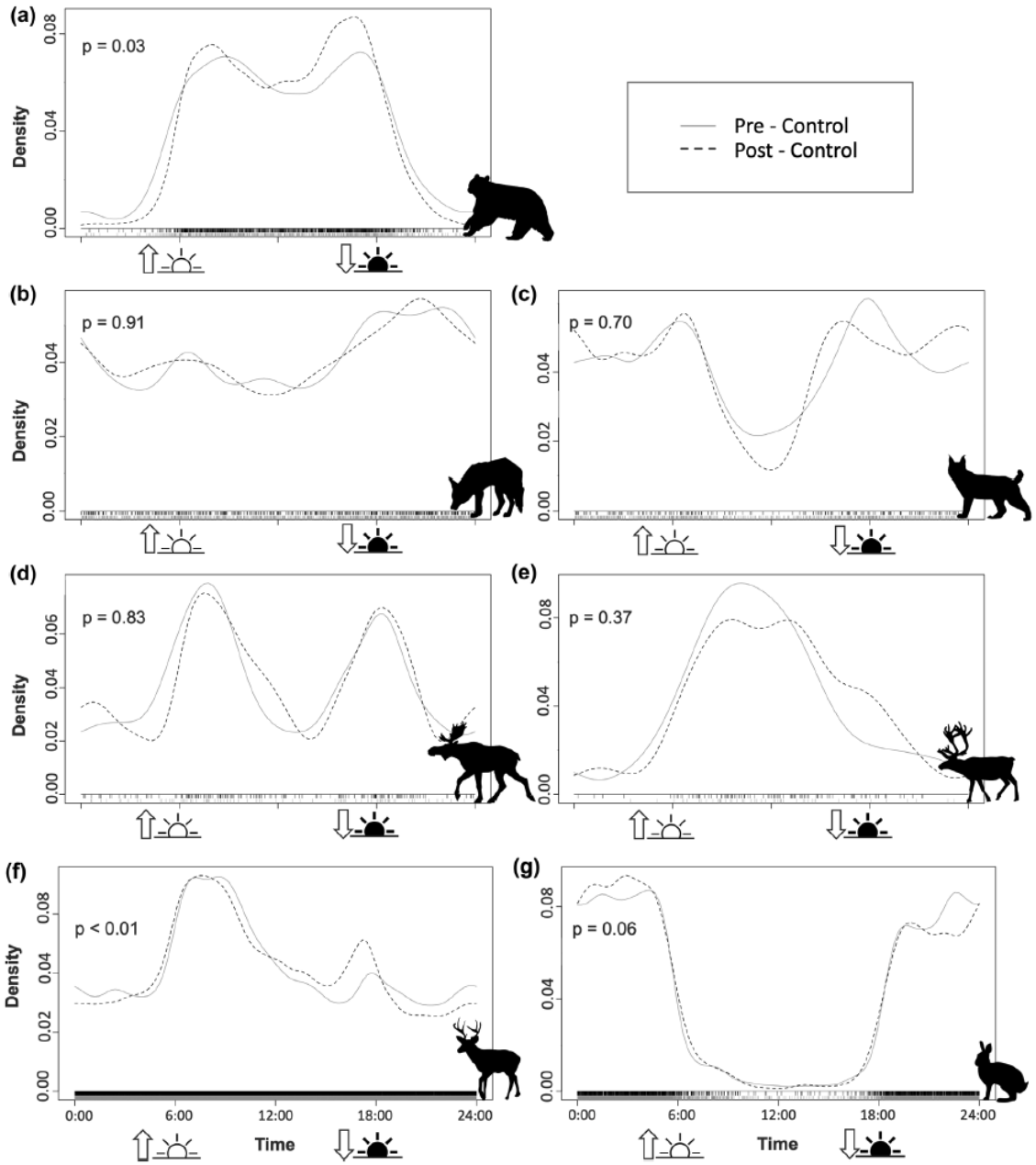

Figure 4. Modèles d'activité des espèces concurrentes et proies au cours du cycle de 24 heures avant (ligne continue) et après (ligne pointillée) le contrôle des loups dans la région des sables bitumineux du lac Christina, au nord-est de l'Alberta. Les repères sur l'axe des x représentent les échantillons d'activité pour chaque espèce avant (en bas) et après (en haut) le contrôle des loups. Notez la variation de l'axe des y représentant la densité du noyau. Les espèces représentées comprennent l'ours noir (**a**), le coyote (**b**) et le lynx (**c**), l'orignal (**d**), le caribou (**e**), le cerf de Virginie (**f**) et le lièvre d'Amérique (**g**)

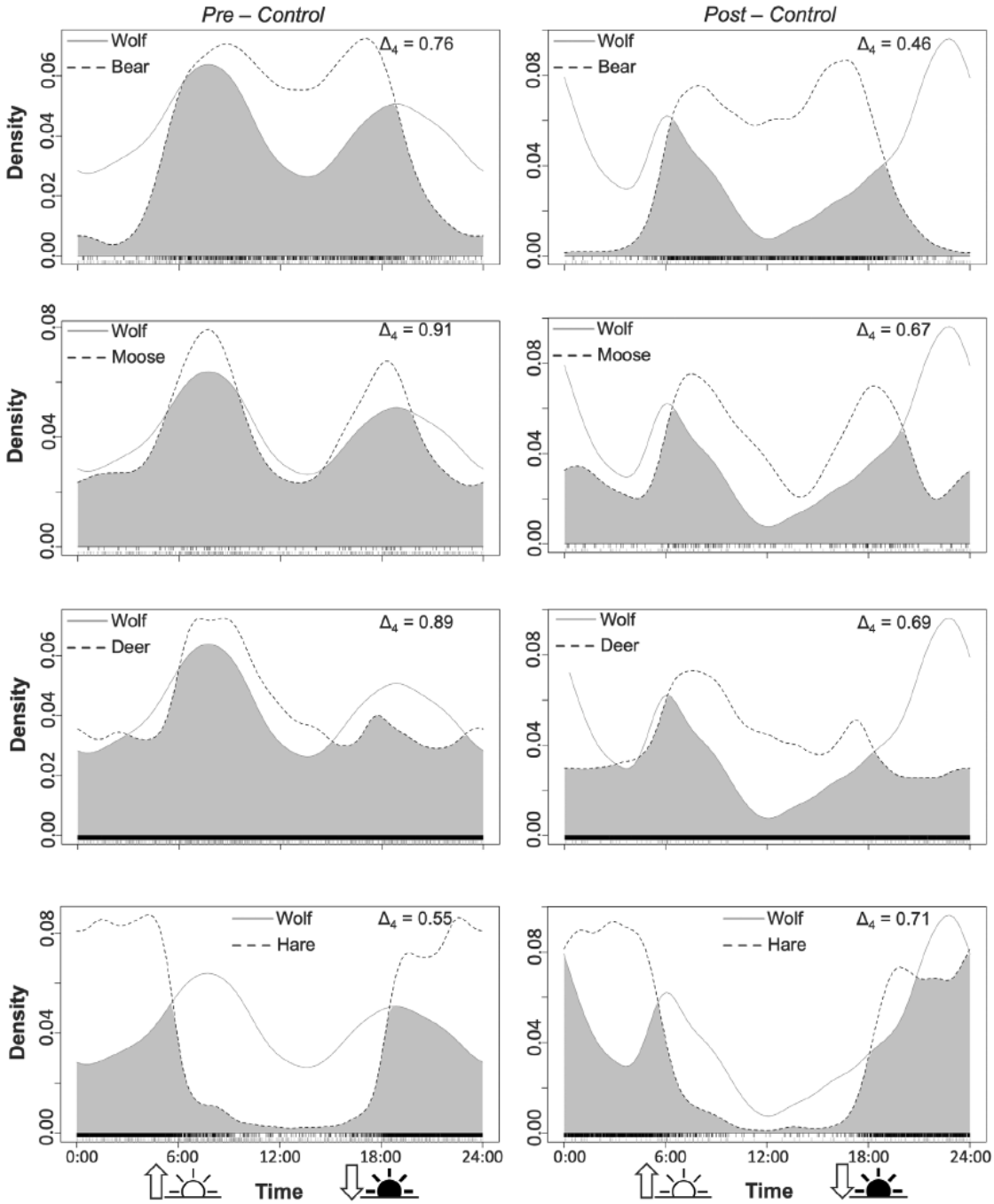

Figure 5. Chevauchement des activités hétérospécifiques des loups avant le contrôle des loups (panneaux de gauche) et après le contrôle des loups (panneaux de droite). La zone ombrée représente les périodes de chevauchement des activités entre les loups et les espèces hétérospécifiques. Les marques sur l'axe des x représentent les échantillons d'activité pour les loups (marques grises, en bas) et les espèces non ciblées (marques noires, en haut). Notez la variation de l'axe des y représentant la densité du noyau. Les espèces représentées comprennent celles pour lesquelles nous avons observé un changement significatif dans le chevauchement des activités des loups et des espèces hétérospécifiques après le contrôle des prédateurs

Modification des schémas de répartition des activités hétérospécifiques des loups après le contrôle des prédateurs

Le déplacement de l'activité des loups vers la nuit après le contrôle des prédateurs a entraîné une réduction marquée du chevauchement des activités des loups et des ongulés et des loups et des ours, ainsi qu'une augmentation du chevauchement des activités avec les lièvres d'Amérique (Fig. 5). La répartition de l'activité des espèces avec le loup a changé de manière statistiquement significative pour l'ours noir, l'orignal, le cerf de Virginie et le lièvre d'Amérique après le contrôle des loups (tel que déterminé par des intervalles de confiance

non chevauchants ; Fig. 6). L'augmentation de la nocturnité des loups n'a entraîné qu'une diminution marginale et non significative du chevauchement des activités avec le coyote et le lynx (Fig. 6).

Le **chevauchement** des activités entre les loups et les caribous a **considérablement diminué** après le contrôle des loups, mais avec des intervalles de confiance importants (Fig. 6). Cela n'indique pas nécessairement une absence de signification (Schenker et Gentleman 2001), mais signale que la faible taille de l'échantillon de caribous nous a valu une faible puissance statistique ; avec un échantillon plus important, cette différence pourrait être plus apparente.

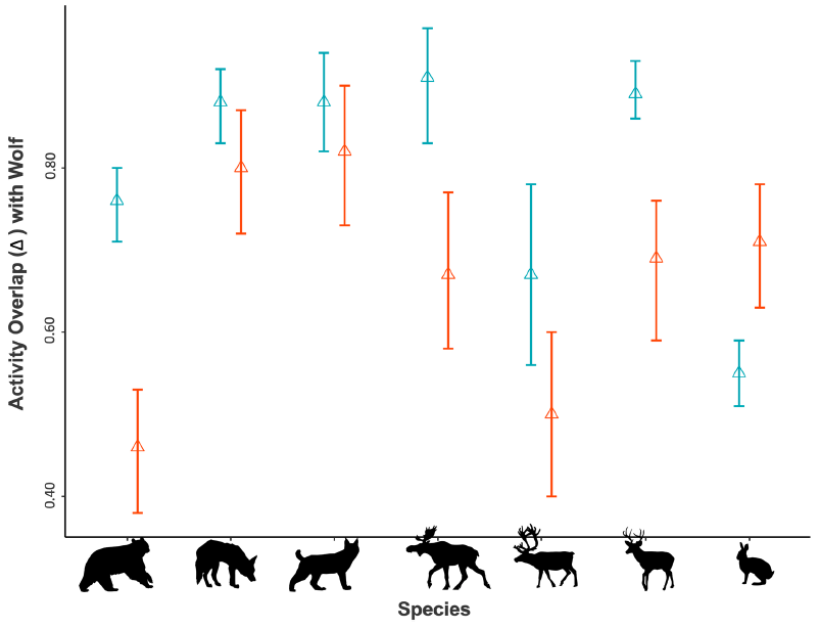

Figure 6. Chevauchement des activités hétérospécifiques des loups (Δ) avant (en bleu) et après (en rouge) le contrôle des loups. Les intervalles de confiance (IC) à 95% ont été estimés à l'aide d'un bootstrapping lissé avec 10 000 rééchantillonnages. Les IC sans chevauchement indiquent un changement significatif dans le chevauchement des activités hétérospécifiques des loups avant et après le contrôle des loups. Espèces (de gauche à droite) : ours noir, coyote, lynx, orignal, caribou, cerf de Virginie et lièvre d'Amérique. Les valeurs brutes du Δ hétérospécifique des loups et les IC à 95% sont disponibles dans les informations complémentaires

DISCUSSION

Le contrôle des prédateurs modifie le comportement des loups et le chevauchement temporel avec les espèces sympatriques, ce qui altère la probabilité de rencontre et donc le potentiel d'interactions létales et non létales entre les loups, les prédateurs concurrents et les proies. À la suite d'un vaste programme de contrôle des loups utilisant des tirs aériens diurnes, les loups ont déplacé leur activité vers la nuit. Cela a réduit le chevauchement temporel avec les proies ongulées diurnes, diminuant ainsi le potentiel de régulation descendante de la communauté des ongulés. **De même**, les ours noirs diurnes se sont moins chevauchés avec les périodes d'activité des loups après le contrôle des prédateurs, ce qui a probablement réduit les possibilités de rencontre. Le contrôle des prédateurs peut donc contribuer à la libération des populations de proies et de prédateurs concurrents, non seulement par la suppression numérique des populations de prédateurs apicaux, mais aussi par le découplage des périodes d'activité des loups et des proies et la diminution de la concurrence avec les prédateurs sympatriques pendant la journée.

Après le contrôle des prédateurs, les loups survivants sont devenus plus nocturnes, probablement en réponse aux risques de persécution pendant la journée. Les loups gris ont été largement persécutés dans tout l'hémisphère nord et ont adopté une stratégie cohérente pour éviter les humains : la nocturnité (Vilà 1995, Ciucci et al. 1997, Merrill et Mech 2003, Wam et al. 2012). **De même**, le contrôle des prédateurs des dingos Australiens *Canis lupus dingo* a poussé cette espèce à adopter un mode de vie nocturne et matinal, ce qui a ensuite conduit le prédateur subordonné concurrent *Felis catus* à modifier son activité diurne pour éviter cette période (Brook et al. 2012). Une **plasticité** similaire dans l'activité diurne a été observée dans les communautés de prédateurs Européens (Monterroso et al. 2014). Dans d'autres systèmes boréaux néarctiques, une augmentation de l'activité diurne des coyotes a été observée en réponse à une plus grande nocturnité des loups (Shores et al. 2019).

Cependant, contrairement à ces études et à nos hypothèses, les concurrents subordonnés boréaux **n'ont pas** montré de changements marqués dans leurs schémas d'activité après le passage des loups à la nocturnité (Fig. 4). Pour le lynx et le coyote, le compromis entre le chevauchement avec des proies principalement nocturnes telles que le lièvre d'Amérique (Fig. 5) et le fait d'éviter le loup pendant la nuit peut favoriser le maintien de l'accès à une source de proies importante (Todd et al. 1981, O'Donoghue et al. 1997). **Toutefois**, malgré l'augmentation de l'activité nocturne des loups, nous n'avons observé aucune augmentation significative du chevauchement des activités des loups et des coyotes ou des loups et des lynx après le contrôle des loups. Nous soutenons que la réponse comportementale au passage des prédateurs à la nocturnité est probablement dépendante de la densité et atténuée par la suppression numérique de la population de prédateurs. **En résumé**, les prédateurs sont moins pertinents pour les mésoprédateurs à faible densité.

Si l'activité diurne des mésoprédateurs ne semble pas avoir été affectée par le passage des loups à la nocturnité, les possibilités de concurrence par interférence (Case et Gilpin 1974) entre les loups et les ours noirs ont été réduites après le contrôle des loups. Les ours ont choisi les heures diurnes, avec très peu de changement dans leur schéma d'activité bimodal avant et après le contrôle des loups (Fig. 5). **Cependant**, le potentiel d'interactions entre les loups et les ours est fortement limité par une réduction significative du chevauchement de leurs activités à la suite de la nocturnité accrue des loups. Les interactions entre les loups et les ours noirs peuvent être mortelles ou kleptoparasitaires, des meutes de loups ayant été observées en train de chasser les ours noirs et de les chasser des carcasses (Ballard et al. 2003). Les ours peuvent donc être libérés de la concurrence et de la prédation des loups grâce à la suppression numérique des loups et à la ségrégation de leur niche temporelle.

À l'instar des ours noirs, les espèces proies n'ont pas montré de changement notable dans leur activité diurne après le contrôle des loups. Les lièvres d'Amérique, qui peuvent représenter environ 10 à 30% du régime alimentaire des loups (Urton et Hobson 2005, Gable et al. 2018, O'Donovan et al. 2018), sont restés nocturnes tout au long de l'année, le chevauchement des activités des loups et des lièvres augmentant considérablement après le passage des loups à la nocturnité. L'activité des cerfs de Virginie et des caribous est restée largement diurne, tandis que celle des orignaux est restée crépusculaire, de sorte que la nocturnité accrue des loups a **considérablement réduit** le chevauchement des activités des loups et des orignaux et des loups et des cerfs. Il y a eu une réduction du chevauchement des activités des loups et des caribous avec des intervalles de confiance qui se chevauchent, car

la capacité à détecter les différences de chevauchement diminue fortement lorsque la taille de l'échantillon est inférieure à 100 (avec une augmentation concomitante de l'erreur de chevauchement ; Lashley et al. 2018). Le caribou est une espèce menacée, avec seulement 49 (avant le contrôle) et 101 (après le contrôle) détections indépendantes. Le chevauchement des activités des loups et des caribous a donc probablement été sous-estimé pendant la période précédant le contrôle, les caribous ayant potentiellement subi une réduction beaucoup plus importante du chevauchement de leur niche temporelle avec les loups que ce que nous pouvons détecter.

Le programme de contrôle des loups a été mis en œuvre pour atténuer le déclin des populations de caribous attribué à la prédation par les loups (Hervieux et al. 2014, Serrouya et al. 2019). Nous avons observé une réduction de cinq fois de la fréquence de détection des loups après le contrôle des prédateurs, accompagnée d'un doublement de la fréquence de détection des caribous (Figure 2). Si la fréquence de détection est effectivement corrélée à l'abondance, l'augmentation du nombre de caribous pourrait être due à la diminution de l'abondance des loups dans le paysage, mais elle pourrait également être favorisée par le découplage des interactions entre les loups et les caribous grâce à la ségrégation de leurs niches temporelles.

Nous n'avons pas pu tester cette hypothèse en raison de la faible taille des échantillons de caribous, mais elle mérite d'être approfondie. Nous notons également que les perturbations anthropiques sont souvent corrélées négativement à la présence des loups (Theuerkauf et al. 2003, Whittington et al. 2005, Hebblewhite et Merrill 2008, Musiani et al. 2010), et les effets combinés des perturbations intensives et du contrôle des prédateurs sur la répartition des loups méritent des recherches supplémentaires.

Nous avons observé des conséquences imprévues de l'élimination des loups. Les ours noirs s'attaquent également aux caribous (Latham et al. 2011*a*, Lewis et al. 2017, Frenette et al. 2020) et se sont temporairement dissociés du prédateur dominant ; l'effet qui en résulte sur les taux de prédation des ours sur les caribous mérite d'être étudié. **De plus**, les cerfs de Virginie sont désormais également dissociés des loups. Les cerfs sont envahissants dans ce paysage, leur aire de répartition s'étendant sous l'effet des changements climatiques et paysagers (Dawe et al. 2014, Fisher et Burton 2020, Fisher et al. 2020). Les populations de cerfs envahissantes (Fig. 1) renforcent les populations de loups, contribuant au déclin des caribous (Latham et al. 2011*c*) par une concurrence apparente (DeCesare et al. 2010). La réduction des populations de loups devrait atténuer la pression de prédation sur les cerfs de Virginie ; les conséquences pour la population de cerfs envahissants méritent également d'être examinées de manière explicite. On peut s'attendre à ce que les populations de cerfs augmentent, fournissant ainsi des proies en abondance à une population de loups en voie de rétablissement après le contrôle.

Comme les loups sont connus pour changer fréquemment de proie (Garrott et al. 2007, Latham et al. 2013), il est possible que la réduction de leur nombre les prive de leur capacité à chasser en meute et à rivaliser avec les ours plus grands et les coyotes beaucoup plus nombreux, ce qui pourrait les amener à devenir nocturnes et à se rabattre sur des proies plus faciles (lièvres d'Amérique). Cette hypothèse intrigante est suggérée par le chevauchement accru entre les loups et les lièvres, et mérite d'être examinée de plus près.

Les recherches sur les effets potentiels du chevauchement temporel modifié entre les loups et la communauté mammifère au sens large pourraient également fournir des informations sur les **effets indirects** du contrôle des prédateurs. À la suite du contrôle des loups, nous avons observé une augmentation de la fréquence de détection des proies et des prédateurs dont le chevauchement avec l'activité des loups a diminué, et vice versa : les détections d'orignaux, de cerfs à queue blanche et d'ours noirs ont augmenté, tandis que celles de lièvres d'Amérique ont diminué (Figure 2). En supposant à nouveau que la fréquence de détection est corrélée à l'abondance, **on ne sait pas** si la diminution du nombre de lièvres est due à un cycle naturel ou à une modification des interactions avec les loups. L'étude des interactions entre la densité des espèces et leur comportement fournirait des informations précieuses sur les effets indirects mais cumulatifs du contrôle des prédateurs sur les populations de prédateurs, mais nécessiterait des échantillons beaucoup plus importants et une réplication spatiale, probablement sur plusieurs paysages. Les biologistes de la conservation et les gestionnaires de la faune sauvage devraient mettre en œuvre des approches plus coordonnées pour les « expériences » de contrôle des prédateurs, lorsqu'elles sont jugées nécessaires, et devraient tenir compte non seulement des objectifs numériques, mais aussi des changements de comportement potentiels qui pourraient modifier les interactions entre les espèces au sein de la communauté écologique au sens large.

Conclusions

Le contrôle létal des prédateurs modifie la façon dont les loups, prédateurs dominants dans les écosystèmes boréaux, utilisent la journée, ce qui modifie à son tour les possibilités d'interactions entre les loups survivants et leurs proies et les prédateurs concurrents. La **ségrégation** des activités suggère la possibilité d'un découplage des interactions entre les loups et leurs proies, libérant les ongulés de la régulation descendante grâce à la suppression numérique et aux changements de comportement des loups. La plupart des programmes de contrôle des prédateurs ont fait l'objet d'un suivi limité de leurs impacts, ce qui a conduit certains à les qualifier de « coup dans le noir » (Treves et al. 2016). Notre étude souligne l'importance de mener des recherches sur les réponses comportementales de plusieurs espèces au contrôle des prédateurs, y compris les impacts potentiels sur les interactions interspécifiques. Nous concluons que, bien que les loups aient clairement changé de mode de vie, passant de diurne à nocturne, et qu'un changement de comportement visant à éviter la mortalité diurne semble être l'explication la plus plausible (Theuerkauf 2009), les espèces hétérospécifiques n'ont pas modifié leur activité diurne pour éviter les loups, ce qui suggère que la menace **n'était pas** suffisante pour justifier un tel changement.

Il est logique de supposer que le plus grand impact du contrôle des prédateurs sur les communautés de mammifères est une réponse numérique à la réduction du nombre de loups. **Cependant**, la **réponse comportementale** n'est peut-être pas négligeable, et les recherches futures pourraient envisager de distinguer les contributions relatives des deux facteurs, afin d'anticiper et de planifier les conséquences imprévues du contrôle des prédateurs (Brook et al. 2012, Curveira-Santos et al. 2019). Si les prédateurs sont contraints de partager une niche temporelle avec les espèces menacées, cela peut aller à l'encontre de l'effet souhaité du contrôle des prédateurs. Dans ce cas, le contrôle des loups a réduit le chevauchement des activités avec le caribou des bois menacé, ce qui pourrait entraîner une réduction synergique

des interactions entre les loups et les caribous grâce à la suppression numérique et comportementale des loups. **Cependant**, si la nouvelle ségrégation temporelle libère les ours noirs et les coyotes, autres prédateurs du caribou, la croissance de la population de caribous pourrait ne pas être observée.

Comme le contrôle des prédateurs reste un outil de conservation utilisé dans le monde entier (Reynolds et Tapper 1996, Packer et al. 2009, Treves et al. 2016), la recherche écologique sur les conséquences de cette action importante peut révéler beaucoup de choses sur les interactions interspécifiques, tant du point de vue comportemental que démographique. Des recherches sur les effets directs et indirects du contrôle des prédateurs sont nécessaires pour mieux comprendre comment les modifications des schémas d'interaction entre les espèces influencent la structure des communautés et la persistance des espèces dans les paysages soumis à l'impact humain.

References

Bailey, L. L. et al. 2007. Sampling design tradeoffs in occupancy studies with imperfect detection: examples and software. – Ecol. Appl. 17: 281–290.

Ballard, W. B. et al. 2003. Wolf interactions with non-prey. – USGS Northern Prairie Wildlife Research Center.

Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. – Academic Press, p. 388.

Berger, K. M. and Conner, M. M. 2008. Recolonizing wolves and mesopredator suppression of coyotes: impacts on pronghorn population dynamics. – Ecol. Appl. 18: 599–612.

Berger, K. M. et al. 2008. Indirect effects and traditional trophic cascades: a test involving wolves, coyotes and pronghorn. – Ecology 89: 818–828.

Bischof, R. et al. 2014. Being the underdog: an elusive small carnivore uses space with prey and time without enemies. – J. Zool. 293: 40–48.

Case, T. J. and Gilpin, M. E. 1974. Interference competition and niche theory. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 71: 3073–3077.

Cenovus 2021. Cenovus energy – oil sands. <www.cenovus.com/operations/oilsands.html>.

Ciucci, P. et al. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. – J. Zool. 243: 803–819.

Cozzi, G. et al. 2012. Fear of the dark or dinner by moonlight? Reduced temporal partitioning among Africa's large carnivores. – Ecology 93: 2590–2599.

Curveira-Santos, G. et al. 2019. Mesocarnivore community structure under predator control: unintended patterns in a conservation context. – PLoS One 14: e0210661.

Dawe, K. et al. 2014. Influence of climate and human land use on the distribution of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* in the Western Boreal Forest. – Can. J. Zool. 92: 353–363.

DeCesare, N. J. 2012. Separating spatial search and efficiency rates as components of predation risk. – Proc. R. Soc. B 279: 4626–4633.

DeCesare, N. J. et al. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. – Anim. Conserv. 13: 353–362.

Dickie, M. et al. 2017. Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. – J. Appl. Ecol. 54: 253–263.

Fedriani, J. M. et al. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. – Oecologia 125: 258–270.

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

Fisher, J. T. and Burton, A. C. 2020. Spatial structure of reproductive success infers mechanisms of ungulate invasion in Nearctic boreal landscapes. – Ecol. Evol. 11: 900–911.

Fisher, J. T. et al. 2005. The protean relationship between boreal forest landscape structure and red squirrel distribution at multiple spatial scales. – Landscape Ecol. 20: 73–82.

Fisher, J. T. et al. 2014. Recolonizing sea otters spatially segregate from pinnipeds on the Canadian Pacific coastline: the implications of segregation for species conservation. – Biol. Conserv. 177: 148–155.

Fisher, J. T. et al. 2020. Influences of landscape change and winter severity on invasive ungulate persistence in the Nearctic boreal forest. – Sci. Rep. 10: 8742–8742.

Boertje, R. D. et al. 1996. Increases in moose, caribou and wolves following wolf control in Alaska. – J. Wildl. Manage. 60: 474–489.
Boutin, S. et al. 2012. Why are caribou declining in the oil sands? – Front. Ecol. Environ. 10: 65–67.
Bridger, M. et al. 2019. South Peace caribou recovery following five years of experimental wolf reduction. – Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development, <www2.gov.bc.ca/>.
Brook, L. A. et al. 2012. Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression. – J. Appl. Ecol. 49: 1278–1286.
Burgar, J. M. et al. 2019. The importance of considering multiple interacting species for conservation of species at risk. – Conserv. Biol. 33: 709–715.
Burton, A. C. et al. 2015. Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. – J. Appl. Ecol. 52: 675–685.
Caravaggi, A. et al. 2017. A review of camera trapping for conservation behaviour research. – Remote Sens. Ecol. Conserv. 3: 109–122.
Greenberg, S. et al. 2019. Design patterns for wildlife-related camera trap image analysis. – Ecol. Evol. 9: 13706–13730.
Hayes, R. D. et al. 2003. Experimental reduction of wolves in the yukon: ungulate responses and management implications. – Wildl. Monogr. 152: 1–35.
Hebblewhite, M. 2017. Billion dollar boreal woodland caribou and the biodiversity impacts of the global oil and gas industry. – Biol. Conserv. 206: 102–111.
Hebblewhite, M. and Merrill, E. 2008. Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. – J. Appl. Ecol. 45: 834–844.
Hervieux, D. et al. 2014. Managing wolves *Canis lupus* to recover threatened woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* in Alberta. – Can. J. Zool. 92: 1029–1037.
James, A. R. et al. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. – J. Wildl. Manage. 68: 799–809.
Kohl, M. T. et al. 2018. Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. – Ecol. Monogr. 88: 638–652.
Kronfeld-Schor, N. and Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34: 153–181.
Lashley, M. A. et al. 2018. Estimating wildlife activity curves: comparison of methods and sample size. – Sci. Rep. 8: 4173.
Latham, A. D. M. et al. 2011a. Habitat selection and spatial relationships of black bears *Ursus americanus* with woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* in northeastern Alberta. – Can. J. Zool. 89: 267–277.
Latham, A. D. M. et al. 2011b. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. – Ecol. Appl. 21: 2854–2865.
Latham, A. D. M. et al. 2011c. Invading white-tailed deer change wolf–caribou dynamics in northeastern Alberta. – J. Wildl. Manage. 75: 204–212.
Latham, A. D. M. et al. 2013. Wolves, white-tailed deer and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. – Ecography 36: 1276–1290.
Lennox, R. J. et al. 2018. Evaluating the efficacy of predator removal in a conflict-prone world. – Biol. Conserv. 224: 277–289.
Lewis, J. S. et al. 2015. Interspecific interactions between wild felids vary across scales and levels of urbanization. – Ecol. Evol. 5: 5946–5961.
Frenette, J. et al. 2020. Linking habitat, predators and alternative prey to explain recruitment variations of an endangered caribou population. – Global Ecol. Conserv. 22: e00920.
Frey, S. et al. 2017. Investigating animal activity patterns and temporal niche partitioning using camera-trap data: challenges and opportunities. – Remote Sens. Ecol. Conserv. 3: 123–132.
Frey, S. et al. 2020. Move to nocturnality not a universal trend in carnivore species on disturbed landscapes. – Oikos 129: 1128–1140.
Frey, S. 2022. Replication Data for: Predator control alters wolf interactions with prey and competitor species over the diel cycle. <https://doi.org/10.5683/SP3/3W6SPK>, Scholars Portal Dataverse, DRAFT VERSION, UNF:6:LkXlCUjok8TYPBnFvvKLXw== [fileUNF].
Gable, T. D. et al. 2018. Weekly summer diet of gray wolves *Canis lupus* in northeastern Minnesota. – Am. Midl. Nat. 179: 15–27.
Garrott, R. A. et al. 2007. Evaluating prey switching in wolf–ungulate systems. – Ecol. Appl. 17: 1588–1597.
Gaynor, K. M. et al. 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. – Science 360: 1232–1235.
Musiani, M. et al. 2010. How humans shape wolf behavior in Banff and Kootenay National Parks, Canada. – Ecol. Model. 221: 2374–2387.
Nouvellet, P. et al. 2012. Noisy clocks and silent sunrises: measurement methods of daily activity pattern. – J. Zool. 286: 179–184.
O'Connell, A. F. et al. 2010. Camera traps in animal ecology: methods and analyses. – Springer Science & Business Media.
O'Donoghue, M. et al. 1997. Numerical responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle *Lepus americanus*. – Oikos 80: 150–162.
O'Donovan, S. A. et al. 2018. Intrapopulation variability in wolf diet revealed using a combined stable isotope and fatty acid approach. – Ecosphere 9: e02420.
Packer, C. et al. 2009. Sport hunting, predator control and conservation of large carnivores. – PLoS One 4: e5941.
Palomares, F. and Caro, T. M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. – Am. Nat. 153: 492–508.
Pickell, P. D. et al. 2015. The spatial patterns of anthropogenic disturbance in the western Canadian boreal forest following oil and gas development. – Can. J. For. Res. 45: 732–743.
Polis, G. A. et al. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 20: 297–330.
Post, D. M. et al. 2008. Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. – Ecology 89: 2019–2032.
Prugh, L. R. and Arthur, S. M. 2015. Optimal predator management for mountain sheep conservation depends on the strength of mesopredator release. – Oikos 124: 1241–1250.
Prugh, L. R. et al. 2009. The rise of the mesopredator. – Bioscience 59: 779–791.
Reynolds, J. and Tapper, S. 1996. Control of mammalian predators in game management and conservation. – Mammal Rev. 26: 127–155.
Ridout, M. S. and Linkie, M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. – J. Agric. Biol. Environ. Stat. 14: 322–337.
Ritchie, E. G. and Johnson, C. N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. – Ecol. Lett. 12: 982–998.

Lewis, K. P. et al. 2017. Manipulations of black bear and coyote affect caribou calf survival. – J. Wildl. Manage. 81: 122–132.
MacKenzie, D. I. et al. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. – Ecology 83: 2248–2255.
MacKenzie, D. I. et al. 2017. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. – Elsevier.
McKenzie, H. W. et al. 2012. How linear features alter predator movement and the functional response. – Interface Focus 2: 205–216.
MEG 2021. MEG Energy Corp Christina Lake Project. – <www.megenergy.com/operations/christina-lake-project>.
Meredith, M. and Ridout, M. 2014. Overview of the overlap package. – <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/vignettes/overlap.pdf>.
Merrill, S. B. and Mech, L. D. 2003. The usefulness of GPS telemetry to study wolf circadian and social activity. – Wildl. Soc. Bull. 31: 947–960.
Monterroso, P. et al. 2014. Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in southwestern Europe: implications for species coexistence. – Behav. Ecol. Sociobiol. 68: 1403–1417.
Steenweg, R. et al. 2017. Scaling-up camera traps: monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. – Front. Ecol. Environ. 15: 26–34.
Suraci, J. P. et al. 2019. Fear of humans as apex predators has landscape-scale impacts from mountain lions to mice. – Ecol. Lett. 22: 1578–1586.
Terborgh, J. et al. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. – Science 294: 1923–1926.
Theuerkauf, J. 2009. What drives wolves: fear or hunger? Humans, diet, climate and wolf activity patterns. – Ethology 115: 649–657.
Theuerkauf, J. et al. 2003. Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). – J. Wildl. Manage. 67: 706–716.
Todd, A. W. et al. 1981. Population ecology of coyotes during a fluctuation of snowshoe hares. – J. Wildl. Manage. 45: 629–640.
Treves, A. et al. 2016. Predator control should not be a shot in the dark. – Front. Ecol. Environ. 14: 380–388.
Urton, E. J. and Hobson, K. A. 2005. Intrapopulation variation in gray wolf isotope ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) profiles: implications for the ecology of individuals. – Oecologia 145: 316–325.
Vazquez, C. et al. 2019. Comparing diel activity patterns of wildlife across latitudes and seasons: time transformations using day length. – Methods Ecol. Evol. 10: 2057–2066.
Schenker, N. and Gentleman, J. F. 2001. On judging the significance of differences by examining the overlap between confidence intervals. – Am. Stat. 55: 182–186.
Schmitz, O. J. 2007. Predator diversity and trophic interactions. – Ecology 88: 2415–2426.
Schmitz, O. J. et al. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. – Ecol. Lett. 13: 1199–1209.
Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. – Science 185: 27–39.
Sergio, F. et al. 2005. Top predators and biodiversity. – Nature 436: 192–192.
Serrouya, R. et al. 2019. Saving endangered species using adaptive management. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 116: 6181–6186.
Shores, C. R. et al. 2019. Mesopredators change temporal activity in response to a recolonizing apex predator. – Behav. Ecol. 30: 1324–1335.
Sivy, K. J. et al. 2017. Fatal attraction? Intraguild facilitation and suppression among predators. – Am. Nat. 190: 663–679.
Soulé, M. E. et al. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. – Conserv. Biol. 2: 75–92.
Vilà, C. 1995. Observations on the daily activity patterns in the Iberian wolf. – In: Carbyn, L. N. et al. (eds), Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Inst., pp. 335–340.
Vors, L. S. and Boyce, M. S. 2009. Global declines of caribou and reindeer. – Global Change Biol. 15: 2626–2633.
Wam, H. K. et al. 2012. From overlooking to concealed: predator avoidance in an apex carnivore. – Eur. J. Wildl. Res. 58: 1001–1003.
Wang, Y. et al. 2015. Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. – Biol. Conserv. 190: 23–33.
Whittington, J. et al. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in Mountain Valleys. – Ecol. Appl. 15: 543–553.
Whittington, J. et al. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. – J. Appl. Ecol. 48: 1535–1542.
Wikenros, C. et al. 2014. Feeding under high risk of intraguild predation: vigilance patterns of two medium-sized generalist predators. – J. Mammal. 95: 862–870.
Wittische, J. et al. 2021. Community-level modelling of boreal forest mammal distribution in an oil sands landscape. – Sci. Total Environ. 755: 142500.
Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis, 4th edn. – Prentice Hall.