Mortalité néonatale chez le caribou des montagnes : schémas de prédation au début d'un programme de réduction du nombre de loups

Received: 3 August 2024 | Revised: 30 September 2025 | Accepted: 6 October 2025

DOI: 10.1002/jwmg.70143

THE JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT

THE WILDLIFE SOCIETY

RESEARCH ARTICLE

Neonate mortality in mountain caribou: Patterns of predation during onset of a wolf reduction program

Tazarve Gharajehdaghipour[1,2] | Marie Auger-Méthé[3,4] | A. Cole Burton[1,2]

Résumé

La mortalité des petits du caribou (*Rangifer tarandus*) pendant la période néonatale est généralement attribuée à la prédation, en particulier par les loups gris (*Canis lupus*). **Cependant**, la mortalité néonatale reste peu étudiée chez le caribou des montagnes, malgré l'augmentation des programmes de réduction du nombre de loups. Nous avons utilisé une méthode de déplacement basée sur les individus pour déduire la mortalité postnatale et néonatale à partir des données télémétriques des femelles adultes (78 individus-années), complétées par trois années de données provenant de pièges photographiques (89 caméras), afin d'examiner les changements dans les taux de mortalité néonatale, le moment et les lieux avant (2012-2014) et après (2020-2021) la réduction du nombre de loups, dans deux zones de mise bas (l'une accidentée, l'autre progressive) pour la sous-population Itcha-Ilgachuz en Colombie-Britannique, au Canada. Compte tenu de la différence probable dans le moment où les loups et les nouveau-nés se **chevauchent** entre les zones de mise bas, nous avons émis **l'hypothèse** que la prédation par les loups **s'ajouterait** aux autres sources de mortalité touchant généralement les nouveau-nés plus jeunes (par exemple, la prédation par les grizzlis [*Ursus arctos*]) dans la zone accidentée, mais qu'elle serait **compensatoire** dans la zone en pente douce. **En conséquence**, nous avons prédit que la réduction du nombre de loups augmenterait la survie et abaisserait l'âge moyen de mortalité des nouveau-nés dans la zone accidentée, avec des gains de survie plus faibles et un changement minime de l'âge moyen de mortalité dans la zone en pente douce. Après la réduction du nombre de loups, la survie a augmenté de 41% dans la zone accidentée, mais **n'a pas** amélioré dans la zone en pente douce, ce qui n'a pas entraîné d'augmentation globale de la survie au niveau de la sous-population. L'âge moyen de mortalité a diminué dans la zone accidentée, passant d'environ 14 jours à 8 jours, ce qui coïncide avec le pic de détection par caméra des grizzlis et des gloutons (*Gulo gulo*), et est resté à environ 9 jours dans la zone graduelle. Les mortalités avant la réduction du nombre de loups (c'est-à-dire celles plus susceptibles d'être causées par les loups) étaient plus fortement associées aux caractéristiques linéaires anthropiques et aux

fonds de vallée boisés. Nos résultats soulignent l'intérêt de prendre en compte les mécanismes spécifiques à l'habitat qui influencent la mortalité des faons et d'intégrer des approches indirectes pour combler les lacunes dans les connaissances sur la dynamique proie-prédateur.

MOTS-CLÉS : Caméra piège, *Canis lupus*, mortalité compensatoire, IBM, survie des juvéniles, parturition, contrôle des prédateurs, *Rangifer tarandus*, télémétrie, gestion des ongulés

INTRODUCTION

Le **taux de survie** des juvéniles est généralement l'un des facteurs déterminants les plus importants de la dynamique des populations d'ongulés (Gaillard et al. 1998). Les fluctuations temporelles importantes du taux de survie des juvéniles pendant la période néonatale peuvent influencer la trajectoire des populations (Gaillard et al. 2000, Raithel et al. 2007). Cette variabilité est attribuable à la plus grande vulnérabilité des nouveau-nés à un large éventail de facteurs biologiques et environnementaux interdépendants, tels que la prédation ciblant les juvéniles (Linnell et al. 1995), la privation nutritionnelle (Roffe et al. 1993), les agents pathogènes et les parasites (Tryland et Kutz 2018, Benedict et Barboza 2022) et les conditions météorologiques (Griffin et al. 2011, Bastille-Rousseau et al. 2016). Pour les petites populations, la variabilité de la survie des juvéniles pourrait augmenter le risque d'extinction, en particulier lorsqu'elle s'accompagne d'une faible survie des femelles adultes (Wittmer et al. 2013, Ahmad et al. 2023). Ces sources de mortalité peuvent interagir, produisant une **dynamique compensatoire** dans laquelle la suppression d'une source modifie le taux de mortalité causé par les sources restantes. **En revanche**, dans le cadre d'une **dynamique additive**, les sources de mortalité agissent indépendamment les unes des autres. Ainsi, la suppression d'une source n'affecte pas le taux de mortalité des autres (Heisey et Patterson 2006, Griffin et al. 2011).

Les populations de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) sont en **déclin** dans toute leur aire de répartition au Canada en raison de la perte généralisée d'habitat causée par les changements climatiques induits par l'homme et la perturbation du paysage (Festa-Bianchet et al. 2011, Latham et al. 2011*b*, Johnson et al. 2020, Stewart et al. 2020). **En conséquence**, leur statut est classé comme « menacé », « en voie de disparition » ou « préoccupant » en vertu de la Loi sur les espèces en péril (Environnement Canada 2012, 2014 ; Environnement et Changement climatique Canada 2020). Compte tenu de l'importance de la prédation pour la dynamique des populations de caribous (Seip 1992 ; Wittmer et al. 2005 ; Comité sur la situation des espèces en péril au Canada [COSEPAC] 2014*a, b*), la réduction du nombre de prédateurs, principalement les loups gris (*Canis lupus*), est la principale mesure de gestion mise en œuvre dans plusieurs sous-populations de caribous boréaux et des montagnes au Canada (Lamb et al. 2024). La réduction du recrutement des petits, qui peut résulter d'un faible taux de survie des nouveau-nés, a été documentée dans plusieurs sous-populations de caribous en déclin (Bergerud et Elliot 1986, Rettie et Messier 1998, Jenkins et Barten 2005) et peut constituer un facteur limitant (en plus du faible taux de survie des femelles) pour la croissance des troupeaux (Adams et al. 1995 ; Hebblewhite et al. 2007 ; DeCesare et al. 2012 ; COSEPAC 2014*a, b*). **Par conséquent**, il est essentiel d'évaluer l'effet de la réduction des prédateurs sur la survie des nouveau-nés et la manière dont la dynamique compensatoire peut influencer son efficacité afin de soutenir le rétablissement du caribou (Clark et Hebblewhite 2021).

L'ampleur de la dynamique compensatoire dans les populations de proies peut être influencée par les variations dans la composition par âge des individus tués par différentes sources de mortalité (Griffin et al. 2011, Gervasi et al. 2012). On sait qu'un large éventail de prédateurs s'attaquent aux nouveau-nés de caribous, notamment les loups (Bergerud et al. 1984, Bergerud et Page 1987, Sellers et al. 1999, Gustine et al. 2006), les coyotes (*Canis latrans* ; Mahoney et al. 2016, Mumma et al. 2019a), les grizzlis (*Ursus arctos* ; Bergerud et Page 1987, Young et McCabe 1997, Sellers et al. 1999), les ours noirs (*Ursus americanus* ; Pinard et al. 2012, Mumma et al. 2019a) et les gloutons (*Gulo gulo* ; Gustine et al. 2006, Lofroth et al. 2007).

Différentes espèces de prédateurs (et même des populations d'un même prédateur dans des contextes écologiques différents) s'attaquent aux nouveau-nés de caribous d'âges variés. Par exemple, les loups des zones de mise bas montagneuses au relief accidenté sont plus susceptibles de s'attaquer aux nouveau-nés de caribous plus âgés (c'est-à-dire âgés de plus de 14 jours ; Gustine et al. 2006) car ils se **chevauchent** principalement vers la fin de la période néonatale, lorsque les paires femelle-nouveau-né quittent les sites de mise bas (Figure 1). À l'inverse, dans les zones de mise bas au relief progressif, les loups peuvent avoir un chevauchement plus important avec les paires femelles-nouveau-nés et peuvent s'attaquer aux nouveau-nés plus jeunes (par exemple, 10 jours ; Adams et al. 1995). Ce **chevauchement** précoce peut se produire parce que ces zones sont plus accessibles aux loups et sont préférées par leurs proies principales, telles que l'orignal (*Alces alces* ; Whittington et al. 2004, Leblond et al. 2010, Peterson et al. 2021). Il a également été démontré que les coyotes s'attaquent aux nouveau-nés jeunes et plus âgés, selon le moment où ils se trouvent dans la même zone que les caribous en période de mise bas (Mumma et al. 2019*a*). **À l'inverse**, on a observé que les grizzlis, les ours noirs et les carcajous s'attaquent principalement aux nouveau-nés de caribous âgés de **moins** de 14 jours, car les nouveau-nés plus âgés sont généralement plus mobiles et donc moins vulnérables à la prédation par ces espèces (Adams et al. 1995, Gustine et al. 2006, Pinard et al. 2012, Mumma et al. 2019*a*). **De même**, la mortalité due à des causes autres que la prédation, telles que les agents pathogènes, touche principalement les jeunes nouveau-nés, souvent dans les jours qui suivent leur naissance (Tryland et Kutz 2018).

Bien qu'il ait été démontré que la réduction du nombre de loups améliore la survie des adultes et le recrutement annuel des petits dans certaines sous-populations de caribous (par exemple, Seip 1992, Hayes et al. 2003, Hervieux et al. 2014, Lamb et al. 2024), les preuves de ses effets sur la mortalité des nouveau-nés sont **limitées**, en particulier chez le caribou des montagnes (Seip et Cichowski 1996). **En effet**, les études sur la **mortalité néonatale** chez les caribous restent rares, en partie en raison de la difficulté à surveiller les nouveau-nés (Adams et al. 1995, Gustine et al. 2006, Lewis et al. 2017).

Nous avons examiné comment la réduction du nombre de loups a affecté le taux de mortalité, l'âge et la localisation des nouveau-nés à court terme dans l'aire de répartition du caribou Itcha-Ilgachuz, une sous-population de caribous des montagnes dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, au Canada (Figure 2). Le programme de réduction du nombre de loups a débuté en février 2020 et a été mis en œuvre chaque année depuis lors, en réponse à une baisse drastique de la taille totale du troupeau de caribous (de 2 800 individus en 2003 à 385 en 2019, informations complémentaires 4.2). En réponse aux activités de réduction du nombre de loups, la densité de loups est passée de 6,4 loups pour 1 000 km² en 2019 à 1,4

en 2020 et 1,3 en 2021 (ministère des Forêts, des Terres, des Opérations liées aux ressources naturelles et du Développement rural de la Colombie-Britannique [FLNRORD] 2021, Programme de rétablissement du caribou 2021*a*). Les caribous Itcha-Ilgachuz mettent bas dans deux zones distinctes, l'une au relief accidenté et l'autre au relief progressif, ce qui permet d'évaluer les effets du contexte paysager sur la mortalité compensatoire et, en fin de compte, l'efficacité de la réduction des prédateurs pour augmenter la survie des nouveau-nés dans cette sous-population.

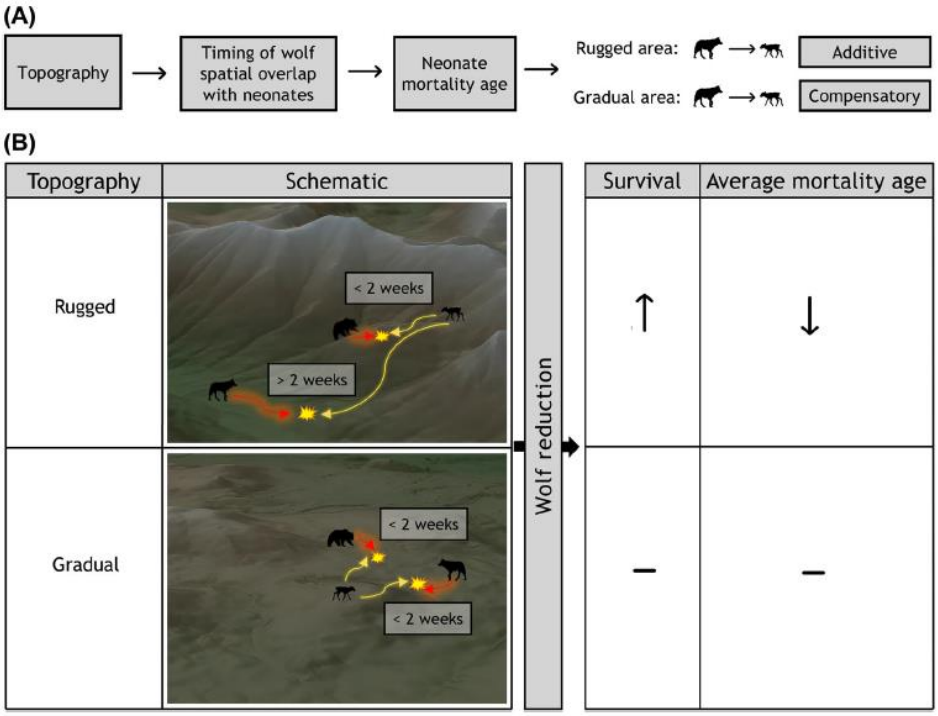

FIGURE 1. Diagramme hypothétique (**A**) et résumé graphique (**B**) montrant comment la topographie de la zone de mise bas influence le fait que la prédation des loups sur les nouveau-nés soit **additive** ou **compensatoire** par rapport à d'autres sources de mortalité, en fonction du moment où les nouveau-nés (depuis leur naissance) rencontrent les prédateurs pendant la saison de mise bas (du 15 mai au 15 juillet). Dans les zones accidentées, l'accès précoce des loups aux nouveau-nés est limité ; ainsi, le chevauchement entre les loups et les nouveau-nés se produit lorsque ces derniers sont plus âgés et moins vulnérables aux autres prédateurs (représentés ici par les grizzlis, qui tuent généralement les nouveau-nés plus jeunes). En conséquence, la prédation par les loups **devrait** être **additive**, la réduction du nombre de loups augmentant la survie et abaissant l'âge moyen de mortalité. Dans les zones en pente douce, le chevauchement entre les loups et les nouveau-nés se produit plus tôt. **Ainsi,** la prédation par les loups **devrait** être **plus compensatoire,** et la réduction du nombre de loups devrait entraîner un changement minime dans la survie des nouveau-nés et l'âge moyen de mortalité

Nous avons **prédit** que la survie des nouveau-nés réagirait plus positivement à la réduction du nombre de loups dans les zones de mise bas au relief plus accidenté que dans celles au relief plus progressif. Dans les paysages accidentés, nous nous attendions à ce que la prédation par les loups soit indépendante de la mortalité causée par d'autres sources et, par conséquent, à ce qu'elle représente une source de mortalité largement **additive**. Dans les paysages en pente douce, nous nous attendions à ce que la mortalité causée par les loups et d'autres sources soit potentiellement plus compensatoire (Figure 1). **En effet**, dans les zones accidentées, les loups ne côtoient les nouveau-nés que lorsque ceux-ci sont plus âgés et moins vulnérables à d'autres sources de mortalité, telles que les ours et les gloutons, qui tuent généralement les nouveau-nés plus jeunes. La réduction du nombre de loups dans les zones accidentées devrait donc augmenter la survie des nouveau-nés plus âgés et diminuer l'âge moyen de mortalité. **En revanche**, dans les zones en pente douce, les loups peuvent cohabiter avec les caribous pendant toute la période néonatale, ce qui leur permet de

s'attaquer aux nouveau-nés plus jeunes et crée un **potentiel** de **compensation** plus important après la réduction du nombre de loups, en raison de l'augmentation de la mortalité causée par d'autres sources. Nous nous attendons donc à ce que la réduction du nombre de loups dans les zones en pente douce entraîne une amélioration moindre de la survie des nouveau-nés et des changements minimes dans l'âge moyen de mortalité. Nous nous attendions à ce que les sites de mortalité des nouveau-nés avant la réduction du nombre de loups soient plus fortement associés aux caractéristiques de l'habitat généralement utilisées par les loups, telles que les fonds de vallée boisés (Bergerud et al. 1984, Bergerud et Page 1987, Matteson 1992, Paquet et al. 1996, Apps et al. 2020, Peterson et al. 2021), les caractéristiques linéaires anthropiques (Whittington et al. 2005, Dickie et al. 2017, DeMars et Boutin 2018) et les basses altitudes (Roffler et al. 2018).

ZONE D'ÉTUDE

Le troupeau de caribous Itcha-Ilgachuz fait partie du groupe nordique de la population de caribous des montagnes du Sud. Son aire de répartition principale s'étend sur 11 000 km² sur le plateau Chilcotin, dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, et comprend principalement un terrain plat entrecoupé des chaînes de montagnes Itcha et Ilgachuz (Wood et Kienle 1992, ministère de la Protection de l'eau, des terres et de l'air 2002 ; Figure 2). La chaîne Ilgachuz est plus élevée et plus accidentée (altitude maximale = 2 410 m ; densité topographique marginale au 90e centile = 0,67), tandis que la chaîne Itcha est plus basse, avec des collines légèrement vallonnées (altitude maximale = 2 368 m ; densité topographique marginale au 90e centile = 0,33 ; informations complémentaires 1). Pendant la saison de mise bas (de mi-mai à mi-juillet), les femelles se dispersent à travers ces chaînes de montagnes. La plupart des caribous se trouvent à haute altitude (au-dessus de 1 800 m) au début de la période de mise bas, souvent seuls avec leurs nouveau-nés (Cichowski 1989). L'aire de répartition hivernale-estivale de haute altitude (aire de répartition de haute altitude ; Figure 2), qui comprend les zones de mise-bas d'Itcha (progressive) et d'Ilgachuz (accidentée), se caractérise par une végétation clairsemée sur des pentes rocheuses balayées par le vent et des zones mésiques dominées par le bouleau nain (*Betula glandulosa*) et la fétuque de l'Altaï (*Festuca altaica* ; Himmer et Power 1999). Les basses altitudes font place à une zone subalpine de type parkland avec des krummholz et des parcelles de prairies sèches et humides (Coupé et al. 1991). À la fin du mois de juin, les femelles et leurs nouveau-nés forment des regroupements post-mise bas (Cichowski 1989 ; informations complémentaires S2.3). En été (de juillet à mi-septembre), certains caribous se dispersent dans des zones d'été de basse altitude (Figure 2) caractérisées par des forêts ouvertes de pins tordus (*Pinus contorta*) avec des hybrides d'épinettes blanches × Engelmann (*Picea glauca* × *engelmanni*) et des peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*) dans des parcelles humides (Cichowski 1989, Youds et al. 2002). Les incendies fréquents et le climat sec et froid ont façonné l'aire de répartition de cette sous-population, tout comme l'exploitation forestière et les infestations de dendroctones du pin ponderosa (*Dendroctonus ponderosae*) (Sagar et Waterhouse 2015, Nagy-Reis et al. 2021, Maltman et al. 2024).

En 2021, 10% de l'aire de répartition estivale de basse altitude avait été exploitée, contre 1% de l'aire de répartition de haute altitude. Au cours du siècle dernier, les incendies de forêt ont brûlé 27% de l'aire de répartition estivale de basse altitude et 11% de l'aire de répartition de haute altitude (Tjaden-McClement et al. 2025). Les prédateurs communs des nouveau-nés de

caribous présents dans les zones de mise bas comprennent les loups, les grizzlis, les ours noirs, les coyotes et les gloutons (Tjaden-McClement et al. 2025).

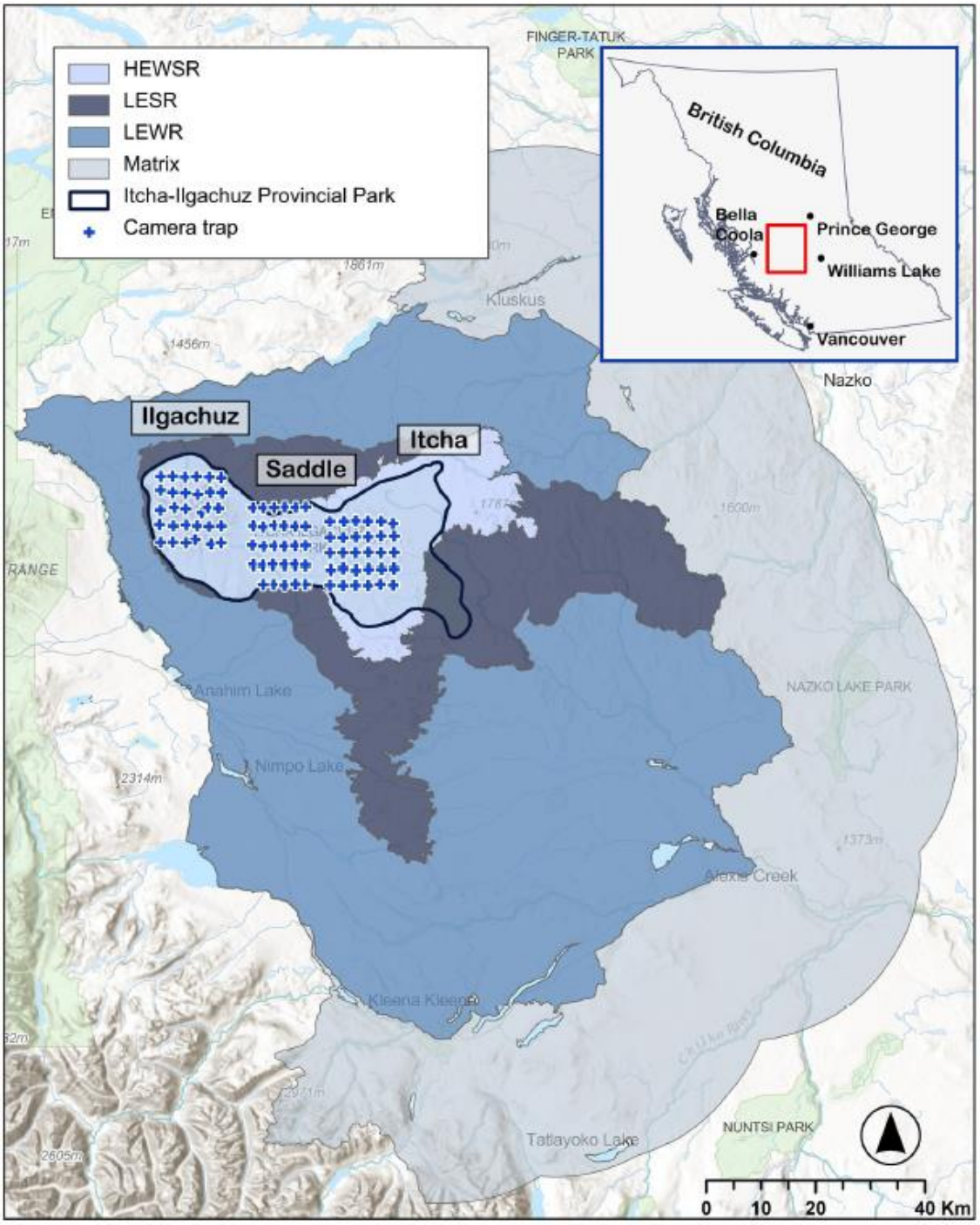

FIGURE 2. Les aires de répartition principales et secondaires du caribou d'Itcha-Ilgachuz, ainsi que la répartition des pièges photographiques déployés dans leur aire de mise bas, dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, au Canada. L'aire de répartition principale comprend l'aire de répartition hivernale-estivale de haute altitude (HEWSR), l'aire de répartition estivale de basse altitude (LESR) et l'aire de répartition hivernale de basse altitude (LEWR). Ilgachuz et Itcha représentent respectivement les zones de mise-bas accidentées et progressives

METHODES

Données télémétriques et modèle de déplacement des caribous

Nous avons utilisé les données GPS de 101 caribous femelles adultes équipés de colliers dans le troupeau Itcha-Ilgachuz, recueillies entre 2012 et 2014 et entre 2018 et 2021 dans le cadre d'un programme de surveillance des sous-populations mené par le ministère de l'Eau, des

Terres et de la Gestion des ressources de la Colombie-Britannique. Les caribous ont été capturés à l'aide d'un filet lancé depuis un hélicoptère et équipés de colliers GPS (Vectronic Vertex Lite, Berlin, Allemagne ; Lotek Lifecycle, Newmarket, Ontario, Canada ; ATS G2110, Advanced Telemetry Stems, Isanti, MN, États-Unis). Pour les données de 2012-2014 (c'est-à-dire les colliers ATS), l'intervalle de localisation était de 4 heures. Pour les données de 2018 à 2021, l'intervalle de localisation des colliers Lotek était de 12 heures, tandis que pour les colliers Vectronic, il était de 4 heures de mai à mi-juillet et de 12 heures le reste de l'année pour la plupart des individus, à l'exception de 5 individus en 2021, qui avaient des intervalles de localisation de 2 heures de février à juillet.

Pour déduire les cas de parturition et de mortalité néonatale, nous avons utilisé la méthode basée sur les individus (IBM) pour analyser la **longueur moyenne des pas** (distance euclidienne entre deux positions GPS consécutives) et identifier les points de rupture, qui représentent des changements brusques et distincts dans les schémas de déplacement (DeMars et al. 2013). La méthode prend en compte trois modèles de déplacement : **1**) la femelle n'a pas mis bas ; **2**) la femelle a mis bas et le nouveau-né a survécu jusqu'à l'âge de 4 semaines, et **3**) la femelle a mis bas et a perdu son nouveau-né dans les 4 semaines (c'est-à-dire mortalité néonatale). Les longueurs de pas dans ces modèles ont une distribution exponentielle, le paramètre d'échelle représentant la longueur moyenne des pas. Pour les caribous qui ne mettent pas bas (ou qui donnent naissance à des petits mort-nés ; Walker et al. 2021), le paramètre d'échelle est constant dans le temps. Le paramètre d'échelle pour les femelles qui mettent bas diminue soudainement pendant la parturition par rapport à sa moyenne antérieure. Cette baisse soudaine est considérée comme le premier point de rupture, et l'enregistrement GPS au début du pas associé est lié au moment et au lieu de la mise bas. Si un nouveau-né survit, le paramètre d'échelle augmente linéairement jusqu'à ce que le nouveau-né atteigne un taux de déplacement indiscernable de celui des adultes. Si un nouveau-né est perdu, le paramètre d'échelle augmente soudainement pour revenir à la moyenne d'avant la mise-bas. Cette augmentation soudaine de la longueur des pas est considérée comme le deuxième point de rupture, et l'enregistrement GPS au début du pas associé représente le moment et le lieu estimés de la mortalité du nouveau-né. Ces modèles sont ensuite comparés entre eux à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC ; Burnham et Anderson 2002). Les estimations de la parturition et de la mortalité néonatale dérivées de l'IBM sont très précises, à condition que les hypothèses du modèle soient respectées (DeMars et al. 2013 ; Cameron et al. 2018 ; Bonar et al. 2018, 2020 ; Walker et al. 2021), et ont déjà été utilisées pour le caribou des montagnes centrales (Nobert et al. 2016). Afin d'améliorer la méthode originale, nous avons apporté une petite modification au code IBM afin d'améliorer sa capacité à détecter les points de rupture en présence de données manquantes. Dans notre version (informations complémentaires 2.4 ; https://github.com/MarieAugerMethe/Babybou_IBM), les points de rupture peuvent se produire à tout moment (c'est-à-dire y compris pendant les lacunes dans les données télémétriques), alors que la version précédente ne prenait en compte que les moments où les données sur la longueur des pas étaient disponibles.

Nous avons limité notre analyse aux positions GPS enregistrées entre le 15 mai et le 15 juillet (inclus), période qui correspond à la saison de mise bas typique du troupeau Itcha-Ilgachuz et d'autres caribous des montagnes (Gustine et al. 2006, Griffiths et al. 2011). À partir d'un échantillon initial de 136 individus-années, nous avons supprimé 50 individus-années en

raison de taux de localisation incomplets (c'est-à-dire ≤ 20 localisations par mois [ce qui comprenait tous les colliers Lotek, représentant toutes les données de 2018], aucune localisation en juin ou juillet, ou ≤ 50% du taux de localisation prévu en juin ; Tableau S2.1.1). Par la suite, nous avons exclu les emplacements à faible précision (c'est-à-dire les positions déterminées avec <4 satellites ou <3 dimensions pour les données de 2012-2014, et les positions avec des valeurs de dilution de précision ≥ 6 pour les données de 2019-2021), ce qui a donné des taux de positionnement moyens >90% pour toutes les années (informations complémentaires 2.1). Nous avons structuré les emplacements GPS de chaque femelle en une série chronologique à l'aide du package adehabitatLT (Calenge et al. 2023). Les corrections GPS ne sont souvent pas obtenues à l'intervalle de temps exact auquel les colliers sont programmés pour enregistrer ces corrections, nous avons donc autorisé des écarts allant jusqu'à un dixième de l'intervalle de correction (c'est-à-dire 24 minutes et 12 minutes pour des intervalles de 4 heures et 2 heures, respectivement). Nous avons omis 8 individus qui ont mis bas et sont restés en dehors de l'aire de répartition d'Itcha-Ilgachuz pendant la saison de mise bas (c'est-à-dire ceux des aires de répartition des caribous Rainbows, Charlotte Alplands et Tweedsmuir). Comme le modèle IBM a tendance à surestimer la mortalité néonatale (DeMars et al. 2013), pour les individus pour lesquels le modèle de mortalité néonatale avait l'AIC le plus bas, mais se situait à moins de 2 unités ΔAIC du modèle de survie néonatale plus parcimonieux (n = 9), nous avons relancé le modèle IBM avec une saison de mise bas légèrement prolongée (1er mai-15 juillet). Cette approche a donné des résultats plus concluants pour tous les individus sauf deux (c'est-à-dire qu'un modèle plus parcimonieux a été sélectionné ou que le modèle de mortalité néonatale est resté le modèle le plus performant, mais avec un AIC réduit, ce qui a donné un ΔAIC > 2 par rapport au modèle de survie). Nous avons exclu les deux individus restants des analyses ultérieures, car l'IBM n'était pas concluant pour prédire les événements de mortalité néonatale pour ces individus. Compte tenu des taux de gestation élevés chez le caribou des bois (Rettie et Messier 1998, Gustine et al. 2007, Adams et al. 2019), nous avons relancé l'IBM avec une saison de mise bas prolongée (1er mai-15 juillet) pour les individus pour lesquels le modèle sans mise bas avait l'AIC le plus bas, mais se situait à moins de 2 unités ΔAIC des deux autres modèles concurrents (n = 3). Cet ajustement a entraîné un changement de modèle pour les trois individus : l'un a été reclassé comme survie néonatale et deux comme mortalité néonatale. Trois individus avaient des dates de mise bas postérieures au 15 juin, soit plus tard que la période habituelle de mise bas chez le caribou des montagnes (Nobert et al. 2016 ; Tableau S5.1.2). Bien que des mises-bas tardives aient été signalées chez les caribous (Bonar et al. 2017), les mouvements non indépendants dus aux regroupements de caribous fin juin-début juillet pourraient entraîner de faibles taux de déplacement, ce qui pourrait conduire l'IBM à déduire à tort une mise bas (DeMars et al. 2013 ; informations complémentaires 2.3 ; Tableau S3.2). Afin de minimiser ce risque, nous avons relancé l'IBM en avançant légèrement la saison de mise bas (1er mai-15 juillet) afin de déterminer si une date de mise bas plus précoce serait reconnue. Cet ajustement n'a pas permis de détecter une date de mise bas plus précoce. Nous avons donc relancé l'IBM en repoussant la saison de mise bas (15 mai-31 juillet) afin de garantir une fenêtre d'au moins un mois après l'événement de mise-bas déduit. Notre ensemble de données final comprenait 78 individus-années (Tableau S2.1.2). Pour les tests spécifiques à chaque zone de mise bas (voir les sections « Taux de survie des nouveau-nés » et « Âge de mortalité des nouveau-nés » ci-dessous), nous avons exclu les individus qui ont mis bas en dehors du cœur de ces zones en omettant les individus dont la mise-bas a eu lieu

en dehors de la zone de haute altitude (n = 5 ; Figure 2). **Enfin**, nous avons validé nos résultats IBM à l'aide des données issues de cinq années de relevés aériens (2012, 2014, 2019-2021 ; informations complémentaires 2.2).

Approche de modélisation

Taux de survie des nouveau-nés

Afin de tester nos hypothèses concernant la relation entre les taux de survie des nouveau-nés et la réduction du nombre de loups dans les zones de mise bas, nous avons comparé la proportion de femelles en parturition ayant des nouveau-nés survivants avant et après la réduction du nombre de loups pour l'ensemble des données et séparément pour chaque zone de mise bas. Nous avons utilisé des tests de permutation pour effectuer cette analyse (package infer ; Couch et al. 2021). Afin de générer une distribution nulle en partant du principe que la survie était indépendante de la réduction du nombre de loups, nous avons réattribué aléatoirement la réduction du nombre de loups (c'est-à-dire oui ou non) 10 000 fois et recalculé la différence entre les proportions de survie (après la réduction du nombre de loups - avant) pour chaque permutation comme statistique de test. Nous avons ensuite calculé la valeur P comme la proportion de statistiques de test permutées supérieures ou égales à la différence observée. Nous avons utilisé le bootstrapping (n = 10 000) pour estimer les intervalles de confiance pour la différence entre les proportions de survie.

Alors que le gouvernement provincial a utilisé les données de 2019 comme référence pour évaluer les changements dans la survie des nouveau-nés à la suite de la réduction du nombre de loups (Caribou Recovery Program 2021*b*), les pourcentages de nouveau-nés sont restés stables à environ 26% entre les années 1980 et 2017, avant de chuter brusquement à 10-11% en 2018 et 2019 (Dodd 2017, FLNRORD 2018*a*, Shores 2019). La cause de la forte baisse des pourcentages de nouveau-nés en 2018-2019 reste incertaine, car rien n'indique une augmentation de l'abondance des prédateurs ou de l'utilisation des aires de mise bas des caribous au cours de ces années (informations complémentaires 4.1 ; FLNRORD 2018*b*). Afin d'évaluer les changements dans la survie des nouveau-nés par rapport à la période de stabilité à long terme et au déclin plus marqué, nous avons comparé la période suivant le début de la réduction du nombre de loups (2020-2021) aux périodes 2012-2014 et 2019 séparément. **Cependant**, nous n'avons pas comparé 2019 et 2020-2021 pour chaque zone de mise bas individuellement, car l'échantillon était trop petit en 2019 (n = 7).

En plus de nos tests de permutation, nous avons également ajusté des modèles linéaires mixtes généralisés binomiaux (GLMM) afin de comparer les taux de survie des nouveau-nés avant et après le début de la réduction du nombre de loups dans les deux zones de mise bas. Nous avons inclus les GLMM afin de fournir des estimations complémentaires de la taille de l'effet et des intervalles de confiance, tout en tenant compte des mesures répétées avec une interception aléatoire pour l'identification des caribous (informations complémentaires S5.2).

Âge de mortalité des nouveau-nés

Afin d'examiner l'impact de la réduction du nombre de loups sur l'âge de mortalité des nouveau-nés, nous avons utilisé un GLMM pour comparer l'âge de mortalité après la réduction du nombre de loups (2020-2021) avec celui observé pendant la période de référence stable avant la réduction du nombre de loups (2012-2014). Nous avons utilisé une distribution gamma et une fonction de liaison logarithmique pour tenir compte de l'âge comme variable de réponse avec des valeurs strictement positives. Nous avons inclus

l'identifiant du caribou comme interception aléatoire pour tenir compte des individus pour lesquels nous disposions de données sur plusieurs années. Nous avons exclu un individu-année en raison de deux lacunes d'environ un jour chacune dans les localisations fixes au cours de la semaine de la date estimée de mise bas, ce qui rendait le moment de la mise bas déduit et, par conséquent, l'âge de mortalité peu fiables. Nous n'avons pu tester les changements dans l'âge de mortalité que pour la zone de mise bas accidentée, car la taille de l'échantillon avant la réduction du nombre de loups (c'est-à-dire 2012-2014) dans la zone de mise bas progressive était faible (n = 3).

Nous avons calculé l'âge de mortalité en soustrayant la date de mise bas estimée par l'IBM de la date de mortalité néonatale estimée par l'IBM. Idéalement, nous modéliserions l'âge de mortalité néonatale en fonction de l'abondance des loups dans les zones de mise bas. Cependant, comme l'abondance des loups n'a pas été suffisamment surveillée en 2012-2014, nous avons utilisé deux approches pour représenter son évolution dans le temps. Notre approche principale a utilisé un indicateur catégoriel de réduction du nombre de loups, codé « non » pour 2012-2014 et « oui » pour 2020-2021. Pour compléter cela, nous avons effectué une analyse supplémentaire dans laquelle nous avons estimé l'abondance relative des loups au cours des deux périodes à l'aide d'estimations régionales de la densité des loups et de données provenant de pièges photographiques (informations complémentaires 4.1).

Lieu de mortalité des nouveau-nés

Afin de tester notre hypothèse selon laquelle les caractéristiques de l'habitat des lieux de mortalité des nouveau-nés ont changé après le début de la réduction du nombre de loups, nous avons construit une série de modèles linéaires généralisés (GLM), modélisant si les mortalités se sont produites pendant la période de référence stable avant la réduction du nombre de loups (2012-2014 ; donc plus susceptibles d'être causées par la prédation des loups) ou après (2020-2021) comme variable de réponse de Bernoulli (1 = avant, 0 = après) en fonction des variables environnementales et topographiques supposées être associées à l'utilisation des loups. **Plus précisément**, nous avons inclus la densité des fonds de vallée boisés et la présence de caractéristiques linéaires anthropiques, toutes deux mesurées dans un rayon de 2,4 km autour de chaque lieu de mortalité (reflétant la limite supérieure de détection sensorielle des loups ; Mech et al. 2015), ainsi que l'altitude du lieu de mortalité. Nous avons utilisé l'inventaire des ressources végétales de la Colombie-Britannique (Forest Analysis and Inventory Branch 2024) pour identifier les zones boisées et avons appliqué l'algorithme de reconnaissance de formes de Jasiewicz et Stepinski (2013) via le package whitebox (Lindsay 2016, Wu et Brown 2022) afin de dériver la morphologie du fond de vallée à partir d'un modèle numérique d'élévation (MNE ; taille des pixels = 25 m ; GeoBC 2014). Les fonds de vallée boisés ont ensuite été identifiés là où les zones boisées intersectaient les fonds de vallée. Dans notre zone d'étude, les sentiers de randonnée, les pistes pour véhicules tout-terrain et les sentiers équestres étaient les types de caractéristiques linéaires dominants. Nous avons obtenu des données géospatiales pour les caractéristiques linéaires (Backroad Mapbooks 2021 ; K. Williams, ministère de l'Environnement et des Parcs de la Colombie-Britannique, communication personnelle) et avons limité ces caractéristiques aux sections situées dans des zones boisées ou des zones non boisées à végétation dense, car les mouvements de la faune sont moins entravés dans les zones ouvertes, ce qui réduit la nécessité d'utiliser des sentiers (Gregovich et al. 2025). Nous avons calculé l'altitude à partir du MNT à l'aide du package raster (Hijmans 2023).

Au départ, nous avons essayé de modéliser nos données sur les lieux de mortalité à l'aide de GLMM (c'est-à-dire que nous avons laissé les interceptions varier en fonction de l'identifiant du caribou) ; **cependant**, en raison du nombre limité d'individus ayant perdu leurs nouveau-nés pendant plusieurs années, ces modèles n'ont pas convergé. Nous avons donc supprimé la variable aléatoire de nos modèles. Nous avons ajusté les modèles en utilisant toutes les combinaisons additives des variables prédictives sans termes d'interaction.

Pour les analyses de l'âge et de l'emplacement de la mortalité des nouveau-nés, nous avons mis en œuvre nos GLM ou GLMM dans le package glmmTMB (Brooks et al. 2017). Avant l'ajustement des modèles, nous avons vérifié la multicolinéarité potentielle entre les variables à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson avec un seuil de 0,7 (Dormann et al. 2013) et du facteur d'inflation de la variance avec une valeur seuil de 3 (Zuur et al. 2010), et nous avons centré et mis à l'échelle (moyenne = 0, écart-type = 1) les variables continues. Nous avons évalué et classé les modèles à l'aide du package MUMin (Barton 2023), en utilisant le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AIC_c ; Burnham et Anderson 2002). Pour le ou les meilleurs modèles selon l'AIC_c, nous avons estimé le pouvoir explicatif du modèle en calculant à la fois le R^2 marginal et conditionnel sur la base de Nakagawa et al. (2017) pour les GLMM (âge de la mortalité néonatale) et Nagelkerke (1991) pour les GLM (lieu de la mortalité néonatale), via le package performance (Lüdecke et al. 2021). Nous avons évalué les hypothèses et l'ajustement du modèle à l'aide de graphiques diagnostiques des résidus dans le package DHARMa (Hartig 2022). **De plus**, pour l'analyse de la localisation de la mortalité néonatale, nous avons calculé la précision prédictive des modèles AIC les mieux classés à l'aide d'une validation croisée k-fold (k = 5) et d'un bootstrapping (n = 1 000) via le package performance (Lüdecke et al. 2021), et en créant une matrice de confusion entre les observations prédites et les observations réelles (package caret ; Kuhn 2008).

Pour toutes les analyses, nous présentons nos résultats en utilisant le langage des preuves (Muff et al. 2022), qui repose sur une interprétation progressive des valeurs *p* plutôt que sur une classification dichotomique de la significativité. Nous avons effectué toutes les analyses à l'aide du logiciel statistique R (R Core Team 2024).

Enquête par pièges photographiques

En septembre 2020, environ six mois après le lancement du programme de réduction du nombre de loups, nous avons déployé 89 pièges photographiques Reconyx HP2X (Reconyx, Holmen, WI, États-Unis) dans le cadre d'un plan d'échantillonnage systématique sur trois grilles de 29 à 30 caméras chacune, couvrant la zone de haute altitude qui englobe à la fois les zones de mise-bas progressives et accidentées et la zone de Saddle, située à plus basse altitude, qui les relie (Figure 2). Les grilles étaient rectangulaires et couvraient environ 200 km², la plupart des caméras étant espacées de manière régulière d'environ 2,6 km (≥1,4 km). Nous avons installé les pièges photographiques à environ 0,5-1 m au-dessus du sol, sur un arbre ou un trépied situé à environ 3-5 m du point de détection prévu, perpendiculairement à la direction de déplacement attendue, afin de maximiser la détection des mammifères de taille moyenne à grande. Les caméras ont été réglées pour enregistrer une photo à chaque déclenchement par un mouvement, sans délai entre les déclenchements successifs, et pour enregistrer une photo en accéléré chaque jour à midi afin de quantifier l'effort de la caméra

en l'absence de déclenchements par un mouvement. Les caméras ont été revisitées à l'automne 2021 et 2022 pour récupérer les images. Nous avons identifié les images d'animaux par espèce et avons enregistré leur âge et leur sexe dans la mesure du possible (informations complémentaires 3.1). Afin de réduire l'influence des images répétées des mêmes individus sur une courte période, nous avons organisé les données en événements de détection indépendant, définis comme des images consécutives de la même espèce (classées en outre par âge et/ou sexe lorsque cela était possible) au même emplacement de caméra, séparées par le minimum conventionnel de 30 minutes (Burton et al. 2015, Tjaden-McClement et al. 2025). Nous avons ensuite calculé le nombre d'individus de la même espèce (classés par âge et/ou sexe lorsque cela était possible) dans chaque événement de détection indépendant. Pour chaque grille, nous avons calculé les taux de comptage pour 100 jours de caméra (appelés « **taux de comptage** » à partir de ce point) en additionnant les comptages pour chaque espèce (éventuellement ventilés par âge et sexe) sur toutes les caméras de la grille, en les divisant par l'effort (c'est-à-dire le nombre de jours de caméra active) et en les multipliant par 100. Nous avons considéré qu'une caméra était fonctionnellement active lorsqu'elle fonctionnait, qu'elle était orientée vers l'élément d'intérêt et qu'elle n'était pas complètement obstruée par la neige, comme déterminé à partir des photos prises en accéléré.

Nous avons résumé les taux de comptage des caribous, des prédateurs nouveau-nés et des proies principales des loups, à savoir les orignaux, les cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) et les cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*), ainsi que le moment de la détection des caribous et des prédateurs nouveau-nés afin de vérifier s'ils correspondaient aux estimations de l'IBM concernant les changements du taux de mortalité et de l'âge des nouveau-nés dans les deux zones de mise bas. **De plus**, nous avons utilisé les données des caméras de plusieurs façons comme source d'information supplémentaire. Nous avons intégré la taille maximale des meutes de loups détectées par les caméras (informations complémentaires 3) dans l'analyse supplémentaire de la mortalité des nouveau-nés par âge (décrite ci-dessus). Nous avons également calculé le pourcentage de nouveau-nés pour 100 femelles pendant la saison de mise bas 2021 afin de le comparer à l'estimation IBM pour la même année (informations complémentaires 5.5). **Enfin**, nous avons comparé l'abondance relative des nouveau-nés dans les deux zones de mise bas pendant la saison de mise bas 2021 afin de vérifier si elle correspondait à la proportion estimée par l'IBM de caribous mettant bas dans chaque zone de mise bas en 2021 (informations complémentaires 5.5).

RESULTATS

Taux de survie des nouveau-nés

Dans l'ensemble de la sous-population (c'est-à-dire les deux zones de mise-bas combinées), la proportion moyenne de femelles en période de mise bas était de 0,97 (fourchette = 0,86-1) pour toutes les années, et les individus ont montré une **grande fidélité** à leur zone de mise bas (informations complémentaires 5.1). Les proportions de femelles parturientes avec des nouveau-nés survivants étaient de 0,36 (8 sur 22) en 2012-2014, de 0 sur 6 en 2019 et de 0,49 (23 sur 47) en 2020-2021 (Tableau 1). Dans la zone de mise bas accidentée, plus précisément, les proportions de femelles parturientes ayant donné naissance à des nouveau-nés survivants étaient de 0,15 (2 sur 13) en 2012-2014, de 0 sur 4 en 2019 et de 0,56 (14 sur 25) en 2020-2021. **Enfin**, dans la zone de mise bas progressive, les proportions de femelles parturientes ayant donné naissance à des nouveau-nés survivants étaient de 0,63 (5 sur 8) en 2012-2014, de 0 sur 2 en 2019 et de 0,44 (8 sur 18) en 2020-2021. Bien que nous ayons

détecté une augmentation de la survie globale des nouveau-nés (c'est-à-dire en combinant les données des deux zones de mise bas) après le début de la réduction du nombre de loups (2020-2021) par rapport à 2019 (P = 0,03, IC à 95% $_{\text{différence de survie}}$ = [0,35, 0,63]), nous n'avons trouvé **aucune** preuve d'une augmentation de la survie des nouveau-nés par rapport à 2012-2014 (P = 0,24, IC à 95% $_{\text{de la différence de survie}}$ = [-0,13, 0,37]). Nous avons trouvé des preuves modérées d'une augmentation du taux de survie après le début de la réduction du nombre de loups par rapport à 2012-2014 dans la zone de mise bas accidentée (P = 0,02, IC à 95% $_{\text{de la différence de survie}}$ = [0,12, 0,67]), mais aucune preuve d'une augmentation de la survie dans la zone de mise bas progressive (P = 0,90, intervalle de confiance à 95% $_{\text{pour la différence de survie}}$ = [-0,59, 0,26]). L'analyse GLMM a produit des résultats cohérents avec ceux rapportés ci-dessus à partir de l'analyse de permutation (Tableau S5.2.1).

TABLEAU 1. Résumé des résultats relatifs à la mortalité maternelle et néonatale estimés à l'aide de la version modifiée de la méthode individuelle (IBM ; DeMars et al. 2013) appliquée aux données télémétriques des caribous d'Itcha-Ilgachuz pendant les saisons de mise-bas (15 mai-15 juillet) de 2012-2014 et 2019-2021 dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, au Canada

Year	Proportion non-parturient (count)	Proportion neonate survived (count)	Proportion neonate lost (count)
All collared caribou			
2012	0.00 (0)	0.30 (3)	0.70 (7)
2013	0.00 (0)	0.20 (1)	0.80 (4)
2014	0.00 (0)	0.57 (4)	0.43 (3)
2019	0.14 (1)	0.00 (0)	0.86 (6)
2020	0.08 (1)	0.46 (6)	0.46 (6)
2021	0.03 (1)[a]	0.47 (17)	0.50 (18)
Rugged calving area (Ilgachuz)[b]			
2012	0.00 (0)	0.00 (0)	1.00 (5)
2013	0.00 (0)	0.00 (0)	1.00 (3)
2014	0.00 (0)	0.40 (2)	0.60 (3)
2019	0.20 (1)	0.00 (0)	0.80 (4)
2020	0.11 (1)	0.56 (5)	0.33 (3)
2021	0.00 (0)	0.53 (9)	0.47 (8)
Gradual calving area (Itcha)[b]			
2012	0.00 (0)	0.50 (2)	0.50 (2)
2013	0.00 (0)	0.50 (1)	0.50 (1)
2014	0.00 (0)	1.00 (2)	0.00 (0)
2019	0.00 (0)	0.00 (0)	1.00 (2)
2020	0.00 (0)	0.33 (1)	0.67 (2)
2021	0.00 (0)	0.47 (7)	0.53 (8)

[a]This non-parturient individual remained in the low-elevation winter range and did not travel to the calving ground. Thus, it is not included in the summary of results specific to each calving area.

[b]Five individuals calved outside the high-elevation range. Thus, they were not included in the summary of results specific to each calving area.

TABLEAU 2. Résultats de la sélection des modèles basés sur le critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) pour les modèles linéaires généralisés candidats décrivant les lieux de mortalité des nouveau-nés de caribous d'Itcha-Ilgachuz avant (2012-2014) et après (2020-2021) le début de la réduction du nombre de loups, en relation avec les covariables topographiques et environnementales dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, au Canada

Predictor variables	df	Log-likelihood	ΔAIC_c	AIC_c weight
Treed valley bottom area + trail	3	−12.23	0.00	0.61
Treed valley bottom area + trail + elevation	4	−12.21	2.50	0.18
Treed valley bottom area	2	−14.83	2.82	0.15
Treed valley bottom area + elevation	3	−14.75	5.03	0.05
Trail	2	−17.44	8.02	0.01
Trail + elevation	3	−17.44	10.41	0.00
Intercept-only	1	−22.91	16.73	0.00
Elevation	2	−22.73	18.60	0.00

Âge de mortalité des nouveau-nés

Nous avons trouvé des preuves solides que l'âge estimé par IBM des nouveau-nés au moment de leur mortalité **diminuait** avec la réduction du nombre de loups dans la zone de mise bas accidentée ($n_{2012\text{-}2014}$ = 10, moyenne$_{2012\text{-}2014}$ = 13,70, SD$_{2012\text{-}2014}$ = 4,38 ; M$_{2020\text{-}2021}$ = 11, moyenne$_{2020\text{-}2021}$ = 8,02, écart-type$_{2020\text{-}2021}$ = 4,19 ; β = -0,53, SE = 0,20, P < 0,01 ; estimations du modèle complet dans le Tableau S5.3.1). Le modèle incluant la réduction du nombre de loups comme variable explicative avait un AIC_c inférieur à celui du modèle à interception seule (AIC_c = 2,61 ; Tableau S5.3.2) et expliquait 28% de la variabilité de l'âge de mortalité (R^2 marginal = 0,28, R^2 conditionnel = 0,28). Nous avons obtenu des résultats similaires à partir de l'analyse remplaçant la variable catégorielle « réduction du nombre de loups » par la variable numérique « changement dans l'abondance relative des loups » (Tableaux S5.3.3 et $5.3.4).

Bien que nous n'ayons pas pu modéliser l'effet de la réduction du nombre de loups sur l'âge de mortalité des nouveau-nés dans la zone de mise bas progressive en raison de la petite taille de l'échantillon, l'âge médian et moyen de mortalité avant (médiane = 7,67, moyenne = 9,17, écart-type = 7,69) et après (médiane = 7,63, moyenne = 9,97, écart-type = 6,40) le début de la réduction du nombre de loups étaient similaires.

Lieu de mortalité des nouveau-nés

Nous avons observé un **changement** dans les caractéristiques de l'habitat des lieux de mortalité des nouveau-nés après le début de la réduction du nombre de loups. Le modèle le mieux classé incluait la présence de vallées boisées et de sentiers (Tableau 2). Il existait des preuves modérées que les mortalités antérieures à la réduction du nombre de loups, et donc plus susceptibles d'être associées à la prédation par les loups, étaient liées à des caractéristiques linéaires et à une plus grande couverture des vallées boisées. Les probabilités de telles mortalités étaient environ 9 fois plus élevées en présence de caractéristiques linéaires (β = 2,22, SE = 1,05, P = 0,03) et environ 6 fois plus élevées par augmentation de 1 km^2 des fonds de vallée boisés (β = 1,88, SE = 0,76, P = 0,01 ; les estimations complètes du modèle sont présentées dans le Tableau 5.4.1) par rapport aux mortalités après la réduction du nombre de loups. Le modèle le mieux classé a démontré une forte capacité prédictive à l'aide des méthodes de validation croisée k-fold (aire sous la courbe [AUC] moyenne = 94%, AUC CI = 88%-100%) et de bootstrapping (AUC moyenne = 92%, AUC CI = 82%-99%). La précision du modèle était de 86% (IC à 95% = 71%-95%), surpassant le modèle nul (P < 0,01, taux d'information nul = 67%), et identifiant correctement 88% et 83% des cas de mortalité néonatale avant et après la réduction du nombre de loups, respectivement.

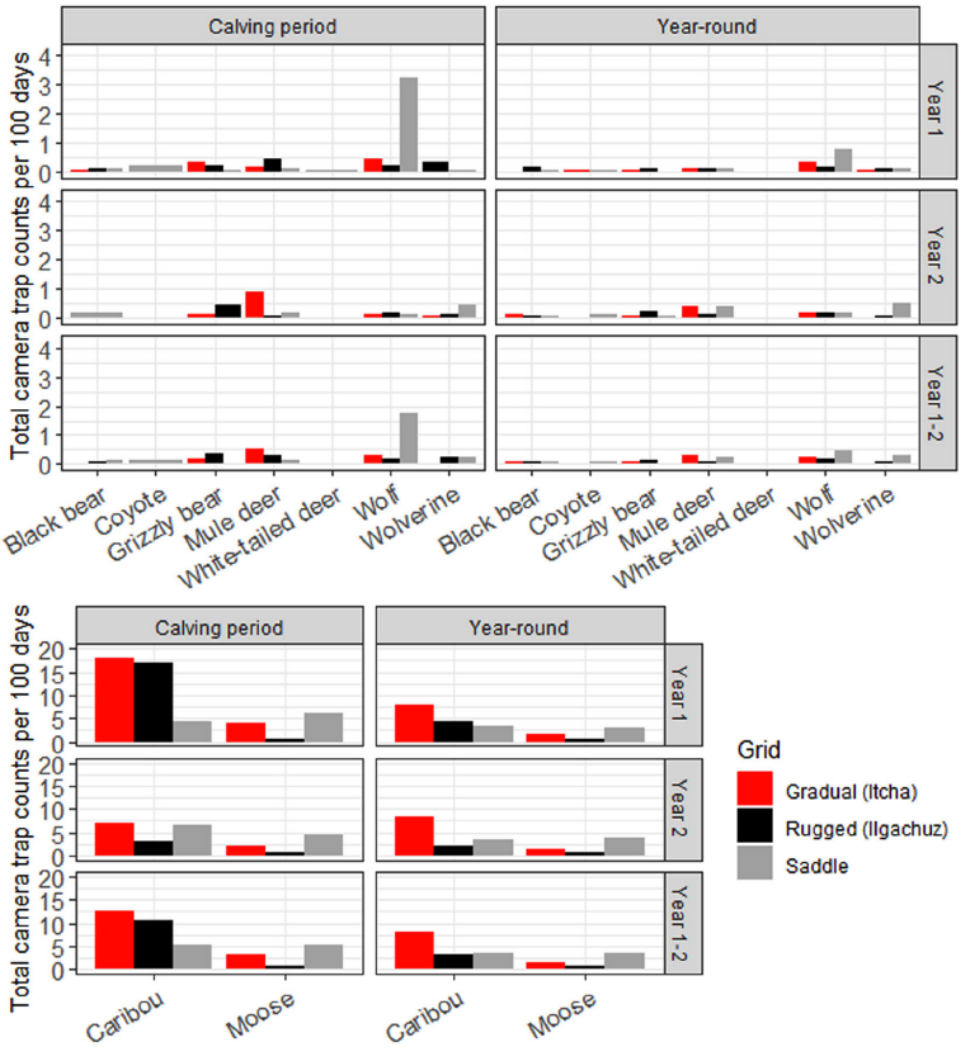

FIGURE 3. Résumé des taux de comptage indépendants par pièges photographiques des espèces ciblées, en utilisant un seuil d'indépendance de 30 minutes, sur 3 grilles dans les aires de mise bas des caribous d'Itcha-Ilgachuz, dans le centre-ouest de la Colombie-Britannique, au Canada, pendant les saisons de mise bas 2021 (année 1) et 2022 (année 2) (15 mai-15 juillet) et tout au long de l'année (année 1 : septembre 2020-septembre 2021 ; année 2 : septembre 2021-septembre 2022). Les détections pour chaque année sont présentées séparément et combinées (années 1-2). Veuillez noter que les caribous et les orignaux sont affichés dans un panneau séparé en raison de leurs taux de comptage plus élevés par rapport aux autres espèces, afin de faciliter la visualisation

Enquête par pièges photographiques

L'enquête par pièges photographiques menée sur le lieu de mise bas a permis de détecter 2 175 occurrences indépendantes d'espèces ciblées sur 53 544 jours de surveillance. Des prédateurs de nouveau-nés ont été détectés dans les trois grilles (Figure 3). Pendant la saison de mise bas, les taux de recensement des loups étaient également faibles (c'est-à-dire < 5 détections au total en 2 saisons de mise bas) dans chaque zone de mise bas (c'est-à-dire les grilles Itcha et Ilgachuz ; Figure 2). Pendant la période de mise bas, les taux de recensement des grizzlis et des carcajous étaient respectivement 1,5 et 8 fois plus élevés dans la zone de mise bas accidentée que dans la zone de mise bas progressive. Pendant la saison de mise bas, les taux de recensement des ours noirs dans les zones de mise bas étaient faibles, et aucun coyote n'a été détecté dans ces zones. Les taux de recensement des orignaux et des cerfs mulets pendant la période de mise bas étaient respectivement 5 et 2 fois plus élevés dans la zone de mise bas progressive que dans la zone accidentée. Aucun cerf à queue blanche n'a été détecté dans les zones de mise bas pendant la période de mise bas.

Pendant la saison de mise bas, des loups ont été détectés dès la fin juin dans les zones de mise bas (Tableau S3.3). Après le retrait des loups en février de chaque année, des détections ont eu lieu dès la mi-mars dans la zone de mise bas progressive et à la fin juin dans la zone accidentée. La date médiane de détection des loups était début juillet pour les deux zones de mise bas pendant la saison de mise bas. Les dates médianes de détection des carcajous et des grizzlis étaient début à mi-juin.

DISCUSSION

Malgré des études récentes montrant des réactions prometteuses de la population de caribous face à la réduction du nombre de loups dans le sud des montagnes, grâce à une augmentation du taux de survie des adultes et du taux annuel de recrutement des petits (par exemple, Lamb et al. 2024), nous n'avons trouvé aucune preuve d'une augmentation globale de la survie des nouveau-nés dans la sous-population Itcha-Ilgachuz (c'est-à-dire les deux zones de mise-bas combinées) immédiatement après le début de la réduction du nombre de loups par rapport à la période précédente, au cours de laquelle la survie des nouveau-nés était restée stable à long terme. **Conformément** à notre hypothèse, nos résultats suggèrent que la topographie de la zone de mise bas a influencé la façon dont la survie des nouveau-nés a réagi à la réduction du nombre de loups, probablement par le biais d'une **mortalité compensatoire**.

Dans la zone de mise bas accidentée, la survie des nouveau-nés a augmenté après la réduction du nombre de loups, ce qui suggère que la suppression des loups n'a pas entraîné de forte mortalité compensatoire à court terme et que la prédation par les loups s'est donc principalement ajoutée aux autres sources de mortalité des nouveau-nés. **En outre**, l'âge moyen des nouveau-nés au moment de leur mortalité a diminué, ce qui indique que la mortalité restante est due à d'autres sources présumées, telles que des espèces non canidées ou des sources non prédatrices. **À l'inverse**, dans la zone de mise bas caractérisée par une topographie progressive, la survie des nouveau-nés ne s'est pas améliorée après la réduction du nombre de loups (et a même légèrement diminué), ce qui suggère qu'il y a eu une mortalité compensatoire (c'est-à-dire que les nouveau-nés qui auraient péri à cause de la prédation des loups ont plutôt été perdus à cause d'autres sources de mortalité). **De plus**, l'âge moyen de mortalité ne semblait pas avoir changé dans la zone de mise bas en pente douce. Par ailleurs, l'absence d'amélioration de la survie des nouveau-nés dans la zone de mise bas en pente douce pourrait refléter une **recolonisation plus rapide** de cette zone par les loups après les réductions annuelles, car un terrain plus doux peut faciliter l'accès par rapport aux zones accidentées (Whittington et al. 2004, Peterson et al. 2021, Seip 2021). **Cependant**, nous avons trouvé peu d'éléments à l'appui de cette explication : les taux de recensement des loups à l'aide de pièges photographiques pendant la saison de mise bas étaient similaires dans les deux zones de mise bas (malgré des taux de recensement plus élevés pour les orignaux et les cerfs mulets dans la zone de mise bas progressive ; informations complémentaires 5.5).

Nos résultats corroborent les recherches antérieures sur les schémas temporels distincts de la prédation des nouveau-nés de caribous dans les zones de mise bas alpines accidentées. À l'instar des conclusions de la seule autre étude sur les nouveau-nés de caribous des montagnes (Troupeau de Pink Mountain ; Gustine et al. 2006), où les caribous en période de mise bas utilisaient principalement des zones de mise bas alpines accidentées, l'âge moyen de mortalité des nouveau-nés au cours du premier mois de vie était d'environ 15 jours, **aucune** prédation par les loups n'ayant été enregistrée sur les nouveau-nés de moins de 18 jours. Dans notre

étude, l'âge de mortalité des nouveau-nés dans la zone de mise bas accidentée avant la réduction du nombre de loups était d'environ 14 jours, puis il est passé à environ 8 jours après le début de la réduction du nombre de loups. Ce passage à un âge de mortalité plus jeune après la réduction du nombre de loups, qui reflète probablement les mortalités dues à des causes autres que les loups, correspondait également au **pic de détection** par caméra des grizzlis et des gloutons entre début et mi-juin, alors que la plupart des nouveau-nés étaient âgés de 1 à 2 semaines. Nos résultats sont donc compatibles avec l'idée généralement admise selon laquelle l'âge des nouveau-nés d'ongulés limite souvent leur prédation par ces espèces (Adams et al. 1995, Jenkins et Barten 2005, Gustine et al. 2006, Griffin et al. 2011, Mumma et al. 2019*a*, Ordiz et al. 2020). Bien que nos détections de loups dans les zones de mise bas aient été limitées pendant la saison de mise bas (en raison de leur réduction annuelle en février), le moment plus tardif des détections de loups par les caméras dans la zone de mise bas accidentée (début juillet) par rapport aux grizzlis et aux carcajous était également conforme à notre prédiction. **Cependant**, nos détections de loups (dont la plupart concernaient des individus solitaires reflètent probablement les mouvements de loups de passage ou en cours de recolonisation plutôt que ceux de meutes établies, qui peuvent présenter des schémas d'utilisation de l'habitat différents (Roffler et Gregovich 2018), car notre étude par pièges photographiques a commencé après le lancement du programme annuel de réduction du nombre de loups.

Les caribous des montagnes restent souvent dispersés à des altitudes plus élevées pendant 2 à 3 semaines après la mise-bas, comme stratégie anti-prédateurs (Bergerud et al. 1984, Barten et al. 2001). Environ trois semaines après la mise-bas, les besoins de lactation maximaux incitent les femelles à se regrouper dans des habitats plus riches en fourrage, tels que les fonds de vallée (Robbins 1983, Oftedal 1985, Gjostein et al. 2004). Conformément à ce schéma, d'après nos détections par caméra, les caribous de notre étude sont souvent restés dispersés (c'est-à-dire 1 femelle adulte avec 1 nouveau-né) au début de la saison de mise bas, la date médiane des détections par caméra pour les groupes (c'est-à-dire composés d'au moins 1 femelle adulte et 2 nouveau-nés) étant le 25 juin 2021 (Tableau S3.2), soit environ 3 semaines après la date médiane de mise bas (3 juin 2021 ; Tableau S5.1.2). Les proies deviennent généralement plus visibles pour les loups lorsqu'elles forment des groupes (Hebblewhite et Pletscher 2002). **Ainsi**, le moment de la formation des groupes sur notre site d'étude correspond à celui rapporté par Gustine et al. (2006), qui ont signalé que la prédation par les loups dans les zones accidentées ne se produisait qu'après que les nouveau-nés aient atteint l'âge de 18 jours au moins.

Conformément à notre prédiction, les lieux de mortalité des nouveau-nés avant la réduction du nombre de loups étaient plus étroitement liés aux caractéristiques de l'habitat généralement utilisées par les loups, en particulier les sentiers anthropiques et les fonds de vallée boisés. L'accès accru des prédateurs aux habitats des caribous via des éléments linéaires anthropiques tels que les chemins forestiers, les lignes sismiques et les sentiers peut réduire la séparation spatiale entre les caribous et leurs prédateurs (Paquet et al. 2010, Whittington et al. 2011, Dickie et al. 2017, Mumma et al. 2019*b*). Cela peut entraîner une baisse des taux de survie et rapprocher les sites de mortalité des éléments anthropiques, tant pour les caribous adultes que pour les nouveau-nés (DeMars et Boutin 2018, Apps et al. 2020, McKay et al. 2021) et d'autres nouveau-nés d'ongulés (Johnson-Bice et al. 2023). Dans les régions montagneuses, les loups utilisent principalement les fonds de vallée proches de la limite

forestière ou à l'intérieur des zones boisées, où se trouvent généralement leurs proies principales (Bergerud et al. 1984, Bergerud et Page 1987, Matteson 1992, Paquet et al. 1996, Apps et al. 2020, Peterson et al. 2021).

De plus, les fonds de vallée sont définis comme des zones comprenant un cours d'eau ou un lit de rivière et la plaine inondable adjacente (Wheaton et al. 2015, Fryirs et al. 2016). La plupart des sentiers anthropiques dans notre zone d'étude suivent également des rivières dans des zones boisées ou à végétation dense. **Ainsi**, l'association entre les lieux de mortalité plus probablement causée par les loups (c'est-à-dire les mortalités antérieures à la réduction du nombre de loups) et les fonds de vallée boisés et les sentiers anthropiques pourrait également refléter l'utilisation des **cours d'eau** par les loups, ce qui correspond à la littérature antérieure (Latham et al. 2011*a*, Lesmerises et al. 2012, Newton et al. 2017). L'utilisation des cours d'eau par les loups reflète leur valeur en tant que **corridors de déplacement** (Dickie et al. 2020) et l'importance des castors (*Castor canadensis*) dans leur alimentation au printemps et en été (Tremblay et al. 2001, Peterson et Ciucci 2003, Latham et al. 2013, Gable et al. 2016).

Nous reconnaissons que nos conclusions sur l'efficacité de la réduction du nombre de loups pour augmenter la survie des nouveau-nés de caribous des montagnes sont basées sur une seule sous-population, avec une zone de mise bas de chaque type (c'est-à-dire accidentée et progressive), et reflètent des résultats à court terme. **À ce titre**, nous suggérons que nos travaux soulignent la nécessité de tester comment le contexte écologique proie-prédateur affecte la dynamique de mortalité compensatoire sur un plus grand nombre de sous-populations et sur des durées plus longues de réduction du nombre de loups. **En outre**, nous reconnaissons que l'échantillon de caribous équipés d'un collier avant la réduction du nombre de loups était petit et que le fait de s'appuyer sur des modèles plutôt que sur des observations directes de la survie a pu influencer nos résultats. Notre approche supposait également des taux de prédation constants des nouveau-nés par des prédateurs autres que les loups et un changement minimal dans la répartition des caribous dans les zones de mise bas, ce qui a pu influencer davantage nos conclusions (informations supplémentaires 5.5).

Les tests de validation ont démontré une grande précision de classification au niveau individuel et une concordance entre les pourcentages de nouveau-nés pour 100 femelles et les estimations des relevés aériens au niveau des sous-populations (informations complémentaires 2.2.2). **De plus**, l'augmentation de 41% de la survie des nouveau-nés dans la zone de mise bas accidentée après la réduction du nombre de loups, estimée par notre modèle IBM, est très similaire à la seule autre estimation disponible sur le terrain de la mortalité des nouveau-nés de caribous des montagnes causée par les loups dans les terrains accidentés (36% ; Gustine et al. 2006). Nous suggérons donc que l'IBM est une méthode efficace pour estimer les taux de mise bas et de survie des nouveau-nés chez le caribou des montagnes, étant donné que les plages de paramètres et les saisons de mise-bas sont bien spécifiées et que les données télémétriques sont de haute qualité (informations complémentaires 2). Nous recommandons que les améliorations méthodologiques futures intègrent l'incertitude entourant les estimations dérivées de l'IBM en tirant parti des mesures de sensibilité et de spécificité, telles que celles présentées dans cette étude et dans DeMars et al. (2013).

IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

Le rétablissement du caribou reste un défi majeur en matière de conservation au Canada, le contrôle des prédateurs, en particulier la réduction du nombre de loups, étant couramment utilisé pour améliorer la survie des adultes et des petits. Dans la sous-population de caribous des montagnes Itcha-Ilgachuz, nos résultats suggèrent que la topographie des zones de mise bas pourrait influencer l'efficacité de la réduction du nombre de loups pour augmenter la survie des nouveau-nés en influençant le potentiel de mortalité compensatoire. D'après nos résultats, la survie des nouveau-nés a augmenté dans la zone de mise bas accidentée, mais pas dans la zone en pente douce, ce qui n'a pas entraîné de gain global au niveau de la sous-population en termes de survie des nouveau-nés à court terme. Ces tendances suggèrent que, pour les nouveau-nés d'Itcha-Ilgachuz, la prédation par les loups s'est largement ajoutée aux autres sources de mortalité dans la zone accidentée, mais a probablement été compensée par d'autres sources de mortalité dans la zone en pente douce. Étant donné que les caribous (y compris la sous-population Itcha-Ilgachuz) font preuve d'une grande fidélité à leur zone de mise-bas, ces résultats divergents soulignent l'importance potentielle des mécanismes spécifiques à l'habitat qui déterminent la mortalité des petits et suggèrent qu'une intervention unique (par exemple, la réduction du nombre de loups) peut ne pas avoir le même effet sur toutes les stratégies de mise-bas. Nous recommandons que les recherches futures identifient les caractéristiques de l'habitat qui pourraient limiter les avantages de la réduction du nombre de loups en raison de la compensation par d'autres sources de mortalité. Nous suggérons également que les futures interventions de gestion visant la survie des nouveau-nés soient adaptées au contexte écologique des zones de mise bas.

REFERENCES

Adams, L. G., R. Farnell, M. P. Oakley, T. S. Jung, L. L. Larocque, G. M. Lortie, J. Mclelland, M. E. Reid, G. H. Roffler, and D. E. Russell. 2019. Evaluation of maternal penning to improve calf survival in the Chisana caribou herd. Wildlife Monographs 204:5–46. https://doi.org/10.1002/wmon.1044

Adams, L. G., F. J. Singer, and B. W. Dale. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. Journal of Wildlife Management 59:584–594. https://doi.org/10.2307/3802467

Ahmad, K., M. Mirelli, S. Charoo, P. Nigam, Q. Qureshi, R. Y. Naqash, and S. Focardi. 2023. Is the hangul *Cervus hanglu hanglu* in Kashmir drifting towards extinction? Evidence from 19 years of monitoring. Oryx 57:585–591. https://doi.org/10.1017/S0030605323000686

Apps, C. D. 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, Victoria, Canada.

Backroad Mapbooks. 2021. Cariboo Chilcotin Coast BC: Adventure Topographic Maps & Guide. Backroad Maps, Coquitlam, British Columbia, Canada.

Barten, N. L., R. T. Bowyer, and K. J. Jenkins. 2001. Habitat use by female caribou: tradeoffs associated with parturition. Journal of Wildlife Management 65:77–92.

Bartoń, K. 2023. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.47.1. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn

Bastille-Rousseau, G., J. A. Schaefer, K. P. Lewis, M. A. Mumma, E. H. Ellington, N. D. Rayl, S. P. Mahoney, D. Pouliot, and D. L. Murray. 2016. Phase-dependent climate–predator interactions explain three decades of variation in neonatal caribou survival. Journal of Animal Ecology 85:445–456. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12466

Benedict, B. M., and P. S. Barboza. 2022. Adverse effects of Diptera flies on northern ungulates: Rangifer, Alces, and Bison. Mammal Review 52:425–437. https://doi.org/10.1111/mam.12287

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. https://doi.org/10.1139/z84-229

Bergerud, A. T., and J. P. Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 64:1515–1529. https://doi.org/10.1139/z86-226

Bergerud, A. T., and J. P. Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 64:1515–1529. https://doi.org/10.1139/z86-226

Bergerud, A. T., and R. E. Page. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. Canadian Journal of Zoology 65:1597–1606. https://doi.org/10.1139/z87-249

Bonar, M., M. P. Laforge, and E. Vander Wal. 2017. Observation of a $p < 10–9$ life-history event: implications of record-late caribou birth on ungulate reproductive ecology and field studies. Canadian Journal of Zoology 95:133–137.

Bonar, M., E. H. Ellington, K. P. Lewis, and E. V. Wal. 2018. Implementing a novel movement-based approach to inferring parturition and neonate caribou calf survival. PLOS ONE 13:e0192204. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192204

Bonar, M., K. P. Lewis, Q. M. R. Webber, M. Dobbin, M. P. Laforge, and E. Vander Wal. 2020. Geometry of the ideal free distribution: individual behavioural variation and annual reproductive success in aggregations of a social ungulate. Ecology Letters 23:1360–1369. https://doi.org/10.1111/ele.13563

British Columbia Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development [FLNRORD]. 2018*a*. Itcha-Ilgachuz and Rainbow Caribou Herd Population and Habitat Information. https://a100.gov.bc.ca/pub/acat/documents/r54951/ItchaandRainbowcaribouherdinformation_1541116628869_1116541210.pdf

British Columbia Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development [FLNRORD]. 2018*b*. Predator management in support of the Itcha-Ilgachuz caribou herd.

British Columbia Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development [FLNRORD]. 2021. Wolf reduction in support of Itcha-Ilgachuz caribou recovery: Year 2 summary report.

Brooks, M. E., K. Kristensen, K. J. Van Benthem, A. Magnusson, C. W. Berg, A. Nielsen, H. J. Skaug, M. Machler, and B. M. Bolker. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. The R Journal 9:378–400.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, New York, USA. https://doi.org/10.1007/b97636

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. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12432

Calenge, C., S. Dray, and M. Royer. 2023. adehabitatLT: analysis of animal movements. https://CRAN.R-project.org/package=adehabitatLT

Cameron, M. D., K. Joly, G. A. Breed, L. S. Parrett, and K. Kielland. 2018. Movement-based methods to infer parturition events in migratory ungulates. Canadian Journal of Zoology 96:1187–1195. https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0314

Caribou Recovery Program. 2021*a*. Predator management to support caribou recovery: 2020–2021 summary. British Columbia Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development, 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

Caribou Recovery Program. 2021*b*. Predator reduction background. British Columbia Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development, Victoria, Canada. https://engage.gov.bc.ca/caribou/background-2/

Cichowski, D. B. 1989. Seasonal movements, habitat use, and winter feeding ecology of woodland caribou in west-central British Columbia. Thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada. https://doi.org/10.14288/1.0098119

Clark, T. J., and M. Hebblewhite. 2021. Predator control may not increase ungulate populations in the future: a formal meta-analysis. Journal of Applied Ecology 58:812–824. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13810

Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC]. 2014*a*. COSEWIC assessment and status report on the caribou (*Rangifer tarandus*), Newfoundland population, Atlantic-Gaspésie population and boreal population, in Canada. COSEWIC, Ottawa, Canada. https://www.sararegistry.gc.ca/virtual_sara/files/cosewic/sr_Caribou_NF_Boreal_Atlantic_2014_e.pdf

Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC]. 2014*b*. COSEWIC assessment and status report on the caribou (*Rangifer tarandus*), northern mountain population, central mountain population and southern mountain population in Canada. COSEWIC, Ottawa, Canada. https://www.registrelep-sararegistry.gc.ca/virtual_sara/files/cosewic/sr_Caribou_Northern_Central_Southern_2014_e.pdf

Couch, S. P., A. P. Bray, C. Ismay, E. Chasnovski, B. S. Baumer, and M. Çetinkaya-Rundel. 2021. infer: an R package for tidyverse-friendly statistical inference. Journal of Open Source Software 6:3661. https://doi.org/10.21105/joss.03661

Coupé, R., A. C. Stewart, and B. M. Wikeem. 1991. Engelmann spruce–subalpine fir zone. Chapter 15 *in* D. V. Meidinger and J. Pojar, editors. Ecosystems of British Columbia. Special Report Series No. 6. British Columbia Ministry of Forests, Victoria, British Columbia, Canada. https://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/docs/srs/srs06.htm

DeCesare, N. J., M. Hebblewhite, M. Bradley, K. G. Smith, D. Hervieux, and L. Neufeld. 2012. Estimating ungulate recruitment and growth rates using age ratios. Journal of Wildlife Management 76:144–153. https://doi.org/10.1002/jwmg.244

DeMars, C. A., M. Auger-Méthé, U. E. Schlägel, and S. Boutin. 2013. Inferring parturition and neonate survival from movement patterns of female ungulates: a case study using woodland caribou. Ecology and Evolution 3:4149–4160. https://doi.org/10.1002/ece3.785

DeMars, C. A., and S. Boutin. 2018. Nowhere to hide: effects of linear features on predator–prey dynamics in a large mammal system. Journal of Animal Ecology 87:274–284. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12760

Dickie, M., S. R. McNay, G. D. Sutherland, M. Cody, and T. Avgar. 2020. Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. Journal of Animal Ecology 89: 623–634. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13130

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. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12732

Dodd, N. L. 2017. Population Status of the Itcha-Ilgachuz Northern Caribou Herd 2014-2015: summary of the 2014 Post-Calving Survey. Ecosystem Information Section, Ministry of Environment and Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations, Wildlife Section, Victoria, British Columbia, Canada. http://a100.gov.bc.ca/pub/siwe/details.do?projectId=5502&surveyId=32871&pagerOffset=0

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. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x

Environment and Climate Change Canada. 2020. Amended recovery strategy for the woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), Boreal Population, in Canada (Species at Risk Act Recovery Strategy Series). Environment Canada, Ottawa, Canada. https://wildlife-species.canada.ca/species-risk-registry/virtual_sara/files/plans/Rs-CaribouBorealeAmdMod-v01-2020Dec-Eng.pdf

Environment Canada. 2012. Management Plan for the Northern Mountain Population of Woodland Caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Canada (Species at Risk Act Management Plan Series). Environment Canada, Ottawa, Canada. https://www.sararegistry.gc.ca/virtual_sara/files/plans/mp_woodland_caribou_northern_mountain_population_e.pdf

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, Canada. https://www.registrelep-sararegistry.gc.ca/virtual_sara/files/plans/rs_woodland%20caribou_bois_s_mtn_0614_e.pdf

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. https://doi.org/10.1139/z11-025

Forest Analysis and Inventory Branch. 2024. VRI - Forest Vegetation Composite Rank 1 Layer (R1). British Columbia Ministry of Forests, Victoria, Canada. https://open.canada.ca/data/en/dataset/2ebb35d8-c82f-4a17-9c96-612ac3532d55

Fryirs, K. A., J. M. Wheaton, and G. J. Brierley. 2016. An approach for measuring confinement and assessing the influence of valley setting on river forms and processes. Earth Surface Processes and Landforms 41:701–710. https://doi.org/10.1002/esp.3893

Gable, T. D., S. K. Windels, J. G. Bruggink, and A. T. Homkes. 2016. Where and how wolves (*Canis lupus*) kill beavers (*Castor canadensis*). PLOS ONE 11:e0165537.

Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends in Ecology & Evolution 13:58–63. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01237-8

Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, N. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 31:367–393. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367

GeoBC. 2014. Digital Elevation Model for British Columbia—CDED – 1:250,000. GeoBC, Victoria, British Columbia, Canada. https://catalogue.data.gov.bc.ca/dataset/digital-elevation-model-for-british-columbia-cded-1-250-000.

Gervasi, V., E. B. Nilsen, H. Sand, M. Panzacchi, G. R. Rauset, H. C. Pedersen, J. Kindberg, P. Wabakken, B. Zimmermann, J. Odden, et al. 2012. Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore–ungulate systems in Scandinavia. Journal of Animal Ecology 81:443–454. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01928.x

Gjøstein, H., Ø. Holand, and R. B. Weladji. 2004. Milk production and composition in reindeer (*Rangifer tarandus*): effect of lactational stage. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 137:649–656. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2004.01.002

Gregovich, D. P., G. H. Roffler, and C. M. Prokopenko. 2025. Vegetation influences wolf fine-scale habitat selection and movement rate in a logged coastal rainforest. Oecologia 207:40. https://doi.org/10.1007/s00442-025-05677-5

Griffin, K. A., M. Hebblewhite, H. S. Robinson, P. Zager, S. M. Barber-Meyer, D. Christianson, S. Creel, N. C. Harris, M. A. Hurley, D. H. Jackson, et al. 2011. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. Journal of Animal Ecology 80:1246–1257. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01856.x

Griffiths, F. M. V. 2011. Modelling the population dynamics of the Itcha-Ilgachuz caribou herd to determine the effects of removals for translocation. Thesis, Simon Fraser University, Burnaby, Canada. https://summit.sfu.ca/item/11241

Gustine, D. D., K. L. Parker, and D. C. Heard. 2007. Using ultrasound measurements of rump fat to assess nutritional condition of woodland caribou in northern British Columbia, Canada. Rangifer 27:249. https://doi.org/10.7557/2.27.4.351

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. https://doi.org/10.2193/0084-0173(2006)165[1:CSOWCI]2.0.CO;2

Hartig, F. 2022. DHARMa: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa

Hayes, R. D., R. Farnell, R. M. P. Ward, J. Carey, M. Dehn, G. W. Kuzyk, A. M. Baer, C. L. Gardner, and M. O'Donoghue. 2003. Experimental reduction of wolves in the Yukon: ungulate responses and management implications. Wildlife Monographs 152:1–35. https://www.jstor.org/stable/3830836

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 27:79–91. https://doi.org/10.7557/2.27.4.322

Hebblewhite, M., and D. H. Pletscher. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. Canadian Journal of Zoology 80:800–809. https://doi.org/10.1139/z02-059

Heisey, D. M., and B. R. Patterson. 2006. A review of methods to estimate cause-specific mortality in presence of competing risks. Journal of Wildlife Management 70:1544–1555. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[1544:AROMTE]2.0.CO;2

Hervieux, D., M. Hebblewhite, D. Stepnisky, M. Bacon, and S. Boutin. 2014. Managing wolves (*Canis lupus*) to recover threatened woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. Canadian Journal of Zoology 92:1029–1037. https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0142

Hijmans, R. 2023. raster: geographic data analysis and modeling. https://CRAN.R-project.org/package=raster

Himmer, S., and D. Power. 1999. Wildlife species habitat models and final wildlife suitability ratings for the Itcha-Ilgachuz Area. Ministry of Environment, Lands and Parks, Victoria, British Columbia, Canada.

Jasiewicz, J., and T. F. Stepinski. 2013. Geomorphons — a pattern recognition approach to classification and mapping of landforms. Geomorphology 182:147–156. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.005

Jenkins, K. J., and N. L. Barten. 2005. Demography and decline of the Mentasta caribou herd in Alaska. Canadian Journal of Zoology 83:1174–1188. https://doi.org/10.1139/z05-111

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. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13637

Johnson-Bice, S. M., T. D. Gable, A. T. Homkes, S. K. Windels, J. K. Bump, and J. G. Bruggink. 2023. Logging, linear features, and human infrastructure shape the spatial dynamics of wolf predation on an ungulate neonate. Ecological Applications 33:e2911. https://doi.org/10.1002/eap.2911

Kuhn, M. 2008. Building predictive models in R using the caret package. Journal of Statistical Software 28:1–26.

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. https://doi.org/10.1002/eap.2965

Latham, A. D. M., M. C. Latham, M. S. Boyce, and S. Boutin. 2011*a*. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. Ecological Applications 21:2854–2865. https://doi.org/10.1890/11-0666.1

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. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00035.x

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. https://doi.org/10.1002/jwmg.28

Leblond, M., C. Dussault, and J.-P. Ouellet. 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. Ecography 33:1102–1112. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06104.x

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. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.025

Lewis, K. P., S. E. Gullage, D. A. Fifield, D. H. Jennings, and S. P. Mahoney. 2017. Manipulations of black bear and coyote affect caribou calf survival. Journal of Wildlife Management 81:122–132. https://doi.org/10.1002/jwmg.21174

Lindsay, J. B. 2016. Whitebox GAT: a case study in geomorphometric analysis. Computers & Geosciences 95:75–84. https://doi.org/10.1016/j.cageo.2016.07.003

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. https://doi.org/10.2981/wlb.1995.0026

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. https://doi.org/10.2981/0909-6396(2007)13[31:FHOWGG]2.0.CO;2

Lüdecke, D., M. S. Ben-Shachar, I. Patil, P. Waggoner, and D. Makowski. 2021. performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. Journal of Open Source Software 6:3139. https://doi.org/10.21105/joss.03139

Mahoney, S. P., K. P. Lewis, J. N. Weir, S. F. Morrison, J. Glenn Luther, J. A. Schaefer, D. Pouliot, and R. Latifovic. 2016. Woodland caribou calf mortality in Newfoundland: insights into the role of climate, predation and population density over three decades of study. Population Ecology 58:91–103. https://doi.org/10.1007/s10144-015-0525-y

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. https://doi.org/10.1038/s41598-024-56943-0

Matteson, M. Y. 1992. Denning ecology of wolves in Northwest Montana and southern Canadian Rockies. Thesis, University of Montana, Missoula, USA. https://scholarworks.umt.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=8403&context=etd

McKay, T. L., K. E. Pigeon, T. A. Larsen, and L. A. Finnegan. 2021. Close encounters of the fatal kind: landscape features associated with central mountain caribou mortalities. Ecology and Evolution 11:2234–2248. https://doi.org/10.1002/ece3.7190

Mech, L. D., D. W. Smith, and D. R. MacNulty, editors. 2015. The wolf as a killing machine. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Ministry of Water, Land and Air Protection. 2002. Itcha Ilgachuz Provincial Park and Ilgachuz Range Ecological Reserve. Ministry of Water, Land and Air Protection, Victoria, British Columbia, Canada. https://ecoreserves.bc.ca/wp-content/uploads/2012/04/itcha_ilgachuz_mp1.pdf

Muff, S., E. B. Nilsen, R. B. O'Hara, and C. R. Nater. 2022. Rewriting results sections in the language of evidence. Trends in Ecology & Evolution 37:203–210. https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.10.009

Mumma, M. A., G. Bastille-Rousseau, S. E. Gullage, C. E. Soulliere, S. P. Mahoney, and L. P. Waits. 2019*a*. Intrinsic traits of woodland caribou *Rangifer tarandus* caribou calves depredated by black bears *Ursus americanus* and coyotes *Canis latrans*. Wildlife Biology 2019:wlb.00494. https://doi.org/10.2981/wlb.00494

Mumma, M. A., M. P. Gillingham, C. J. Johnson, and K. L. Parker. 2019*b*. Functional responses to anthropogenic linear features in a complex predator-multi-prey system. Landscape Ecology 34:2575–2597. https://doi.org/10.1007/s10980-019-00905-9

Nagelkerke, N. J. 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. Biometrika 78:691–692. https://doi.org/10.1093/biomet/78.3.691

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. https://doi.org/10.1111/csp2.437

Nakagawa, S., P. C. Johnson, and H. Schielzeth. 2017. The coefficient of determination R 2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. Journal of the Royal Society Interface 14:20170213.

Newton, E. J., B. R. Patterson, M. L. Anderson, A. R. Rodgers, L. M. Vander Vennen, and J. M. Fryxell. 2017. Compensatory selection for roads over natural linear features by wolves in northern Ontario: implications for caribou conservation. PLOS ONE 12:e0186525. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186525

Nobert, B. R., S. Milligan, G. B. Stenhouse, and L. Finnegan. 2016. Seeking sanctuary: the neonatal calving period among central mountain woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). Canadian Journal of Zoology 94:837–851. https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0262

Oftedal, O. T. 1985. Pregnancy and lactation. Pages 216–238 *in* R. J. Hudson and R. G. White, editors. Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

Ordiz, A., C. Milleret, A. Uzal, B. Zimmermann, P. Wabakken, C. Wikenros, H. Sand, J. E. Swenson, and J. Kindberg. 2020. Individual variation in predatory behavior, scavenging and seasonal prey availability as potential drivers of coexistence between wolves and bears. Diversity 12:356. https://doi.org/10.3390/d12090356

Paquet, P., S. Alexander, and S. Donelon. 2010. Influence of anthropogenically modified snow conditions on movements and predatory behaviour of gray wolves. Page 157–173 *in* M. Musiani, L. Boitani, and P. Paquet, editors. A new era for wolves and people: wolf recovery, human attitudes, and policy. University of Calgary Press, Calgary, Alberta, Canada.

Paquet, P., J. Wierzchowski, and C. Callaghan. 1996. Effects of human activity on gray wolves in the Bow River Valley, Banff National Park, Alberta. Chapter 7 *in* J. Green, C. Pacas, S. Bayley, and L. Cornwell, editors. A cumulative effects assessment and futures outlook for the Banff Bow Valley. Department of Canadian Heritage, Ottawa, Canada.

Peterson, C. J., M. S. Mitchell, N. J. DeCesare, C. J. Bishop, and S. S. Sells. 2021. Habitat selection by wolves and mountain lions during summer in western Montana. PLOS ONE 16:e0254827. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254827

Peterson, R. O., and P. Ciucci. 2003. The wolf as a carnivore. Pages 104–130 *in* L. D. Mech and L. Boitani, editors. Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Pinard, V., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin, and R. Courtois. 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. Journal of Wildlife Management 76:189–199. https://doi.org/10.1002/jwmg.217

R CoreTeam. 2024. R: a language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org

Raithel, J. D., M. J. Kauffman, and D. H. Pletscher. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. Journal of Wildlife Management 71:795–803. https://doi.org/10.2193/2005-608

Rettie, W. J., and Messier, F. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. Canadian Journal of Zoology 76:251–259. https://doi.org/10.1139/z97-193

Robbins, C. T. 1983. Reproductive costs. Pages 166–206 *in* C. T. Robbins, editor. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, Washington, D.C., USA. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-589380-0.50016-5

Roffe, T. J. 1993. Perinatal mortality in caribou from the Porcupine herd, Alaska. Journal of Wildlife Diseases 29:295–303. https://doi.org/10.7589/0090-3558-29.2.295

Roffler, G. H., and D. P. Gregovich. 2018. Wolf space use during denning season on Prince of Wales Island, Alaska. Wildlife Biology 2018:1–11. https://doi.org/10.2981/wlb.00468

Roffler, G. H., D. P. Gregovich, and K. R. Larson. 2018. Resource selection by coastal wolves reveals the seasonal importance of seral forest and suitable prey habitat. Forest Ecology and Management 409:190–201.

Sagar, R. M., and M. Waterhouse. 2015. Microclimate studies in mountain pine beetle-damaged silvicultural systems on the Chilcotin Plateau: the Itcha-Ilgachuz Project (1997-2013). Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations, Victoria, British Columbia, Canada.

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. https://open.library.ubc.ca/collections/ubctheses/24/items/1.0406143

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. https://doi.org/10.1139/z92-206

Seip, D. R., and D. B. Cichowski. 1996. Population ecology of caribou in British Columbia. Rangifer 16:73–80.

Sellers, R. A., A. Salmon, M. Roy, and B. Dale. 1999. Survival, natality and calf weights of caribou on the Alaska Peninsula, 1998–1999. U.S. Fish and Wildlife Service and Alaska Department of Fish and Game, Anchorage, USA.

Shores, C. R. 2019. 2019 Itcha-Ilgachuz caribou post-calving population survey. British Columbia Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development, Victoria, 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. https://doi.org/10.1002/jwmg.21937

Tjaden-McClement, K., T. Gharajehdaghipour, C. Shores, S. White, R. Steenweg, M. Bourbonnais, Z. Konanz, and A. C. Burton. 2025. Mixed evidence for disturbance-mediated apparent competition for declining caribou in western British Columbia, Canada. Journal of Wildlife Management 89:e70040. https://doi.org/10.1002/jwmg.70040

Tremblay, J. P., H. Jolicoeur, and R. Lemieux. 2001. Summer food habits of gray wolves in the boreal forest of the Lac Jaques-Cartier Highlands, Québec. Alces 37:1–12. https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/531

Tryland, M., and S. J. Kutz. 2018. Reindeer and caribou: health and disease. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

Walker, P. D., A. R. Rodgers, J. L. Shuter, I. D. Thompson, J. M. Fryxell, J. G. Cook, R. C. Cook, and E. H. Merrill. 2021. Comparison of woodland caribou calving areas determined by movement patterns across northern Ontario. Journal of Wildlife Management 85:169–182. https://doi.org/10.1002/jwmg.21961

Wheaton, J. M., K. A. Fryirs, G. Brierley, S. G. Bangen, N. Bouwes, and G. O'Brien. 2015. Geomorphic mapping and taxonomy of fluvial landforms. Geomorphology 248:273–295. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.07.010

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. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02043.x

Whittington, J., C. C. St. Clair, and G. Mercer. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. Ecological Applications 15:543–553. https://doi.org/10.1890/03-5317

Whittington, J., C. C. St. Clair, and G. Mercer. 2004. Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. Ecology and Society 9:article 4. https://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss1/art4/

Wittmer, H. U., L. M. Elbroch, and A. J. Marshall. 2013. Good intentions gone wrong: did conservation management threaten Endangered huemul deer *Hippocamelus bisulcus* in the future Patagonia National Park? Oryx 47:393–402. https://doi.org/10.1017/S0030605312000531

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. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0055-y

Wood, C. A., and J. Kienle. 1992. Volcanoes of North America: United States and Canada. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom

Wu, Q., and A. Brown. 2022. whitebox: "WhiteboxTools" R Frontend. https://CRAN.R-project.org/package=whitebox

Youds, J., H. Armleder, M. Folkema, M. Pelchat, R. Hoffos, C. Bauditz, and M. Lloyd. 2002. Cariboo-Chilcotin land use plan northern caribou strategy. Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations, Victoria, British Columbia, Canada.

Young, D. D., and T. R. McCabe. 1997. Grizzly bear predation rates on caribou calves in northeastern Alaska. Journal of Wildlife Management 61:1056–1066. https://doi.org/10.2307/3802102

Zuur, A. F., E. N. Ieno, and C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. Methods in Ecology and Evolution 1:3–14. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x

Associate Editor: Benjamin Sacks.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting material may be found in the online version of this article at the publisher's website.

How to cite this article: Gharajehdaghipour, T., M. Auger-Méthé, and A. Cole Burton. 2025. Neonate mortality in mountain caribou: Patterns of predation during onset of a wolf reduction program. Journal of Wildlife Management e70143. https://doi.org/10.1002/jwmg.70143