

Sélection compensatoire des routes par rapport aux caractéristiques linéaires naturelles par les loups dans le nord de l'Ontario : implications pour la conservation du caribou



RESEARCH ARTICLE

Compensatory selection for roads over natural linear features by wolves in northern Ontario: Implications for caribou conservation

Erica J. Newton^{1*}, Brent R. Patterson¹, Morgan L. Anderson², Arthur R. Rodgers³, Lucas M. Vander Vennen⁴, John M. Fryxell²

1 Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Wildlife Research and Monitoring Section, Trent University, DNA Building, Peterborough, ON, Canada, **2** Department of Integrative Biology, University of Guelph, Guelph, ON, Canada, **3** Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, ON, Canada, **4** Alberta Environment and Parks, Peace River, AB, Canada

* erica.newton@ontario.ca



PLoS ONE 12(11): e0186525. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186525>

Résumé

Le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) en Ontario est une espèce menacée qui a connu un recul important de son aire de répartition historique. Une partie de son déclin a été attribuée à la densité croissante des éléments linéaires anthropiques tels que les sentiers, les routes, les voies ferrées et les lignes électriques. Il a été démontré que ces éléments augmentent l'efficacité de recherche et le taux de mortalité des loups. **Cependant**, on ne sait pas si la sélection des éléments linéaires anthropiques est additive ou compensatoire par rapport à la sélection des éléments linéaires naturels (eau) qui peuvent également être utilisés pour se déplacer. Nous avons étudié la sélection des éléments linéaires aquatiques et anthropiques par 52 loups résidents (*Canis lupus* × *lycaon*) pendant quatre ans dans trois zones d'étude du nord de l'Ontario, qui variaient en termes d'activité forestière et de perturbation humaine. Nous avons utilisé des fonctions de sélection des ressources basées sur la distance euclidienne (régression logistique à effets mixtes) à l'échelle saisonnière avec des coefficients aléatoires pour la distance par rapport aux caractéristiques linéaires aquatiques, aux routes/voies ferrées principales/secondaires et aux lignes électriques, ainsi qu'aux routes tertiaires, afin d'estimer la force de la sélection pour chaque caractéristique linéaire et pour plusieurs types d'habitats, tout en tenant compte de la disponibilité de chaque caractéristique. Nous avons ensuite étudié le compromis entre la sélection des éléments linéaires anthropiques et ceux liés à l'eau. **Les loups ont sélectionné à la fois les éléments linéaires anthropiques et ceux liés à l'eau ; la sélection des éléments anthropiques était plus forte que celle des éléments liés à l'eau pendant la saison des rendez-vous.** La sélection des éléments linéaires anthropiques a augmenté avec la densité croissante de ces éléments dans le paysage, tandis que la sélection des éléments linéaires naturels a diminué, indiquant une sélection compensatoire des éléments linéaires anthropiques. Ces résultats ont des implications pour la conservation du caribou des bois. Les taux de rencontre entre les loups et les caribous

semblent être fortement influencés par l'augmentation de la densité des caractéristiques linéaires. Ce mécanisme comportemental - une **réponse fonctionnelle** compensatoire à la densité des caractéristiques linéaires anthropiques entraînant une diminution de l'utilisation des corridors de déplacement naturels - a des conséquences négatives sur la viabilité du caribou des bois.

INTRODUCTION

Alors que les écosystèmes sont confrontés à des niveaux croissants de fragmentation et de développement induits par l'homme, la dynamique inter-espèces peut également changer [1, 2]. Il est important de quantifier les effets nets de ces changements, car certaines espèces peuvent en bénéficier tandis que d'autres en souffrent [3-5], ce qui peut poser des défis pour la conservation [6-9]. **En particulier**, il est important de comprendre les facteurs anthropiques à l'origine de la modification des relations prédateurs-proies afin de prendre des décisions éclairées en matière de conservation des espèces.

Le système loup-caribou de la forêt boréale nord-Américaine a fait l'objet d'une attention particulière dans les études sur le choix de l'habitat [10-12], car le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) est en déclin en Amérique du Nord [13] et dans le monde entier [14]. Indépendamment des agents immédiats, les facteurs anthropiques sont souvent cités comme le facteur ultime de ce déclin [15, 16].

L'un de ces mécanismes est lié à l'activité forestière, qui transforme souvent les habitats anciens en forêts en phase de succession précoce, ce qui facilite l'augmentation des populations d'ongulés tels que le cerf (*Odocoileus virginianus* [17]) et l'orignal (*Alces alces* [18, 19]). **L'augmentation de l'abondance des ongulés peut entraîner une plus forte densité de prédateurs tels que les loups, ce qui expose les caribous à un risque accru. En effet, la concurrence apparente (sensu [20]) est considérée comme la principale cause du déclin des populations de caribous [21, 22].**

Les loups (*Canis* sp.) choisissent des **éléments linéaires anthropiques** [23-25], souvent en fonction de leur disponibilité [10]. Les éléments linéaires anthropiques sont associés à des déplacements plus rapides et plus efficaces [12, 25] et à des taux de rencontre avec des proies plus élevés (26-28) ; il a été démontré que les loups se déplaçant plus rapidement ont des taux de mortalité plus élevés en Ontario [29]. Si l'objectif ultime est de caractériser la sélection de l'habitat pendant la chasse, il est important de distinguer les comportements liés à la recherche de proies des autres comportements (par exemple, la mise bas). Pour les prédateurs qui chassent à courre, « se déplacer » et « rechercher des proies » sont considérés comme synonymes [30], et le déplacement peut être défini comme les moments où le prédateur ne se repose pas ou ne se nourrit pas [27, 30].

Les études comparant la sélection des éléments linéaires naturels et anthropiques [31, 32] sont rares, et la relation entre la densité des éléments linéaires anthropiques et la sélection des éléments linéaires naturels par rapport aux éléments linéaires anthropiques par les loups n'a pas encore été décrite. La sélection des éléments linéaires dépend souvent de la saison. Par exemple, pendant la saison sans neige - lorsque la plupart des décès de caribous surviennent en Alberta [33] - les loups de l'Alberta ont choisi les éléments linéaires industriels pour se déplacer, mais ceux-ci n'étaient pas aussi importants pendant l'hiver ; les éléments

linéaires naturels tels que les cours d'eau étaient un élément important pour les déplacements des loups pendant toutes les saisons [31]. Dans la forêt boréale de l'Ontario, la sélection des cours d'eau par les loups était plus importante dans une zone où la densité routière était plus faible, mais les changements saisonniers dans la sélection n'ont pas été examinés [32].

Notre objectif principal était d'étudier la sélection par les loups (*Canis lupus* × *lycaon*) des éléments linéaires anthropiques par rapport aux éléments linéaires naturels tels que les rives des lacs et des rivières ou les ruisseaux et cours d'eau gelés à l'aide de **fonctions de sélection des ressources** (RSF [34]). Les RSFs sont fréquemment utilisées pour comprendre les relations interespèces et l'utilisation de l'habitat [17, 35, 36]. Dans un paysage hétérogène, la sélection peut varier en fonction de la disponibilité d'un type d'habitat donné (c'est-à-dire une **réponse fonctionnelle** [10]). L'ampleur de la variation au sein de cette réponse fonctionnelle devrait donc être proportionnelle à l'hétérogénéité du paysage, ce qui nécessite une étude à grande échelle spatiale englobant l'ensemble des types d'habitats disponibles.

Auparavant, la réponse fonctionnelle a été étudiée pour *Canis* sp. en comparant la sélection des caractéristiques linéaires anthropiques entre les saisons, à différents moments de la journée, à différentes altitudes ou à différents niveaux de densité de proies [10, 26, 27]. Il est important de comparer la sélection des caractéristiques linéaires anthropiques et naturelles, car les loups se déplacent plus rapidement sur les caractéristiques linéaires anthropiques que dans les habitats forestiers [25, 37], mais les vitesses de déplacement sur les caractéristiques linéaires naturelles dans les habitats forestiers n'ont pas été quantifiées. Pendant une grande partie de l'année, les vitesses sur les caractéristiques linéaires naturelles sont probablement inférieures à celles sur les caractéristiques linéaires anthropiques, en raison des différences de terrain et de profondeur d'enfoncement dans la neige [38]. Une **relation compensatoire** entre la sélection des caractéristiques linéaires anthropiques par rapport aux caractéristiques linéaires naturelles indiquerait que les loups passent de l'utilisation des caractéristiques linéaires naturelles à celle des caractéristiques linéaires anthropiques, ce qui peut influencer les taux de rencontre avec les proies. Le développement industriel en Ontario devrait s'intensifier [13, 39] et il est donc essentiel de mieux comprendre les mécanismes qui déterminent la sélection de l'habitat des loups et leurs interactions avec leurs proies dans les paysages naturels et modifiés par l'homme afin d'orienter les efforts de conservation du caribou des bois de l'Ontario, qui a été désigné comme espèce menacée en 2000 [13].

Nous avons étudié la sélection des caractéristiques de l'habitat et la **réponse fonctionnelle** aux caractéristiques linéaires naturelles et anthropiques à l'aide de données télémétriques provenant de 52 loups dans une vaste zone géographique du nord de l'Ontario représentant à la fois des forêts vierges et des forêts modifiées par l'homme. Nos objectifs étaient d'abord d'établir que les loups de l'Ontario sélectionnent les caractéristiques linéaires, puis de déterminer si la sélection des caractéristiques linéaires anthropiques était plus forte que celle des caractéristiques linéaires naturelles.

Les caractéristiques linéaires anthropiques telles que les routes principales et secondaires présentent moins d'obstacles et entravent donc moins les déplacements que les cours d'eau naturels ; elles sont également généralement moins sinueuses que les cours d'eau. Nous avons donc **prédit** qu'il y aurait une sélection plus forte et une réponse fonctionnelle plus marquée

aux caractéristiques linéaires anthropiques qu'aux caractéristiques linéaires naturelles, en particulier pendant la saison sans neige. Nous avons prédit qu'en hiver, la sélection de toutes les caractéristiques linéaires serait similaire, car la neige pouvait faciliter ou entraver les déplacements de la même manière sur les routes et les cours d'eau. Enfin, nous avons déterminé si l'utilisation des caractéristiques linéaires anthropiques dans le paysage était additive ou compensatoire en comparant la disponibilité des caractéristiques linéaires anthropiques avec la sélection des caractéristiques linéaires naturelles et anthropiques ; cela pourrait avoir des implications importantes pour la gestion et l'aménagement du territoire. Dans ce contexte, une sélection additive se manifesterait par une sélection des loups pour les éléments linéaires anthropiques sans rapport avec la sélection des éléments linéaires naturels, et en plus de celle-ci. Une sélection compensatoire des éléments linéaires anthropiques entraînerait une relation inverse entre la sélection des éléments linéaires anthropiques et celle des éléments linéaires aquatiques à mesure que la densité des éléments linéaires anthropiques augmente.

METHODES

Zone d'étude

Nous avons étudié les loups dans trois zones totalisant 68 000 km² dans le nord de l'Ontario, situées à une altitude comprise entre 200 et 500 m au-dessus du niveau de la mer et comprenant une mosaïque hétérogène de forêts vierges et perturbées, de parcs provinciaux et de zones protégées, de routes, de voies ferrées, de lignes électriques, de lacs, de rivières, de ruisseaux et de zones humides, entre 2010 et 2014 (Figure 1). La zone d'étude de Pickle Lake (90°34'O, 51°37'N, 28 000 km²) était située dans l'est de l'écorégion de Cat Lake et dans le centre-sud de l'écorégion de Big Trout Lake ; la zone d'étude de Nakina (87°32'O, 50°27'N, 24 000 km²) chevauche la frontière entre les écorégions du lac Nipigon et du lac Big Trout ; et la zone d'étude de Cochrane (80°47'O, 49° 58'N, 16 000 km²) est située au nord et à l'est de l'écorégion du lac Abitibi [40]. Les perturbations humaines étaient minimales à Pickle Lake, plus importantes à Nakina et intermédiaires à Cochrane.

Les essences forestières courantes dans la zone d'étude étaient l'épinette noire (*Picea mariana*), le sapin baumier (*Abies balsamea*), l'épinette blanche (*P. glauca*), le mélèze laricin (*Larix laricina*), le pin gris (*Pinus banksiana*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) ; les peuplements forestiers étaient une mosaïque de conifères, de forêts mixtes et de feuillus. Les températures quotidiennes moyennes en janvier étaient de -18,6°C et celles en juillet de 17,2°C à Geraldton, située au centre ; les précipitations annuelles moyennes étaient de 765 mm. Dans la zone d'étude, les loups pouvaient être chassés ou piégés légalement du 15 septembre au 31 mars (Fish and Wildlife Conservation Act, 1997). Les chasseurs pouvaient capturer deux loups par saison, tandis qu'il n'y avait aucune limite de prise pour les trappeurs piégeant sur leurs lignes de piégeage enregistrées respectives [41]. Dans la zone d'étude, les loups s'attaquaient principalement aux orignaux (*Alces alces*), aux castors (*Castor canadensis*) et aux lièvres (*Lepus americanus*) ; plus rarement, ils s'attaquaient aux caribous des bois (*Rangifer tarandus*) [42]. Les autres prédateurs de ce système étaient les ours noirs (*Ursus americanus*), les gloutons (*Gulo gulo*) et les lynx du Canada (*Lynx canadensis*).

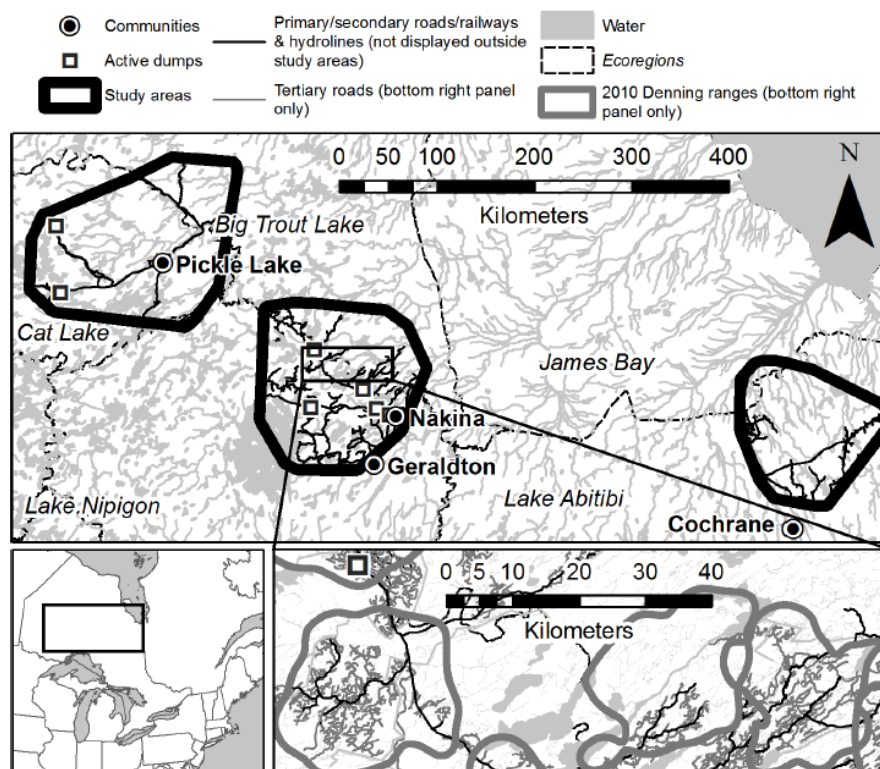


Fig. 1. Zones d'étude près de Pickle Lake, Nakina et Cochrane, dans le nord de l'Ontario, au Canada, montrant la taille relative d'un échantillon d'aires de répartition saisonnières et la distribution des caractéristiques linéaires à l'intérieur de celles-ci. Zone d'étude dans le panneau supérieur et aires de mise-bas en 2010 dans le panneau inférieur droit. Données cartographiques fournies par Ressources naturelles Canada en vertu de la licence fédérale Open Government Licence-Canada (<http://open.canada.ca/en/open-government-licence-canada>) et par le ministère des Richesses naturelles et des Forêts de l'Ontario en vertu de la licence Open Government Licence-Ontario (<https://www.ontario.ca/page/open-government-licence-ontario>)

Capture de loups, télémétrie, saisons et aires de répartition

Entre le 31 janvier 2010 et le 30 septembre 2013, nous avons capturé 65 loups à l'aide de pièges à mâchoires rembourrés (n° 7 EZ grip, Livestock Protection Co., Alpine, Texas) ou de filets hélicoptères (Bighorn Helicopters, Cranbrook, Colombie-Britannique) et nous leur avons mis des colliers GPS-Argos (Lotek 7000MA, 7000SAW, Lotek Inc, Newmarket, Ontario) en vertu des permis de soins aux animaux 10/11/12-218 délivrés par le ministère des Richesses naturelles de l'Ontario. La taille moyenne des meutes était plus importante à Nakina (4,4, fourchette de 2 à 14) qu'à Pickle Lake (3,7, fourchette de 2 à 7) ou Cochrane (3,7, fourchette de 2 à 7). Les loups capturés par hélicoptère ont été physiquement immobilisés pour la pose du collier, sinon, les loups ont été immobilisés à l'aide d'une injection intramusculaire d'un mélange de chlorhydrate de xylazine (2 mg/kg) et de Telazol (4 mg/kg) ; les antagonistes étaient soit la yohimbine (0,15 mg/kg), soit l'atipamezole (0,2 mg/kg). Les colliers enregistraient une position toutes les 2,5 ou 5 heures, selon le loup et la saison ; si l'intervalle fixe changeait au cours d'une saison, nous n'utilisons que les positions obtenues toutes les 5 heures.

Nous avons analysé la sélection des caractéristiques linéaires par les loups au cours de trois saisons en nous basant sur plusieurs facteurs : les changements saisonniers dans le comportement et les déplacements des loups observés au cours de notre étude et d'autres études similaires [43-45], les points d'inflexion dans la tortuosité et la vitesse des loups résidents dans notre zone d'étude (Figure SI), et les dates connues d'accumulation de neige (par exemple, [46] ; les données climatiques normales de 1981 à 2010 d'Environnement

Canada ont montré que la couverture neigeuse est supérieure à 20 cm par mois, de novembre à avril).

Les saisons qui en ont résulté sont la saison de mise bas (1^{er} mai-31 juillet), la saison des rencontres (1^{er} août-31 octobre) et l'hiver (1^{er} novembre-30 avril). Les loups pour lesquels moins de 50 jours de données ont été recueillis au cours des deux premières saisons et moins de 70 jours en hiver ont été exclus de l'analyse ultérieure.

Nous avons utilisé R version 3.0.2 [47] et Geospatial Modeling Environment version 0.7.2.1 (Spatial Ecology, 2014) pour créer des aires de répartition saisonnières à 95% pour les loups résidents à l'aide de noyaux fixes et de la méthode *ad hoc* basée sur des règles [48], où des proportions croissantes de h_{ref} ont été testées jusqu'à ce qu'une aire de répartition contiguë sans lacune interne se forme. Les incursions d'une durée inférieure à deux semaines en dehors des groupes de relocalisations établis ont été supprimées avant la création de l'aire de répartition, car elles entraînaient des largeurs de bande calculées à l'aide de la méthode *ad hoc* trop importantes pour être acceptables. Les loups transitoires ont été identifiés et omis de toutes les analyses en raison de l'absence 1) d'association connue avec d'autres loups et 2) d'une courbe de domaine vital sans asymptote lorsqu'une fixation aléatoire par jour a été examinée à l'aide du logiciel ABODE V.2-7 [49]. Afin d'éviter la pseudo-réplication, dans les rares cas où plusieurs loups étaient équipés d'un collier dans la même meute au cours de la même saison, nous avons analysé uniquement les données du loup dont le collier était resté actif le plus longtemps au cours de cette saison ; les données des autres loups ont été exclues de l'analyse.

Éléments linéaires

Nous avons considéré les routes, les lignes électriques, les voies ferrées et les cours d'eau comme des corridors de déplacement possibles pour les loups. Comme la circulation automobile sur toutes les caractéristiques linéaires anthropiques était minime, ces caractéristiques ont été divisées en deux catégories. La catégorie des routes primaires/secondaires, des voies ferrées et des lignes électriques comprenait les routes pavées, les routes primaires et secondaires en gravier praticables en camion, les voies ferrées et les lignes électriques, dérivées à partir des couches cartographiques SIG fournies par le Centre de recherche sur les écosystèmes forestiers nordiques (CNFER, ministère des Richesses naturelles et des Forêts de l'Ontario). Ces éléments se chevauchaient souvent dans l'espace ou étaient rares, et il n'était donc pas approprié de les séparer davantage. La catégorie des routes tertiaires comprenait les routes et les sentiers en gravier peu utilisés ou envahis par la végétation (CNFER). Les éléments linéaires aquatiques de la zone d'étude ont été identifiés à l'aide de données d'une résolution de 30 × 30 m provenant du réseau Ontario Hydro. Nous avons supprimé les petits plans d'eau séparés de plus de 100 m d'autres plans d'eau et de moins de 500 m de longueur, car ils ne servaient probablement pas de corridors de déplacement pour les loups. En toutes saisons, les éléments linéaires aquatiques ont été définis comme des lignes d'eau et des lignes de rivage ; en hiver, les lignes virtuelles reliant les affluents et les effluents hydrologiques à travers les centres des lacs et des rivières ont également servi d'éléments linéaires pour tenir compte des loups traversant de grands plans d'eau gelés. Les lignes d'eau avec des zones de drainage très petites qui ne représentaient probablement pas des corridors de déplacement pour les loups ont été supprimées : nous

avons utilisé les couches « Flow Accumulation » et « Stream Grid » des données hydrologiques intégrées de l'Ontario (Unité d'infrastructure de données spatiales, ministère des Richesses naturelles de l'Ontario) et ArcGIS 10.1 pour élaguer le réseau hydrographique lorsque la zone de drainage était inférieure à 150 cellules (c'est-à-dire $< 0,14 \text{ km}^2$) ; 94,7% des cellules représentant les cours d'eau ont été conservées.

Habitat

Les covariables d'habitat incluses dans les modèles RSF ont été dérivées des produits cartographiques Far North Land Cover version 1.3.1 [50]. Les classes d'occupation des sols d'origine ont été réduites à huit classes afin d'accroître la précision [51] et de réduire le nombre de paramètres du modèle. Les classes réduites étaient les suivantes : basses terres (marais d'eau douce, marécages broussailleux, tourbières boisées, marais ouverts, marais boisés, tourbières ouvertes, tourbières boisées et marécages décidues, 37% de la superficie totale), terres clairsemées/stériles (arbres clairsemés, substrat rocheux, 3%), forêts décidues/mixtes (arbres décidues et arbres mixtes, 8%), perturbations anciennes (perturbation naturelle $\leq$ année 2000 ; par exemple, incendie, ravageurs ou maladies, perturbation inconnue et perturbation inconnue dont l'âge est inconnu, 6%), perturbation récente ($>$ perturbation naturelle année 2000, 2%), coupes anciennes ($<$ coupes forestières année 2000, 3%) et coupes récentes ($>$ coupes forestières année 2000, 4%). Les basses terres et les perturbations récentes sont proportionnellement moins utilisées que leur disponibilité par les loups dans cette zone d'étude [52, 53], tandis que les perturbations anciennes sont sélectionnées, tant en Ontario qu'ailleurs en Amérique du Nord [10, 32, 52]. Les loups choisissent également généralement les zones préférées par les orignaux et celles où la densité d'orignaux est plus élevée, telles que les forêts de feuillus/mixtes et les coupes ; les forêts de conifères peuvent être choisies ou évitées par les orignaux, selon la saison et la densité du couvert [10, 32, 52-54]. Afin de tenir compte du fait que les loups choisissent les zones préférées par les orignaux, nous avons inclus à la fois les coupes anciennes et nouvelles, car l'âge d'un bloc de coupe influence le choix des orignaux [55]. Nous avons inclus les zones clairsemées/stériles dans les modèles, car ces zones peuvent être choisies différemment en été et en hiver par les loups [10], et parce que les loups peuvent utiliser de gros rochers comme sites de mise bas et de rendez-vous [56], ce qui pourrait affecter les coefficients de sélection. Le reste de la zone d'étude était constitué de caractéristiques linéaires aquatiques (6%) et de caractéristiques linéaires anthropiques (2%) ; les autres classes avec une couverture minimale n'ont pas été incluses dans l'analyse. La densité de l'habitat, y compris la densité des caractéristiques linéaires, a été calculée comme le nombre de pixels caractéristiques de l'habitat (1 pixel = $30 \times 30 \text{ m}$) divisé par le nombre total de pixels dans chaque gamme saisonnière. Les classes de perturbation et de coupe reflètent l'année où la majorité des données télémétriques ont été collectées (2010) ; moins de 0,2% de la zone d'étude a été convertie en coupes récentes entre 2010 et 2012, nous avons donc utilisé les données de 2010 pour toutes les années. La zone présentait peu de relief topographique et nous n'avons pas inclus l'altitude dans nos modèles.

Analyses statistiques ...

RESULTATS

Après avoir supprimé les données provenant de loups qui disposaient de données insuffisantes ou qui appartenaient à la même meute qu'un autre animal inclus, après avoir

raréfié les emplacements à un intervalle fixe commun par saison, après avoir supprimé les emplacements associés à de très petits mouvements extraterritoriaux et après avoir supprimé les emplacements associés à des proies et à des lieux de repos, 23,1% des données de localisation ont été conservées, ce qui a permis d'obtenir 26 387 emplacements disponibles pour l'analyse. Le Tableau SI présente la répartition du nombre de localisations par loup et par saison. Sur les 52 loups pouvant faire l'objet d'une analyse, la durée médiane d'utilisation du collier actif était de 183 jours (fourchette de 59 à 780 jours), pour un total de 35, 32 et 35 loups étudiés respectivement pour les saisons de mise bas, de rendez-vous et d'hiver. Certains loups ont été étudiés pendant plusieurs années, de sorte que la taille des échantillons par année et par saison était respectivement de 41, 38 et 44. Les loups d'une même meute ont généralement des coefficients de sélection similaires, de sorte qu'un plus grand nombre de loups dans des meutes disparates augmente la taille effective de l'échantillon [25, 26, 31, 80]. Afin de réduire la colinéarité dans les ensembles de modèles pendant les saisons de rendez-vous et d'hiver, nous avons combiné les variables routes/voies ferrées primaires/secondaires et lignes électriques et routes tertiaires en une nouvelle variable, les caractéristiques linéaires anthropiques, et avons supprimé la variable coupes récentes. Ces variables n'étaient pas aussi fortement corrélées dans les aires de reproduction saisonnières (en raison de l'emplacement de ces aires dans toute la zone d'étude) ; comme nous nous intéressions aux différences entre les types de caractéristiques linéaires anthropiques, nous ne les avons pas combinées pour les modèles de reproduction. Après ces modifications, pour tous les effets fixes et toutes les saisons, le VIF était $< 1,92$ et r était $\leq 0,662$.

Certaines caractéristiques n'étaient pas disponibles pour certains loups tout au long de chaque saison. Deux à 15 loups n'ont pas pu accéder aux caractéristiques linéaires anthropiques (caractéristiques linéaires anthropiques, routes tertiaires ou routes/voies ferrées primaires/secondaires et lignes électriques), selon la saison (Tableau S2). Sept loups n'ont pas eu accès à des perturbations récentes dans leurs aires de répartition saisonnières, et 7 à 17 loups n'ont pas eu accès à des coupes récentes ou anciennes dans leurs aires de répartition saisonnières (Tableau S2).

Au cours de la première étape de la sélection du modèle (choix d'une structure d'effets aléatoires appropriée tout en maintenant les effets fixes constants), au cours des trois saisons, le modèle le plus performant était toujours celui qui présentait la structure d'effets aléatoires la plus complexe (Tableau 1). L'AIC et le BIC minimaux, ainsi que le ROC maximal, étaient cohérents au sein de l'ensemble de modèles, et les trois critères ont sélectionné les mêmes modèles les plus performants. Au cours de la deuxième étape de la sélection du modèle (évaluation des meilleurs effets fixes après avoir choisi la structure d'effets aléatoires appropriée), le modèle le plus complexe a été classé premier par la procédure de sélection du modèle. En outre, l'AIC, le BIC et le ROC ont systématiquement sélectionné le même modèle le plus performant, à savoir le modèle avec une structure d'effets fixes globale : variables d'habitat, coupures, perturbations et caractéristiques linéaires (Tableau 2). Les deux méthodes IC ont favorisé les modèles contenant plusieurs variables prédictives non significatives, même lorsque nous avons essayé d'autres combinaisons (non présentées ici) avec uniquement des effets fixes significatifs dans les meilleurs modèles.

Tableau 1. Ensemble de modèles candidats avec différentes structures d'effets aléatoires et une structure d'effets fixes globaux* pour trois saisons, décrivant la sélection des variables paysagères par les loups dans le nord de l'Ontario, au Canada, entre 2010 et 2014

Random effects	AIC [†]	BIC [†]	ROC [†]	ΔAIC [†]	w _i [†]
Denning					
water + primary/secondary roads/railways & hydro lines × A + tertiary roads × A Wolf ID / Year	53686.13	53713.55	0.7392	0.00	1
water + primary/secondary roads/railways & hydro lines × A Wolf ID / Year	53914.60	53940.30	0.7338	228.47	0
water + tertiary roads × A Wolf ID / Year	53939.92	53965.63	0.7338	253.79	0
primary/secondary roads/railways & hydro lines × A + tertiary roads × A Wolf ID / Year	54183.25	54208.95	0.7288	497.12	0
water Wolf ID / Year	54223.88	54247.87	0.7278	537.75	0
primary/secondary roads/railways & hydro lines × A Wolf ID / Year	54418.82	54442.81	0.7230	732.69	0
tertiary roads × A Wolf ID / Year	54433.13	54457.12	0.7225	747.00	0
Intercept = 1 Wolf ID / Year	54732.43	54754.71	0.7144	1046.30	0
no random effects	56133.68	56250.25	0.6843	2447.55	0
Rendezvous					
water + anthropogenic linear features × A Wolf ID / Year	54339.11	54360.73	0.7831	0.00	1
water Wolf ID / Year	55159.32	55179.28	0.7662	820.21	0
anthropogenic linear features × A wolf ID / year	55309.57	55329.53	0.7666	970.46	0
1 wolf ID / year	56150.30	56168.60	0.7485	1811.19	0
no random effects	57688.79	57785.92	0.7266	3349.68	0
Winter					
water + anthropogenic linear features × A wolf ID / year	72257.00	72280.48	0.7001	0.00	1
anthropogenic linear features × A wolf ID / year	72711.42	72733.10	0.6890	454.42	0
water wolf ID / year	72881.98	72903.66	0.6837	624.98	0
1 wolf ID / year	73347.99	73367.86	0.6728	1090.99	0
no random effects	74875.56	74975.90	0.6430	2618.56	0

A is a dummy variable coded 1 or 0 depending on whether the habitat class was available or unavailable, respectively, to the wolf.

*Fixed effects for the denning model were coniferous forest + sparse/barren + deciduous/mixed forest + lowland + recent disturbance × A + old disturbance + old cuts × A + recent cuts × A + water + primary/secondary roads/railways & hydro lines × A + tertiary roads × A. For the rendezvous and winter seasons, fixed effects were the same, except recent cuts were removed, and anthropogenic linear features replaced the variables tertiary roads and primary/secondary roads/railways & hydro lines.

[†] Column names are AIC = Akaike information criterion, BIC = Bayesian information criterion, AUC = area under the ROC curve, ΔAIC = delta AIC, w_i = AIC weight.

La sélection dans une analyse de distance euclidienne indique que les individus ont choisi des zones qui, en moyenne, étaient plus proches de la caractéristique d'intérêt, que s'ils avaient utilisé le paysage de manière aléatoire. Parmi les modèles supérieurs finaux pour chaque saison, les effets fixes les plus fortement sélectionnés pour chaque saison étaient les caractéristiques linéaires anthropiques et l'eau (Figure 2).

En effet, la sélection de toutes les caractéristiques linéaires était facilement apparente dans les données télémétriques utilisées pour l'analyse (par exemple, Figure 3). Les loups ont faiblement sélectionné les basses terres au cours des trois saisons. La faible sélection d'autres caractéristiques variait selon la saison : pendant la saison de mise bas, les loups ont sélectionné les perturbations récentes et les anciennes coupes, et n'ont pas sélectionné les forêts de conifères. Pendant la saison des rendez-vous, les loups ont sélectionné les forêts mixtes de feuillus, mais ont évité les forêts de conifères. En hiver, les loups ont sélectionné les perturbations récentes et les forêts mixtes de feuillus. Au cours de la saison des rendez-vous, les caractéristiques anthropiques ont été sélectionnées plus fortement que l'eau, et la sélection pour toutes les caractéristiques linéaires a été plus forte au cours de la saison des rendez-vous qu'au cours de la saison de mise bas et de l'hiver. Les covariances pour les effets aléatoires dans les meilleurs modèles pour chaque saison ont indiqué que la sélection était la plus variable au cours de la saison des rendez-vous et pour les caractéristiques linéaires anthropiques en hiver, mais qu'elle était comparable au cours de la saison de mise bas pour les deux types de caractéristiques linéaires anthropiques (Tableau 3, Figure 4).

Tableau 2. Ensemble de modèles candidats avec différentes structures d'effets fixes* et structures d'effets aléatoires sélectionnées pour le modèle supérieur pour trois saisons, décrivant la sélection des variables paysagères par les loups dans le nord de l'Ontario, au Canada, entre 2010 et 2014

Random effects	Fixed effects	AIC [†]	BIC [†]	ROC [†]	ΔAIC [†]	w _i [†]
Denning						
water + primary/secondary roads/railways & hydro lines × A + tertiary roads × A wolf ID / year	global (habitat + cuts + disturbance + linear features)	53686.13	53713.55	0.7392	0	1
	habitat + disturbance + linear features	53725.56	53749.55	0.7384	39.43	0
	habitat + cuts + linear features	53749.93	53773.92	0.7383	63.80	0
	habitat + linear features	53778.79	53799.35	0.7378	92.66	0
	cuts + disturbance + linear features	53800.57	53821.13	0.7378	114.44	0
	disturbance + linear features	53833.84	53850.98	0.7371	147.71	0
	cuts + linear features	53862.65	53879.79	0.7369	176.52	0
Rendezvous						
water + anthropogenic linear features × A wolf ID / year	global (habitat + cuts + disturbance + linear features)	54339.11	54360.73	0.7831	0	1
	habitat + disturbance + linear features	54391.56	54411.52	0.7823	52.45	0
	habitat + cuts + linear features	54419.22	54437.52	0.7816	80.11	0
	habitat + linear features	54464.83	54481.47	0.7809	125.72	0
	cuts + disturbance + linear features	54808.32	54823.29	0.7771	469.21	0
	disturbance + linear features	54847.09	54860.40	0.7764	507.98	0
	cuts + linear features	54866.59	54878.23	0.7757	527.48	0
Winter						
water + anthropogenic linear features × A wolf ID / year	global (habitat + cuts + disturbance + linear features)	72257.00	72280.48	0.7001	0	0.852
	habitat + disturbance + linear features	72260.50	72282.18	0.7001	3.50	0.148
	habitat + cuts + linear features	72292.83	72312.71	0.6993	35.83	0
	habitat + linear features	72295.32	72313.39	0.6993	38.32	0
	cuts + disturbance + linear features	72686.74	72703.00	0.6921	429.74	0
	disturbance + linear features	72698.08	72712.54	0.6921	441.08	0
	cuts + linear features	72712.45	72725.10	0.6915	455.45	0

A is a dummy variable coded 1 or 0 depending on whether the habitat class was available or unavailable, respectively, to the wolf.

*The fixed effects categories are as follows: habitat (coniferous forest + sparse/barren + deciduous/mixed forest + lowland), cuts (denning = old cuts × A + recent cuts × A; winter and rendezvous = old cuts × A), disturbance (recent disturbance × A + old disturbance), and linear features (denning = water + primary/secondary roads/railways & hydro lines × A + tertiary roads × A; winter and rendezvous = water + all anthropogenic linear features × A).

[†]Column names are AIC = Aikake information criterion, BIC = Bayesian information criterion, AUC = area under the ROC curve, ΔAIC = delta AIC, w_i = AIC weight.

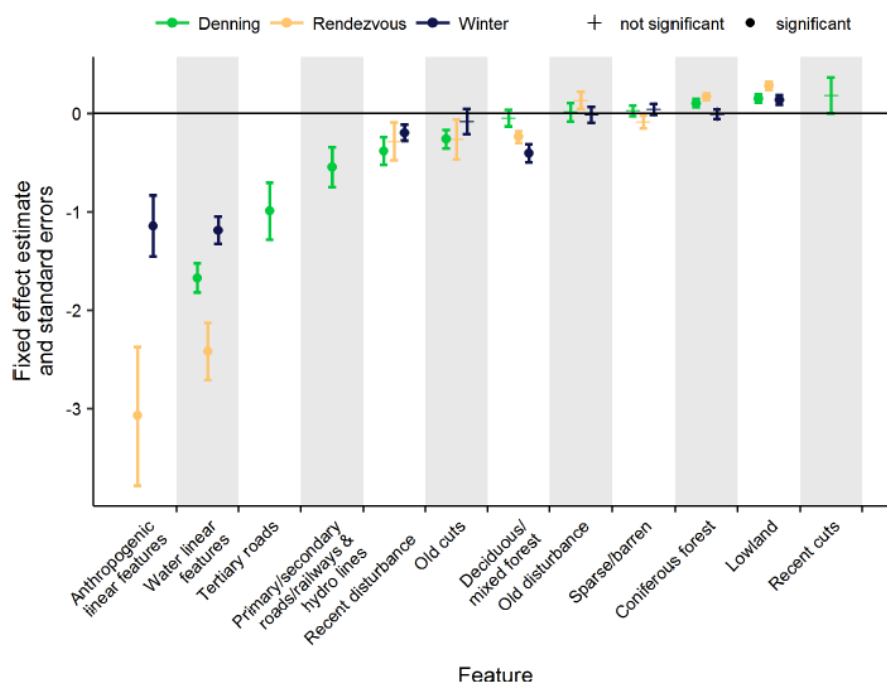


Fig. 2. Estimations des paramètres et erreurs types pour les effets fixes dans les modèles sélectionnés à l'aide de la méthode de disponibilité fonctionnelle, décrivant la sélection des variables paysagères par les loups dans le nord de l'Ontario, au Canada, entre 2010 et 2014. Les symboles indiquent la signification pour $\alpha = 0,05$. Les valeurs négatives indiquent une sélection

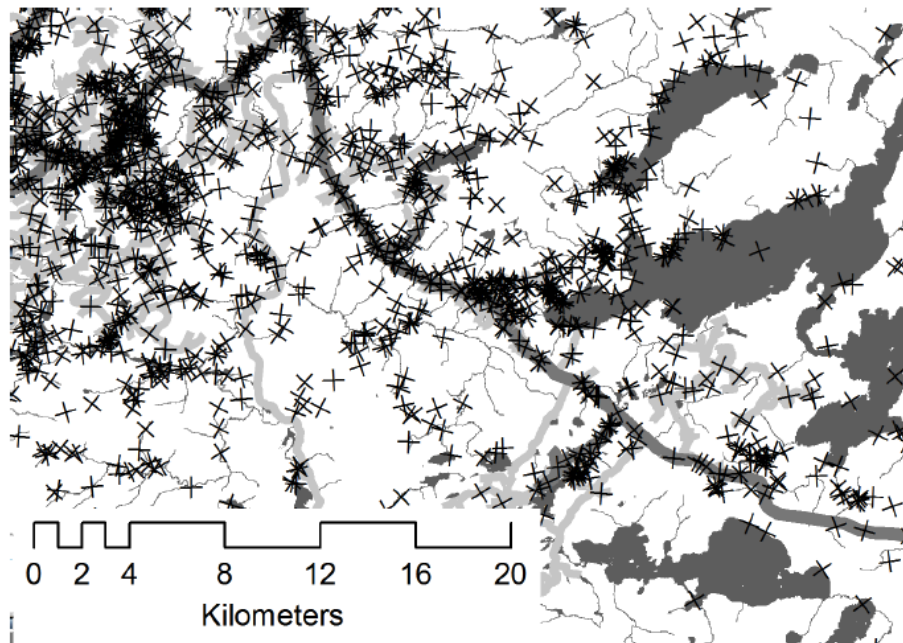


Fig. 3. Positions GPS filtrées (croix) de 5 loups dans la zone d'étude de Nakina, 2010-2014. Les zones ombrées en gris foncé et les lignes fines représentent les ruisseaux, les rivières et les lacs ; les lignes épaisses foncées représentent les routes principales et les lignes épaisses claires représentent les routes tertiaires.

Nous avons trouvé des preuves d'une **réponse fonctionnelle significative** aux caractéristiques linéaires de l'eau pendant toutes les saisons (Fig. 4). À mesure que la densité des caractéristiques linéaires naturelles augmentait, la sélection augmentait également. La **réponse fonctionnelle** aux caractéristiques linéaires de l'eau était la plus forte pendant la saison des rendez-vous (Fig. 4). Au cours de toutes les saisons de l'année, à mesure que la densité des caractéristiques linéaires anthropiques augmentait, la sélection des loups pour ces caractéristiques augmentait également (toutes les pentes étaient significativement inférieures à zéro), tandis que la sélection pour les caractéristiques linéaires naturelles diminuait en conséquence (toutes les pentes étaient significativement supérieures à zéro ; la sélection est indiquée par des coefficients de sélection négatifs, Figure 5). Très peu de loups présentaient des coefficients de sélection positifs ou neutres pour les caractéristiques linéaires anthropiques (c'est-à-dire qu'il était rare que les loups utilisent ces caractéristiques proportionnellement moins que leur disponibilité). Lorsque des coefficients faiblement positifs apparaissaient, c'était généralement à des densités d'éléments linéaires faibles à modérées. La réponse fonctionnelle la plus forte aux éléments linéaires anthropiques s'est produite pendant la saison des rendez-vous. La diminution la plus marquée de la sélection de l'eau avec une densité accrue de routes/voies ferrées primaires/secondaires et de lignes électriques s'est produite pendant la saison de mise bas (Fig. 5, noter l'échelle de l'axe x).

DISCUSSION

Nous avons étudié la sélection par les loups résidents des éléments linéaires anthropiques et naturels dans un paysage hétérogène du nord de l'Ontario. Nous présentons des preuves qui **soutiennent** une **réponse fonctionnelle** à la densité des éléments linéaires aquatiques et anthropiques pendant toutes les saisons de l'année. Les loups ont sélectionné des zones plus proches de l'eau lorsque celle-ci était plus disponible dans le paysage, mais nous avons constaté une **relation inverse** entre la sélection des éléments linéaires naturels et anthropiques. Plus précisément, à mesure que la densité des caractéristiques linéaires anthropiques augmentait, la sélection de ces caractéristiques augmentait et la sélection des

caractéristiques linéaires naturelles diminuait. Bien que nous n'ayons pas étudié le temps total passé sur chaque type de caractéristique linéaire, ces preuves **suggèrent** fortement une utilisation **au moins partiellement** compensatoire des caractéristiques linéaires anthropiques par rapport aux caractéristiques linéaires naturelles, car une utilisation additive se traduirait par une absence de relation entre la sélection des caractéristiques linéaires naturelles et anthropiques et la densité des caractéristiques linéaires anthropiques dans le paysage.

Tableau 3. Covariance et erreurs types pour les effets aléatoires dans les modèles sélectionnés pour chaque saison décrivant la sélection des variables paysagères par les loups dans le nord de l'Ontario, Canada, 2010-2014

Feature	Denning	Rendezvous	Winter
Intercept	0.227 ± 0.048	0.706 ± 0.140	0.184 ± 0.038
anthropogenic linear features × availability	-	14.141 ± 4.929	3.016 ± 1.668
tertiary roads × availability	1.195 ± 0.764	-	-
primary/secondary roads/railways & hydro lines × availability	1.218 ± 0.513	-	-
water	0.797 ± 0.166	2.853 ± 0.860	0.684 ± 0.209

La concurrence apparente à l'origine du déclin des caribous dans toute leur aire de répartition est un phénomène largement étudié, et l'augmentation de la prédation des caribous due à l'augmentation de l'abondance des loups ou à leur capacité accrue à pénétrer dans le paysage a été impliquée comme mécanisme causal [6, 21, 27, 81]. Notre étude apporte une pièce importante du puzzle mécanistique qui n'avait pas été démontrée auparavant : les loups qui ont un meilleur accès aux routes et autres corridors artificiels sélectionnent moins les éléments linéaires naturels tels que les bords des lacs et des rivières et les cours d'eau. Nos recherches soulignent en outre la forte sélection des éléments linéaires anthropiques par les loups et l'importance potentielle de ces éléments dans la médiation des mouvements des loups et, par extension, leur influence potentielle sur les taux de rencontre avec les proies.

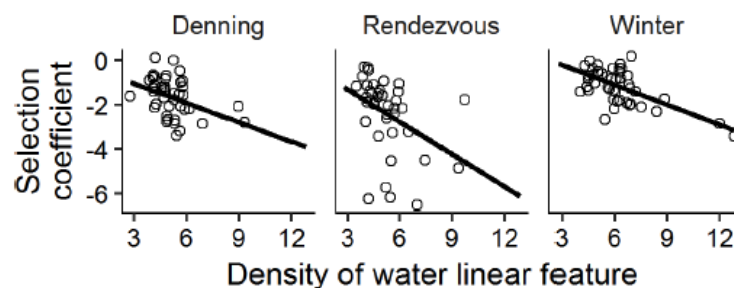


Fig. 4. Relations fonctionnelles entre la densité des éléments linéaires aquatiques et la sélection de ces éléments par les loups dans le nord de l'Ontario, au Canada, entre 2010 et 2014. Toutes les pentes étaient significativement différentes de zéro ($P < 0,027$ pour toutes les relations) ; le $R^2_{GLMM(m)}$ pour chaque relation était $> 0,15$. Les coefficients de sélection négatifs indiquent une sélection

Nous notons que la structure à effets fixes globaux a été sélectionnée comme modèle principal, même si des facteurs non significatifs étaient présents. Nous soupçonnons que cet effet pourrait être dû à une fausse précision due à la taille importante des échantillons de points « disponibles » par rapport aux points « utilisés ». **Cependant**, nous pensons que notre modèle était biologiquement pertinent et que l'utilisation d'un grand nombre de points « disponibles » nous a permis de modéliser plus précisément l'habitat au sein de chaque domaine vital. **En outre**, si l'utilisation de variables redimensionnées dans nos modèles a été utile pour déterminer l'importance relative des caractéristiques et a permis la convergence des modèles, elle **n'a pas** facilité la comparaison directe entre la sélection des caractéristiques anthropiques et naturelles.

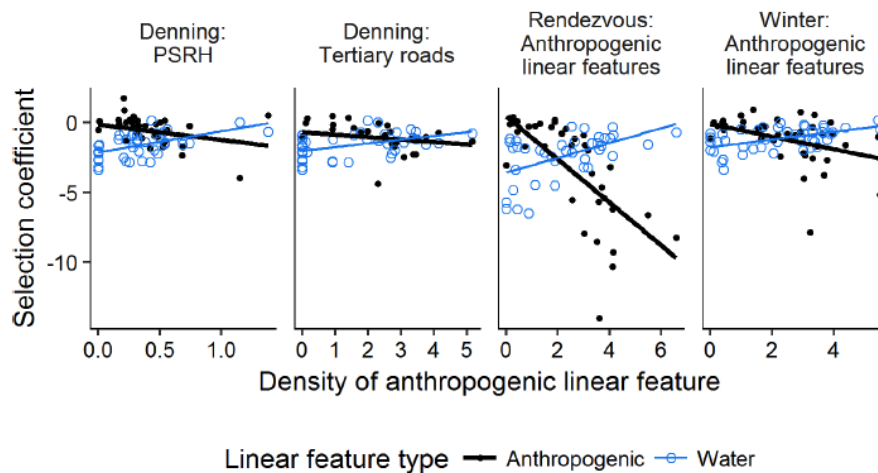


Fig. 5. Relations fonctionnelles entre la densité des éléments linéaires anthropiques et la sélection des éléments linéaires anthropiques et naturels par les loups dans le nord de l'Ontario, au Canada, entre 2010 et 2014. Toutes les pentes étaient significativement différentes de zéro ($P < 0,037$ pour toutes les relations) ; $R^2_{GLMM(m)}$ pour chaque relation était $> 0,11$. Les coefficients de sélection négatifs indiquent une sélection. PSRH = routes principales/secondaires/chemins de fer et lignes électriques

Les loups ont sélectionné des caractéristiques anthropiques et aquatiques linéaires tout au long de l'année, mais l'intensité de la sélection variait selon les saisons. Par rapport à la sélection des caractéristiques anthropiques linéaires, les chances que les loups sélectionnent des caractéristiques aquatiques linéaires étaient plus élevées pendant la saison de mise bas, similaires en hiver et plus faibles pendant la saison des rendez-vous. Nous suggérons que ces différences reflètent un équilibre changeant dans les stratégies optimales de recherche de nourriture, car l'accessibilité des proies et la perméabilité du paysage changent tout au long de l'année. Pendant la **saison de mise bas**, les loups peuvent utiliser plus fréquemment les caractéristiques naturelles comme corridors, car ils choisissent des zones de mise bas proches de l'eau [56] et font probablement des incursions de chasse plus courtes. Les habitats riverains sont également fréquemment visités en été, car les castors constituent une importante source de nourriture [82]. De plus, pendant la saison sans neige, les grands lacs et les grandes rivières peuvent constituer des barrières, au moins partielles. Par exemple, les caribous en migration sont déviés par les grands plans d'eau ouverts et suivent souvent le bord de l'eau pour atteindre leur destination [83]. Par conséquent, cette sélection peut être en partie un effet secondaire des grands plans d'eau qui font office de barrières pendant la saison sans glace. Alors que Dickie et al. [25] ont constaté que les loups choisissaient des éléments linéaires longs et droits plutôt que des éléments plus étroits et sinueux, nous avons constaté que pendant la saison de mise bas, les loups choisissaient **plus souvent** les routes tertiaires (qui, dans notre étude, étaient courtes, étroites et sinueuses) **que** les routes primaires/secondaires, les voies ferrées et les lignes électriques.

Les loups parcourent souvent de longues distances en hiver [84-86] et les cours d'eau gelés constituent un important corridor de déplacement [37, 87]. Au cours de cette saison, les déplacements sur toutes les caractéristiques linéaires peuvent être facilités par une neige compacte et dure ou entravés par une neige profonde et molle [25, 85, 88]. Les éléments linéaires anthropiques, déneigés ou non, étaient associés à des profondeurs d'enfoncement plus faibles que les zones naturelles en Alberta, ce qui les rendait plus favorables sur le plan énergétique pour les déplacements des loups pendant l'hiver, **mais** les routes déneigées étaient associées à des profondeurs d'enfoncement beaucoup plus faibles que tout autre type

d'habitat [38]. Dans notre zone d'étude, la plupart des routes tertiaires et de nombreuses routes secondaires n'étaient pas entretenues pendant l'hiver et présentaient donc probablement des profondeurs d'enfoncement similaires à celles des rivières, mais probablement inférieures (plus favorables) à celles d'autres zones naturelles [38].

La **saison des rendez-vous** représente peut-être l'équilibre énergétique le plus favorable pour les loups qui utilisent les éléments linéaires anthropiques. De par leur nature, les éléments linéaires anthropiques facilitent probablement des déplacements plus rapides que les éléments linéaires aquatiques pendant la saison sans neige, mais à notre connaissance, les vitesses de déplacement sur ces deux types d'éléments n'ont pas été comparées. Pendant la saison des rendez-vous, les loups passent généralement de proies plus petites, comme les castors, à des proies plus grosses [82, 89] et peuvent utiliser de préférence les éléments linéaires anthropiques pour faciliter des déplacements plus rapides et accroître leur efficacité avant que les routes ne soient enneigées et lorsque les rivières et les lacs sont encore ouverts.

Les **originaux** préfèrent également les forêts en début de succession associées à des coupes récentes et aux routes tertiaires dans le nord de l'Ontario, et comme les loups peuvent choisir l'habitat préféré de leurs proies [32, 90], se déplacer sur ces éléments pourrait augmenter le succès de la chasse. Nous notons également que pendant l'hiver et la saison des rendez-vous, les coupes récentes ont dû être exclues des modèles candidats car elles étaient trop fortement corrélées aux routes tertiaires. Pendant la saison de mise bas, les modèles ont indiqué que les coupes récentes n'étaient pas utilisées. Même si nous avons suivi les normes acceptées pour exclure les variables connexes, nous pensons que l'estimation du paramètre indiquant une moindre utilisation des coupes récentes pendant la saison de mise bas est un artefact de multicolinéarité.

En général, tout au long de l'année, les loups ont choisi les perturbations récentes, les anciennes coupes et les forêts mixtes de feuillus, et n'ont pas utilisé les forêts de conifères et les basses terres. Bien que nous ayons filtré les données pour supprimer de nombreux emplacements associés à des sites de repos ou de mise à mort, certaines sélections peuvent encore représenter une utilisation générale et non des caractéristiques utilisées pour se déplacer. **Dans l'ensemble**, la sélection était probablement liée à la tendance des loups à choisir des zones où les ressources alimentaires des proies sont abondantes [32, 90, 91] et à ne pas utiliser les zones où la densité des proies est faible ou qui entravent les déplacements. **Par exemple**, l'orignal, principale proie ongulée des loups dans le nord de l'Ontario [42, 91], préfère les forêts mixtes à feuilles caduques perturbées et en début de succession [45, 53, 54, 92], types d'habitats qui ont été **sélectionnés** par les loups **dans cette étude**. On sait que les caribous « s'éloignent » des prédateurs et choisissent des habitats qui ne sont pas fréquentés par les loups. Des données suggèrent que les caribous choisissent les forêts de conifères et les basses terres et n'utilisent pas les zones perturbées [93-95].

Cette étude a des implications importantes pour les études sur les vitesses de déplacement des loups sur les éléments linéaires anthropiques et les « autres » habitats, en particulier si tous les habitats « non linéaires » sont regroupés (par exemple [25, 37]). Si les loups utilisent les cours d'eau comme corridors de déplacement, leur vitesse sur ces éléments peut être plus élevée que dans les zones humides ou les forêts. **Par conséquent**, les études portant sur la vitesse de déplacement « hors » des éléments linéaires devraient inclure les éléments linéaires naturels comme une classe d'habitat distincte. **De plus**, nous n'avons étudié que les loups

résidents, mais comme les loups transitoires ont des schémas de déplacement différents et peuvent rencontrer des caribous plus souvent que les loups résidents [27], leur utilisation de l'espace et leur comportement devraient être pris en compte dans les travaux futurs afin de comprendre l'ensemble des effets que les éléments linéaires peuvent avoir sur les interactions entre les loups et les caribous. Nos méthodes n'auraient pas permis d'estimer la disponibilité de l'habitat pour les loups transitoires, mais des approches basées sur des fonctions de sélection de pas [96, 97] ou utilisant des modèles de ponts brownien (par exemple [98]) permettraient de surmonter cet obstacle.

Les loups ont montré une **réponse fonctionnelle** aux éléments linéaires anthropiques pendant toutes les saisons.

Les zones contenant plusieurs éléments ou des éléments plus larges propices au déplacement sont utilisées plus souvent que les zones présentant une plus grande résistance du paysage [99]. **Par conséquent**, les loups vivant dans des zones contenant un réseau dense d'éléments linéaires anthropiques peuvent sélectionner ces éléments de manière disproportionnée, car cela leur permet de se déplacer plus efficacement à travers le paysage. Il est possible qu'à faible densité, les éléments linéaires anthropiques soient nouveaux dans le paysage et donc relativement peu utilisés (comme l'indiquent les coefficients positifs), mais qu'à densité croissante, ils deviennent plus familiers et utiles comme itinéraires de déplacement. Hebblewhite et Merrill [10] ont constaté que la sélection était davantage liée à l'intensité de l'activité humaine qu'à la densité des éléments linéaires anthropiques. **Cependant**, dans notre zone d'étude, l'activité humaine était globalement faible et la densité des éléments linéaires anthropiques était probablement plus importante.

Dans les paysages où l'activité forestière est faible, la densité routière a fortement influencé l'utilisation de l'espace par les loups [24, 45]. Houle et al. [45] n'ont trouvé aucune réponse fonctionnelle à la densité routière pendant la saison de mise bas et, contrairement à nos conclusions, ils ont montré que pendant les saisons de rendez-vous et d'hiver, les loups n'utilisaient pas les routes lorsque la densité routière était élevée [45]. **Cependant**, la taille de l'échantillon de leur étude était faible par rapport à la nôtre et l'activité humaine était probablement beaucoup plus importante que dans notre zone d'étude. Dans notre étude, seuls quelques loups présentaient des coefficients de sélection individuels indiquant une utilisation moindre des éléments linéaires anthropiques par rapport à leur disponibilité, et tous sauf un se trouvaient dans des zones où la densité des éléments linéaires anthropiques était faible à modérée (Figure 5). Le seul loup qui semblait ne pas utiliser les routes/voies ferrées principales/secondaires et les lignes électriques dans une zone à forte densité d'éléments linéaires anthropiques avait un territoire de mise bas qui entourait une petite ville.

Une **réponse fonctionnelle** à la densité des éléments linéaires **aquatiques** était évidente à chaque saison dans notre zone d'étude. L'eau était assez omniprésente dans toutes les zones d'étude par rapport à la densité des éléments linéaires anthropiques. Une **réponse fonctionnelle** à ces éléments pendant les saisons sans neige reflète probablement une utilisation accrue des habitats riverains pour la chasse et une plus grande mobilité le long des cours d'eau et des rives des lacs. **En hiver**, les cours d'eau gelés constituent d'excellents couloirs de déplacement pour les loups et représentent une amélioration significative de la **mobilité** par rapport à d'autres types de paysages [38].

La variation des coefficients de sélection pour les éléments linéaires anthropiques et naturels était nettement plus importante pendant la saison des rendez-vous que pendant la saison des tanières ou l'hiver. Ce schéma peut être lié à la division du travail au sein de la meute : les loups ont des rôles différents au sein de la meute pendant la saison des rendez-vous, les mères restant généralement plus près des petits, et les autres membres de la meute devenant plus actifs pour compenser [100]. Les meutes de loups ont tendance à être plus cohésives pendant l'hiver, la meute fonctionnant davantage comme une seule unité [85, 101]. Cela explique probablement la moindre variabilité des coefficients de sélection observée pendant l'hiver.

Conclusions

Tout au long de l'année, la diminution de la sélection des éléments linéaires aquatiques était corrélée à une plus grande densité et à la sélection des éléments linéaires anthropiques. Nous avons démontré que la sélection des éléments linéaires anthropiques est au moins partiellement compensatoire : en fonction de la densité de ces éléments, les loups peuvent passer de l'utilisation de corridors naturels à celle d'éléments anthropiques. **Auparavant**, l'augmentation de la vitesse des loups à travers le paysage, liée à la densité et à l'utilisation accrues des routes, était associée à des taux de mortalité plus élevés chez les orignaux dans nos zones d'étude [28]. Les études futures visant à estimer l'impact des éléments linéaires anthropiques sur la dynamique entre les loups et leurs proies ne devraient pas négliger la relation compensatoire entre l'utilisation de ces éléments et celle des éléments linéaires naturels. Il est difficile de quantifier les effets de l'augmentation de la densité des différents types d'éléments linéaires sur les relations prédateurs-proies, car leur utilisation n'est pas nécessairement additive. Les recherches futures devraient quantifier les taux de déplacement des loups sur les éléments linéaires anthropiques par rapport aux éléments linéaires naturels et tenter de prédire les effets nets de différents degrés de perturbation anthropique sur les taux de rencontre entre les loups et leurs proies. Il convient également de tenir compte du fait que si les loups passent de l'utilisation d'éléments linéaires naturels à celle d'éléments linéaires anthropiques, l'utilisation relative des différentes espèces de proies peut changer non seulement en raison de l'augmentation de la vitesse et du succès dans ces zones [25-28], mais aussi parce que les corridors naturels (cours d'eau) où les proies telles que les castors sont plus susceptibles d'être rencontrées sont moins utilisés. Les gestionnaires devraient tenir compte de l'impact potentiel des nouvelles caractéristiques linéaires du paysage situées loin des voies de déplacement naturelles telles que les rivières et les lacs, car celles-ci pourraient faciliter l'utilisation par les loups de zones qui seraient autrement évitées. **Plus précisément**, nous recommandons que tout effort de réhabilitation ou d'ajout de nouvelles caractéristiques linéaires anthropiques tienne compte de la configuration du réseau hydrographique. Une vision globale du réseau routier et hydrographique permettra d'avoir une image plus complète des voies de déplacement des loups et des implications potentielles pour le caribou des bois.

References

1. Wittmer HU, McLellan BN, Serrouya R, Apps CD (2007) Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *J Anim Ecol* 76:568–579 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01220.x> PMID: 17439473
2. Cordeiro NJ, Howe HF (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:14052–14056 <https://doi.org/10.1073/pnas.2331023100> PMID: 14614145
3. Boisjoly D, Ouellet J-P, Courtois R (2010) Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *J Wildl Manage* 74:3–11
4. Bolger DT, Newmark WD, Morrison TA, Doak DF (2008) The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecol Lett* 11:63–77 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01109.x> PMID: 17897327
5. Benson JF, Patterson BR, Mahoney PJ (2014) A protected area influences genotype-specific survival and the structure of a *Canis* hybrid zone. *Ecology* 95:254–264 PMID: 24669720
6. Serrouya R, Wittmann MJ, McLellan BN, Wittmer HU, Boutin S (2015) Using predator-prey theory to predict outcomes of broadscale experiments to reduce apparent competition. *Am Nat* 185:665–79 <https://doi.org/10.1086/680510> PMID: 25905509
7. Burger LD, Burger LW, Faaborg JJ (1994) Effects of prairie fragmentation on predation on artificial nests. *J Wildl Manage* 58:249–254
8. Browne CL, Hecnar SJ (2007) Species loss and shifting population structure of freshwater turtles despite habitat protection. *Biol Conserv* 138:421–429
9. Schneider MF (2001) Habitat loss, fragmentation and predator impact: Spatial implications for prey conservation. *J Appl Ecol* 38:720–735
10. Hebblewhite M, Merrill EE (2008) Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *J Appl Ecol* 45:834–844
11. Moreau G, Fortin D, Couturier S, Duchesne T (2012) Multi-level functional responses for wildlife conservation: the case of threatened caribou in managed boreal forests. *J Appl Ecol* 49:611–620
12. Zimmermann B, Nelson L, Wabakken P, Sand H, Liberg O (2014) Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behav Ecol* 25:1353–1364 <https://doi.org/10.1093/beheco/aru134> PMID: 25419085
13. COSEWIC (2014) COSEWIC assessment and status report on the caribou *Rangifer tarandus*, Newfoundland population, Atlantic-Gaspésie population and Boreal population, in Canada. Ottawa, Ontario
14. Vors LS, Boyce MS (2009) Global declines of caribou and reindeer. *Glob Chang Biol* 15:2626–2633
15. Environment Canada (2011) Scientific assessment to inform the identification of critical habitat for woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), boreal population, in Canada: 2011 update. Ottawa, Ontario, Canada. http://www.sararegistry.gc.ca/document/default_e.cfm?documentID=2248
16. Schaefer JA (2003) Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conserv Biol* 17:1435–1439
17. Latham ADM, Latham MC, Knopff KH, Hebblewhite M, Boutin S (2013) Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. *Ecography (Cop)* 36:1276–1290
18. Rempel RS, Elkie PC, Rodgers AR, Gluck MJ (1997) Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: Landscape evaluation. *J Wildl Manage* 61:517–524
19. Serrouya R, McLellan BN, Boutin S, Seip DR, Nielsen SE (2011) Developing a population target for an overabundant ungulate for ecosystem restoration. *J Appl Ecol* 48:935–942
20. Holt RD (1977) Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor Popul Biol* 12:197–229 PMID: 929457

21. Hervieux D, Hebblewhite M, Stepnisky D, Bacon M, Boutin S (2014) Managing wolves (*Canis lupus*) to recover threatened woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. *Can J Zool* 92:1029–1037
22. Environment Canada (2012) Recovery strategy for the woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), Boreal population, in Canada. Species at Risk Act Recovery Strategy Series, Ottawa, Ontario. 10.2307/3796292
23. James AR, Stuart-Smith AK (2000) Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *J Wildl Manage* 64:154–159
24. Whittington J, St Clair CC, Mercer G (2005) Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecol Appl* 15:543–553
25. Dickie M, Serrouya R, McNay RS, Boutin S (2017) Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *J Appl Ecol* 54:253–263 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12732>
26. McKenzie HW, Merrill EH, Spiteri RJ, Lewis MA (2012) How linear features alter predator movement and the functional response. *Interface Focus* 2:205–16 <https://doi.org/10.1098/rsfs.2011.0086> PMID: 22419990
27. Whittington J, Hebblewhite M, Decesare NJ, Neufeld L, Bradley M, Wilmshurst J, et al. (2011) Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *J Appl Ecol* 48:1535–1542
28. Moffatt S (2012) Time to event modelling: Wolf search efficiency in northern Ontario. MSc Thesis. University of Guelph
29. Vander Vennen LM, Patterson BR, Rodgers AR, Moffatt S, Anderson ML, Fryxell JM (2016) Diel movement patterns influence daily variation in wolf kill rates on moose. *Funct Ecol* 30:1568–1573
30. MacNulty DR, Mech LD, Smith DW (2007) A proposed ethogram of large-carnivore predatory behavior, exemplified by the wolf. *J Mammal* 88:595–605
31. Latham A, Latham M, Boyce MS, Boutin S (2011) Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. *Ecol Appl* 21:2854–2865
32. Kittle AM, Anderson M, Avgar T, Baker JA, Brown GS, Hagens J, et al. (2017) Landscape-level wolf space use is correlated with prey abundance, ease of mobility, and the distribution of prey habitat. *Ecosphere* 8:e01783
33. McLoughlin PD, Dzus E, Wynes B, Boutin S (2003) Declines in populations of woodland caribou. *J Wildl Manage* 67:755–761
34. Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies, 2nd ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
35. Leblond M, Dussault C, Ouellet J-P, St-Laurent M-H (2016) Caribou avoiding wolves face increased predation by bears—Caught between Scylla and Charybdis. *J Appl Ecol* 53:1078–1087
36. Laforge MP, Brook RK, van Beest FM, Bayne EM, McLoughlin PD (2015) Grain-dependent functional responses in habitat selection. *Landsc Ecol* 31:855–863
37. Musiani M, Okarma H, Jędrzejewski W (1998) Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Acta Theriol (Warsz)* 43:409–416
38. Droghini A, Boutin S (2017) Snow conditions on grey wolf (*Canis lupus*) travel paths: the effect of human-created linear features. *Can J Zool* (in press)
39. Hjartarson J, McGuinty L, Boutilier S, Majernikova E (2014) Beneath the surface: Uncovering the economic potential of Ontario's Ring of Fire. Ontario Chamber of Commerce, Toronto, Ontario
40. Crins WJ, Gray PA, Uhlig PWC, Wester MC (2009) The ecosystems of Ontario, Part I: Ecozones and ecoregions. Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough, Ontario, Inventory, Monitoring and Assessment, SIB TER IMA TR-01.
41. Ontario Ministry of Natural Resources (2005) Strategy for wolf conservation in Ontario. Queen's Printer, Toronto, Ontario
42. Found R, McLaren A, Rodgers AR, Patterson BR (2017) Diet of grey wolves (*Canis lupus*) during calving in a moose-caribou system in northern Ontario. *Can Field-Naturalist* (in press)
43. Lesmerises F, Dussault C, St-Laurent M (2012) Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *For Ecol Manage* 276:125–131
44. Basille M, Fortin D, Dussault C, Ouellet J-P, Courtois R (2013) Ecologically based definition of seasons clarifies predator-prey interactions. *Ecography (Cop)* 36:220–229
45. Houle M, Fortin D, Dussault C, Courtois R, Ouellet J-P (2010) Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landsc Ecol* 25:419–433

46. Lele SR, Merrill EH, Keim J, Boyce MS (2013) Selection, use, choice and occupancy: clarifying concepts in resource selection studies. *J Anim Ecol* 82:1183–91 <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12141> PMID: 24499379
47. R Core Team (2014) R: A language for environmental and statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria
48. Kie JG (2013) A rule-based ad hoc method for selecting a bandwidth in kernel home-range analyses. *Anim Biotelemetry* 1:13
49. Laver PN (2005) Abores: Kernel home range estimation for ArcGIS, using VBA and ArcObjects: User Manual. Blacksburg, Virginia
50. OMNR (2013) Far North Land Cover Data Specifications Version 1.3.1.
51. Hogg AR (2014) Far North Land Cover (Version 1.2) Accuracy Assessment Report. Peterborough. Ontario
52. Kittle AM, Anderson M, Avgar T, Baker JA, Brown GS, Hagens J, et al. (2015) Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality. *J Anim Ecol* 84:1177–1186 <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12366> PMID: 25757794
53. Street GM, Vander Vennen LM, Avgar T, Mosser A, Anderson ML, Rodgers AR, et al. (2015) Habitat selection following recent disturbance: model transferability with implications for management and conservation of moose (*Alces alces*). *Can J Zool* 93:813–821
54. Courtois R, Dussault C, Potvin F, Daigle G (2002) Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscape. *Alces* 38:177–192
55. Fisher JT, Wilkinson L (2005) The response of mammals to forest fire & timber harvest in the North American boreal forest. *Mamm Rev* 35:51–81
56. Benson JF, Mills KJ, Patterson BR (2015) Resource selection by wolves at dens and rendezvous sites in Algonquin park, Canada. *Biol Conserv* 182:223–232
57. Conner LM, Plowman BW (2001) Using Euclidean distances to assess non-random habitat use. In: Millsbaugh JJ, Marzluff JM (eds) Radiotracking Anim. Popul. Academic Press, San Diego, California, pp 275–290
58. Conner LM, Smith MD, Burger LW (2003) A comparison of distance-based and classification-based analyses of habitat use. *Ecology* 84:526–531
59. Johnson D (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71
60. Fieberg J, Matthiopoulos J, Hebblewhite M, Boyce MS, Frair JL (2010) Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365:2233–44 <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0079> PMID: 20566500
61. Obbard ME, Coady MB, Pond BA, Schaefer JA, Burrows FG (2010) A distance-based analysis of habitat selection by American black bears (*Ursus americanus*) on the Bruce Peninsula, Ontario, Canada. *Can J Zool* 88:1063–1076
62. Fritts SH, Mech LD (1981) Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl Monogr* 80:3–79
63. Peterson RO, Page RE, Dodge KM (1984) Wolves, moose, and the allometry of population cycles. *Science* 224:1340–1352
64. Messier F (1985) Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Can J Zool* 63:1068–1077
65. Fuller TK (1989) Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl Monogr* 105:3–41
66. Gelman A (2008) Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Stat Med* 27:2865–2873 <https://doi.org/10.1002/sim.3107> PMID: 17960576
67. Gelman A, Hill J (2007) Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. Cambridge University Press, New York
68. Fondell TF, Miller DA, Grand JB, Anthony RM (2008) Success survival of dusky Canada goose goslings in relation to weather and annual nest success. *J Wildl Manage* 72:1614–1621
69. Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, et al. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127–35 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008> PMID: 19185386
70. Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. *Stat Biol Heal*. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

71. Gillies CS, Hebblewhite M, Nielsen SE, Krawchuk MA., Aldridge CL, Frair JL, et al. (2006) Application of random effects to the study of resource selection by animals. *J Anim Ecol* 75:887–898 PMID: [17009752](#)
72. Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, et al. (2012) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:1–20
73. Schwarz G (1978) Estimating the dimension of a model. *Ann Stat* 6:461–464
74. Boyce MS, Vernier PR, Nielsen SE, Schmiegelow FKA (2002) Evaluating resource selection functions. *Ecol Modell* 157:281–300
75. Hebblewhite M, Merrill E (2008) Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *J Appl Ecol* 45:834–844
76. Bastille-Rousseau G, Fortin D, Dussault C, Courtois R, Ouellet JP (2011) Foraging strategies by omnivores: Are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography (Cop)* 34:588–596
77. Fortin M (2013) Population-averaged predictions with generalized linear mixed-effects models in forestry: an estimator based on Gauss–Hermite quadrature. *Can J For Res* 138:129–138
78. Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB (2015) lmerTest: Tests in linear mixed effects models. R package version 2.0–29. <https://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>
79. Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4:133–142
80. DeCesare NJ, Hebblewhite M, Schmiegelow F, Hervieux D, McDermid GJ (2012) Transcending scale dependence in identifying habitat with resource selection functions. *Ecol Appl* 22:1068–1083 PMID: [22827119](#)
81. Latham ADM, Latham MC, McCutchen NA, Boutin S (2011) Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. *J Wildl Manage* 75:204–212
82. Latham A (2009) Wolf ecology and caribou-primary prey-wolf spatial relationships in low productivity peatland complexes in northeastern Alberta. PhD thesis. University of Alberta
83. Leblond M, St-Laurent M-H, Côté SD (2016) Caribou, water, and ice—fine-scale movements of a migratory arctic ungulate in the context of climate change. *Mov Ecol* 4:1–12
84. Potvin F (1988) Wolf movements and population dynamics in Papineau-Labelle reserve, Quebec. *Can J Zool* 66:1266–1273
85. Fuller TK (1991) Effect of snow depth on wolf activity and prey selection in north central Minnesota. *Can J Zool* 69:821–821
86. Gese EM, Mech LD (1991) Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989. *Can J Zool* 69:2946–2955
87. Mech LD, Boitani L (2003) Wolf social ecology. In: Mech LD, Boitani L (eds) *Wolves Behav. Ecol. Conserv.* University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp 1–34
88. Huggard DJ (1993) Effect of snow depth on predation and scavenging of gray wolves. *J Wildl Manage* 57:382–388
89. Metz MC, Smith DW, Vucetich JA, Stahler DR, Peterson RO (2012) Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park. *J Anim Ecol* 81:553–563 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01945.x> PMID: [22260633](#)
90. Courbin N, Fortin D, Dussault C, Courtois R (2014) Logging-induced changes in habitat network connectivity shape behavioral interactions in the wolf-caribou-moose system. *Ecol Monogr* 84:265–285
91. Holloway J (2009) Size dependent resource use of a hybrid wolf (*C. lycaon* x *C. lupus*) population in northeast Ontario. MSc Thesis. Trent University
92. Maier JA, Ver Hoef JM, McGuire AD, Bowyer RT, Saperstein L, Maier HA (2005) Distribution and density of moose in relation to landscape characteristics: effects of scale. *Can J For Res* 35:2233–2243
93. Hornseth ML, Rempel RS (2016) Seasonal resource selection of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) across a gradient of anthropogenic disturbance. *Can J Zool* 94:79–93
94. Rettie WJ, Messier F (2000) Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography (Cop)* 23:466–478
95. McGreer MT, Mallon EE, Vander Vennen LM, Wiebe P.A., Baker J.A., Brown G.S., et al. (2015) Selection for forage and avoidance of risk by woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) at coarse and local scales. *Ecosphere* 6:1–11
96. Thurfjell H, Ciuti S, Boyce MS (2014) Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Mov Ecol* 2:4 <https://doi.org/10.1186/2051-3933-2-4> PMID: [25520815](#)
97. Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS (2005) Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86:1320–1330
98. Kranstauber B, Kays R, Lapoint SD, Wikelski M, Safi K (2012) A dynamic Brownian bridge movement model to estimate utilization distributions for heterogeneous animal movement. *J Anim Ecol* 81:738–746 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01955.x> PMID: [22348740](#)
99. McRae BH, Beier P (2007) Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:19885–19890 <https://doi.org/10.1073/pnas.0706568104> PMID: [18056641](#)
100. Tsunoda H, Gula R, Theuerkauf J, Rouys S, Radler S, Pirga B, et al. (2009) How does parental role influence the activity and movements of breeding wolves? *J Ethol* 27:185–189
101. Benson JF, Patterson BR (2015) Spatial overlap, proximity, and habitat use of individual wolves within the same packs. *Wildl Soci* 39:31–40.